

ecologia *mediterranea*

Vol. 43 (1) – 2017

Revue internationale d'écologie méditerranéenne
International Journal of Mediterranean Ecology



Editors-in-Chief: Dr Élise Buisson & Dr Brigitte Talon

Institut méditerranéen de biodiversité et écologie (IMBE)
Mediterranean Institute of Biodiversity and Ecology

Naturalia Publications

Éditrices en chef : Dr Élie Buisson
et Dr Brigitte Talon

UMR CNRS IRD IMBE
Université d'Avignon, IUT
Site Agroparc, BP 1207
84911 Avignon cedex 09
France

Comité éditorial

D^r Pierre CHEVALDONNÉ, CNRS, Université
Aix-Marseille, Marseille, France

D^r Marc CHEYLAN, EPHES, Montpellier,
France

D^r Cécile CLARET, Université Aix-
Marseille, Marseille, France

D^r Bruno FADY, INRA, Avignon, France

P^r Thierry GAUQUELIN, Université Aix-
Marseille, Marseille, France

D^r Grant WARDELL-JOHNSON, Université
Western, Australie

D^r Raphaël GROS, Université Aix-
Marseille, Marseille, France

D^r Frédéric GUITER, Université Aix-
Marseille, Marseille, France

P^r Serge KREITER, SupAgro, Montpellier,
France

D^r Audrey MARCO, École nationale
supérieure du paysage, Marseille,
France

P^r Frédéric MÉDAIL, Université Aix-
Marseille, Marseille, France

P^r François MESLÉARD, Université
Avignon-Tour du Valat, France

D^r Tom PARKER, San Francisco State
University, États-Unis

D^r Philippe PONEL, CNRS, Université Aix-
Marseille, Marseille, France

D^r Roger PRODON, EPHE, Montpellier,
France

D^r Sandra SAURA-MAS, Autonomous
University of Barcelona, Espagne

D^r Isabelle SCHWOB, Université Aix-
Marseille, Marseille, France

D^r Thekla K. TSITSONI, Aristotle
University of Thessaloniki, Grèce

D^r Éric VIDAL, IRD, France

D^r Mercedes VIVAS, Universidad of
Concepción, Chili

D^r Ioannis VOGIATZAKIS, Open University
of Cyprus, Chypre

ISSN 0153-8756

http://ecologia-mediterranea.
univ-avignon.fr

Instructions aux auteurs

ecologia mediterranea publie des articles de recherche originaux sur des sujets se rapportant à l'écologie fondamentale ou appliquée des régions méditerranéennes. La revue exclut les articles purement descriptifs ou de systématique. *ecologia mediterranea* privilégie les domaines scientifiques suivants : bioclimatologie, biogéographie, biologie de la conservation, biologie marine, biologie des populations, écologie des communautés, écologie forestière, écologie génétique, écologie marine, écologie microbienne, écologie du paysage, écologie de la restauration, écologie végétale et animale, écophysiologie, paléoclimatologie, paléoécologie. La revue accepte également des articles de synthèse, des notes/communications courtes, des comptes rendus d'ouvrages, des résumés de thèses, ainsi que des commentaires sur les articles récemment parus dans *ecologia mediterranea*. La revue publie aussi des actes de colloques faisant l'objet d'un numéro spécial. Dans ce cas, prendre contact avec les éditrices.

Les manuscrits sont soumis à des lecteurs spécialistes du sujet. La décision finale d'accepter ou de refuser un article relève des éditrices. L'article proposé doit être envoyé en version électronique à ecologia.mediterranea@imbe.fr (version doc(x) ou rtf). Pour la mise en forme du document, voir les instructions qui suivent. Une fois leur article accepté, les auteurs devront tenir compte des remarques des lecteurs, puis ils renverront leur texte corrigé sous deux mois toujours sous format électronique (doc(x) ou rtf). Passé ce délai, la seconde version sera considérée comme une nouvelle proposition.

TYPES DE MANUSCRIT

À préciser sur la première page lors de la soumission d'un manuscrit.

Article de recherche : contribution inédite découlant d'une étude complète. Ce type d'article fait typiquement une vingtaine de pages et environ 6 000 à 8 000 mots.

Note/communication courte : observation nouvelle ou rapport d'expérience dans un contexte pertinent avec les sujets visés par la revue. Ce type d'article fait typiquement une dizaine de pages et environ 3 000 à 4 000 mots.

Article de synthèse : revue critique et originale de sujets spécifiques d'actualité ou d'un champ de recherche de pointe dans le domaine de l'écologie méditerranéenne. Ce type d'article fait typiquement une vingtaine de pages et environ 6 000 à 8 000 mots.

Commentaire : avis sur des sujets déjà publiés dans *ecologia mediterranea* ou réflexion critique sur des problèmes d'intérêt général en écologie méditerranéenne. Ce type d'article fait typiquement une à cinq pages et environ 1 000 à 3 000 mots.

Compte rendu d'ouvrage : revue critique d'ouvrages (livres, monographies, manuels, etc.) dans le domaine de l'écologie méditerranéenne. Les auteurs d'ouvrages souhaitant voir un compte rendu publié dans *ecologia mediterranea* doivent envoyer un exemplaire de l'ouvrage en question aux éditrices en chef.

Résumé de thèse : résumé d'une thèse soutenue récemment dans le domaine de l'écologie méditerranéenne. Auteur, année, titre, spécialité et université (e.g. Thèse de doctorat en écologie soutenue le 3 avril 2012 à l'université de Padoue, Italie, laboratoire xxx), composition du jury, mots clés, résumé de 1 000 mots maximum.

TEXTE

Les articles (dactylographiés en Times 12, double interligne, format A4) doivent être rédigés en anglais ou en français. 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 : type de manuscrit, titres anglais et français, auteur(s) et adresse(s), résumés en anglais et en français (au minimum), version anglaise abrégée (si le texte n'est pas en anglais), mots clés anglais et français, texte, puis remerciements, bibliographie, liste des titres des figures et tableaux puis les figures et tableaux (un(e)/page). Ainsi, pour la soumission du manuscrit, les illustrations seront intégrées au document et non envoyées séparément.

Le texte des articles de recherche doit comporter quatre parties non numérotées : introduction, méthodes, résultats, discussion. Les sous-titres ne sont pas numérotés. Par exemple :

Introduction
Méthodes
Site d'étude
Plan expérimental
Analyses des données
Résultats
Discussion

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 pas 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.

PREMIÈRE PAGE

La première page contient :

- 1) le type de manuscrit visé (article de recherche, communication courte, etc.) ;
- 2) le titre de l'article ;
- 3) le nom et prénom des auteurs ;
- 4) l'adresse de chaque auteur sera indiquée avec le 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 ;
- 5) le nombre total de mots de l'introduction à la bibliographie.

RÉSUMÉS, MOTS CLÉS ET VERSION ABRÉGÉE

Les résumés doivent comporter 300 mots au maximum et la version abrégée (français si le manuscrit est en anglais et anglais si le manuscrit est en français) 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 (ISI Journal Abbreviations Index). 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.

Acte 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.

Rapport et thèse

Jaouadi W., 2011. *Écologie et dynamique de régénération de l'Acacia tortilis (Forsk.) Hayne subsp. raddiana (Savi) Brenan var. raddiana dans le parc national de Bouhedma (Tunisie)*. Thèse de doctorat de l'Institut national agronomique de Tunisie, 180 p.

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'un acronyme ou d'une abréviation technique doit être précédé 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

Pour la soumission du manuscrit, les illustrations seront intégrées au document, à la suite des références bibliographiques (voir la partie « Texte »). Une fois l'article accepté, les illustrations doivent être envoyées séparément du texte, prêtes à l'impression (résolution 300 dpi). Tous les documents devant être insérés doivent être annoncés dans le texte, numérotés dans l'ordre d'apparition et légendés.

TIRÉS À PART

Il n'est plus fourni de tirés à part mais un pdf par article.

ABONNEMENT

(contact : ecologia@naturalia-publications.com)

1 an = 2 numéros

| | Abonnement | Frais de port | Total |
|--------|------------|---------------|-------|
| France | 60 € | 6 € | 66 € |
| Europe | 60 € | 12 € | 72 € |
| Monde | 60 € | 16 € | 76 € |

Abonnement à adresser à :

SARL Transfaire
Avenue Maréchal Leclerc
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
International Journal of Mediterranean Ecology

Vol. 43 (1) – 2017

Sommaire/Contents

| | |
|--|----|
| Editorial – Éditorial | 3 |
| Crookedness as a life strategy in Mediterranean karstic environment. The example of crooked oaks (<i>Quercus pubescens</i> L.) in the Paiolive ancient woodland, Ardèche, France <i>Les chênes serpentiformes (Quercus pubescens L.) de la forêt ancienne de Paiolive, Ardèche, France. Une stratégie de survie en milieu méditerranéen karstique</i> A. SCHNITZLER, F. GUIBAL, J.-F. HOLTHOF, J. M. WALTER | 5 |
| Autoécologie et place des espèces du genre <i>Ruta</i> dans les formations végétales en Algérie nord-occidentale <i>Autoecology and place of species of the Ruta genus in vegetation of north-western Algeria</i> Z. BENNAOUM, H. BENHASSAINI | 19 |
| G-banding of the genus <i>Rattus</i> (rodent, <i>Muridae</i>) in Tunisia, occurrence of different banding of the sexual chromosome Y in the <i>norvegicus</i> species <i>Marquage des bandes G du genre Rattus (rongeur, Muridae) en Tunisie : l'apparition d'un marquage différent du chromosome sexuel Y dans l'espèce norvegicus</i> A. BEN IBRAHIM, I. BEN SALEM, M. CHETOUI, S. NOUIRA | 37 |
| G-banding of the wood mouse <i>Apodemus sylvaticus</i> and the striped grass mouse <i>Lemniscomys barbarus</i> (Rodentia, <i>Muridae</i>) from Tunisia <i>Marquage des bandes G du mulot sylvestre Apodemus sylvaticus et du rat rayé Lemniscomys barbarus (Rongeurs, Muridae) de Tunisie</i> I. BEN SALEM, A. BEN IBRAHIM, M. CHETOUI, S. NOUIRA | 43 |
| Carte d'état-major de la Corse (1864-1866). Occupation du sol et première analyse des forêts anciennes <i>Corsican état-major map (1864-1866). Land use and first analyze of ancient forests</i> C. PANAIOTIS, T. BARTHET, D. VALLAURI, L. HUGOT, C. GAUBERVILLE, J. REYMANN, K. O'DEYE-GUIZIEN, P. DELBOSC | 49 |

| | |
|---|----|
| Conservation status of the vegetation of Sacred Natural Sites in north-western Morocco <i>État de conservation de la végétation des sites naturels sacrés au nord-ouest du Maroc</i> | |
| H. JÄCKLE | 65 |
| Résumés de thèses – <i>Ph. D summaries</i> | |
| A. HECKENROTH | 84 |
| Revue indexée dans Pascal-CNRS et Biosis <i>Journal indexed in PASCAL-CBRS and Biosis</i> http://ecologia-mediterranea.univ-avignon.fr/ | |

Acknowledgments – Remerciements

The editorial committee thanks the associate editors and reviewers who have participated in this volume for their advices, corrections and opinions.

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

Editorial Board – Comité éditorial

D^r Pierre CHEVALDONNÉ, CNRS, Université Aix-Marseille, Marseille, France
D^r Marc CHEYLAN, EPHESS, Montpellier, France
D^r Cécile CLARET, Université Aix-Marseille, Marseille, France
D^r Bruno FADY, INRA, Avignon, France
P^r Thierry GAUQUELIN, Université Aix-Marseille, Marseille, France
D^r Grant WARDELL-JOHNSON, University of Western Australia, Australie
D^r Raphaël GROS, Université Aix-Marseille, Marseille, France
D^r Frédéric GUITER, Université Aix-Marseille, Marseille, France
P^r Serge KREITER, SupAgro, Montpellier, France
D^r Audrey MARCO, École nationale supérieure du paysage, Marseille, France
P^r Frédéric MÉDAIL, Université Aix-Marseille, Marseille, France
P^r François MESLÉARD, Université Avignon-Tour du Valat, France
D^r Tom PARKER, San Francisco State University, États-Unis
D^r Philippe PONEL, CNRS, Université Aix-Marseille, Marseille, France
D^r Roger PRODON, EPHE, Montpellier, France
D^r Sandra SAURA-MAS, Autonomous University of Barcelona, Espagne
D^r Isabelle SCHWOB, Université Aix-Marseille, Marseille, France
D^r Thekla K. TSITSONI, Aristotle University of Thessaloniki, Grèce
D^r Éric VIDAL, IRD, France
D^r Mercedes VIVAS, Universidad of Concepción, Chili
D^r Ioannis VOGIATZAKIS, Open University of Cyprus, Chypre

Editorial – Éditorial

Élise BUISSON
et Brigitte TALON

Éditrices en chef
Editors-in-Chief

Mediterranean forest ecosystems which have escaped deforestation, sometimes because of they were sacred or considered magical, are rare on both sides of the Mediterranean Sea and deserve to be preserved. To do so, we must know them and understand their origin. The Païolive forest in southern France is an ancient forest which shelters oaks with winding and twisted trunks, meandering between limestone rocks. The authors show that this architecture, far from being the legacy of some spells, is the result of a survival strategy. The sacred sites of Morocco, whether they are forest ecosystems or not, constitute an exceptional natural and cultural heritage, haven to a great biological and symbolic richness. Unfortunately threatened by changes in land-uses and in traditional practices, assessing their conservation status has become essential. An inventory of ancient forests in Corsica was also carried out. The authors worked with old maps, such as the *état-major* map, drawn between 1818 and 1866. This issue then takes you to the Algerian matorral to find out about the autoecology of species of the genus *Ruta*, plants widely used in North African medicine. This issue would not be complete without also dealing with Mediterranean fauna, with G-banding chromosomal analyses of four rodents from Tunisia: two rats (*Rattus rattus* and *Rattus norvegicus*), the wood mouse (*Apodemus sylvaticus*) and the striped grass mouse (*Lemniscomys barbarus*).

Enjoy.

*Les écosystèmes forestiers méditerranéens qui ont échappé à la déforestation, parfois en raison de leur caractère sacré ou féerique, sont rares de part et d'autre de la Méditerranée et méritent d'être préservés. Mais encore faut-il les connaître et comprendre leur origine. La forêt de Païolive en Ardèche (France) est une forêt ancienne qui abrite des chênes dont les troncs, sinueux et tordus, serpentent entre des blocs calcaires aux formes curieuses. Les auteurs s'interrogent sur cette architecture qui n'est pas l'héritage de quelque sortilège, mais bien le résultat d'une stratégie de survie. Les sites sacrés du Maroc, qu'ils soient ou non forestiers, constituent un patrimoine naturel et culturel exceptionnel, car d'une grande richesse à la fois biologique et symbolique. Malheureusement, en raison des menaces dues aux mutations de la société actuelle, dresser un bilan de leur état de conservation devenait indispensable. C'est également un travail d'inventaire qui a été mené sur les forêts anciennes de Corse. Les auteurs ont travaillé à partir des anciennes cartes d'état-major, en repérant les forêts déjà identifiées comme telles dès 1864. Ce numéro vous emmène ensuite dans les garrigues algériennes, à la découverte de l'autoécologie et de la place des espèces du genre *Ruta*, plantes très utilisées en médecine maghrébine, dans les formations végétales du nord-ouest de l'Algérie. Ce numéro ne serait pas complet sans un clin d'œil à la faune méditerranéenne, avec les analyses chromosomiques de quatre rongeurs de Tunisie : deux rats (*Rattus rattus* et *Rattus norvegicus*), le mulot sylvestre (*Apodemus sylvaticus*) et le rat rayé (*Lemniscomys barbarus*) par la méthode de marquage des bandes G (G-banding).*

Bonne lecture.

Crookedness as a life strategy in Mediterranean karstic environment. The example of crooked oaks (*Quercus pubescens* L.) in the Paiolive ancient woodland, Ardèche, France

*Les chênes serpentiformes (Quercus pubescens L.)
de la forêt ancienne de Paiolive, Ardèche, France.*

Une stratégie de survie en milieu méditerranéen karstique

Annik SCHNITZLER¹, Frédéric GUIBAL², Jean-François HOLTTHOF³, Jean Michel WALTER⁴

1. LIEC UMR 7146, Université de Lorraine, Campus Bridoux, Rue du Gal Delestraint, 57070 Metz, France

2. Aix-Marseille Université, Université Avignon, CNRS, IRD, IMBE, Institut méditerranéen de biodiversité
et d'écologie marine et continentale, Aix-en-Provence, France

3. Association Païolive, Mas de Montchamp, 07230 Lablachère, France

4. 15 rue de l'Observatoire, Strasbourg, France

Corresponding author : annik.schnitzler@univ-lorraine.fr

Received: 1 June, 2016; First decision: 14 September, 2016; Revised: 20 February, 2017;
Second decision: 3 March, 2017; Revised: 1 June, 2017; Accepted: 19 June, 2017

Abstract

Crooked architectures of Quercus pubescens were found on the mega lapies of the Paiolive woodland, in south-central France. Seventy-two individuals were selected to establish a morphological typology. Twelve oaks (10 crooked trees, and 2 referent trees) among the 72 individuals were cored to the heart of the tree. Hemispherical photographs characterized light conditions beneath the canopy. Categories 1 to 5 (i.e., 90% of individuals) had a single stem. The estimated age of the trees varied from 45

to 130 years. Crooked oaks reacted similarly to erect oaks with regard to interannual variations in the local climate. Mean LAI (leaf index area) (3.9) displayed strong variations from one site to another (range 2.2-6.2). Crookedness can be explained by several hypothesis: 1) the short flexures of the main stems may limit cavitation in situations where fissures are lacking or 2) already colonized by the roots of neighboring trees; 3) young oaks were seeking the sun and may have grown creeping until they reached a tree-fall or a felling area.

Keywords: Crookedness, *Quercus pubescens*, mega lapiez, cavitation risk, light microclimate, Mediterranean climate.

Mots clés : Arbres tortueux, *Quercus pubescens*, lapiaz, risques de cavitation, dynamique de lumière en sous-bois, climat méditerranéen.

Version abrégée

Dans la forêt méditerranéenne ancienne de Païolive (Ardèche, France), certains chênes présentent des architectures rampantes ou semi-érigées, dénommés chênes serpentiformes. Ces individus vivent au milieu d'individus érigés. Le substrat géologique est karstique, incluant de larges rochers compacts fissurés. Les sols sont minces mais restent relativement humides sous canopée. Cent quatre-vingt-deux arbres ont été décrits du point de vue morphologique et classés en fonction de l'inclinaison des troncs et des axes secondaires. Les longueurs et diamètres des axes sont intégrés dans la classification. Huit catégories ont ainsi été décrites, des arbres totalement rampants aux individus semi-érigés avec axes secondaires rampants.

Des recherches dendrochronologiques et dendrologiques ont été effectuées sur 10 individus afin d'estimer leur âge et de tester leurs réponses au climat local. Ces données ont été comparées à celles d'arbres érigés voisins. Les résultats sont les suivants : 1) tous les arbres étaient relativement jeunes, entre 45 et 130 ans ; 2) aucun événement, qu'il soit climatique ou pathologique, ne semble avoir affecté ces arbres serpentiformes par rapport aux arbres érigés. Les éventuelles contraintes de croissance ne sont pas inscrites dans les cernes. Les années 1953, 1958, 1960, 1970, 1976, 1979, 1982, 1986, 1995, 2006 ont des cernes similaires à ceux des autres années.

Le contexte environnemental a été étudié par des photographies hémisphériques. Les photos indiquent que les taches de lumière sont de petites dimensions, ce qui limite l'efficacité photosynthétique dans les sous-étages.

Les hypothèses proposées sont les suivantes :

- 1) en environnement karstique, la disponibilité en eau et en nutriments se limite aux fissures. Le manque d'eau en saison de végétation augmente le risque de cavitation. Des courbures limitent le diamètre des vaisseaux et diminuent ainsi ce risque. Un ombrage trop important lié à la présence de rochers de plusieurs mètres de hauteur peut obliger certains arbres à rechercher la lumière disponible dans les trouées proches, et à se courber dans ce but ;
- 2) en cas de manque chronique d'eau, le risque de cavitation décroît quand les diamètres du phloème sont petits, ce qui arrive quand les axes sont sinueux ;
- 3) quelques individus germent loin des fissures, ce qui occasionne une perte d'équilibre ;

- 4) ces architectures correspondraient à des écotypes locaux conservés par l'absence de sélection humaine.

Introduction

Crooked forms of tree architecture have always fascinated human societies. The strangest morphologies (pendulous, twisted, bending or creeping individuals) have been cultivated as ornaments in gardens across the world. Fascination continues today, as attested by the number of websites on the subject.

The origins of crooked morphologies have been extensively studied for some genera (*Salix*, *Populus*, *Fagus*, *Quercus*, *Larix*, *Betula*, *Picea*) (Hallé *et al.* 1978; Thiébaud *et al.* 1992; 1993, Jalkanen & Konopka 1998), as well as for domestic tree species (apricot tree) (Alméras *et al.* 2009). Although crookedness can result from genetic modifications, as the "tortillard" beech (*Fagus sylvatica* var. *tortuosa*) in Verzy, France (Thiébaud *et al.* 1998) or certain clones of *Populus tremuloides* (Remphrey & Pearn 2003), it is more often interpreted as a form of mechanic-sensitive control to acclimate to local mechanical stresses (Mouliat *et al.* 2015). The strain on living tissues generates a dynamical reorientation of the main organs, stems and branches via phototropism or gravitropism, through changes in cambial activity and differentiation processes. When the stresses originate from strong winds or other mechanical disturbances (avalanches, flooding, slope slippage, heavy loads of ice or snow), the process is defined as thigmomorphogenesis (Jaffe 1973). The physiological and morphological aspects of this process were recently reviewed in Badel *et al.* (2015).

Oldeman (1974) suggested that changes in the hereditary architecture of a forest environment could also be due to a reiteration process, a notion that was then largely developed in forest ecology (Hallé *et al.* 1978; Oldeman 1990; Walter & Torquebiau 2000; Schnitzler 2001). This process involves the expression of a species total architectural unit or only one part of it (i.e., total reiteration vs. partial reiteration).

Crooked architectures also occur on karstic sites, as observed by the authors in northern Yucatan around cenotes, along the Martinique karstic coast and in the Tsingy of Madagascar. The karst environment limits tree growth

because the substrate is porous and soils are thin except in crevices and fissures.

Recently, sparse distorted pubescent oak trees (*Quercus pubescens* Willd.) have been discovered in the ancient woodland of Païolive on the mega lapies in south-central France. Others have been described in deforested lapiaz of the Hautes Plaines, in the south of the Alps (Lieutaghi P., personal communication). Many studies have been carried out on the morphology and physiology of this species, but as far as we know, there is no information on such crooked forms, except for a few twisted oaks from Verzy.

The pubescent (downy) oak is a deciduous middle-sized (15-20m) tree, usually ascribed to the architectural model of Rauh (Hallé *et al.* 1978). As a heliophilic species, its plasticity in morphological traits (i.e., biomass allocation, leaf morphology, architectural traits) is lower than the beech along light gradients in the sub-Mediterranean forests (Kunstler *et al.* 2005). It is more drought-resistant than the beech thanks to the high hydraulic efficiency of stems and roots under water stress, cessation of cambial activity during the hot and dry season (Cochard *et al.* 1992; Tyree & Cochard 1996; Nardini & Pitt 1999), and an increase in the production of terpene and phenolic-like compounds under drought stress conditions, which limit cell oxidation (Genard-Zielinski *et al.* 2014) or allocate more biomass to leaves and less to roots for water acquisition (Slot *et al.* 2012).

These traits explain why this species is well adapted to the Mediterranean climate and has become one of the dominant species in the meridional part of Europe (Quézel & Médail 2003). The reasons for crooked oaks in the Païolive sub-Mediterranean woodland is thus worthy of further study.

The variety of crookedness among these trees can involve either the trunk, or the trunk and the secondary axes. With regard to this observation, we hypothesize that crookedness is the result of local particular conditions generated by the harsh environment in karst, which may lead some individuals to adopt crookedness.

The main objective of the study is thus:

- 1) to describe the local environment of these trees (in particular the light microclimate, with regard to the concept of “riverbank effect”) (Hallé *et al.* 1978; Schnitzler 2001; Walter & Torquebiau 2000). Unfortunately the exploration of the root system is not technically possible in the mega lapies;
- 2) to categorize the variety of crooked forms in a broad sample of the Païolive woodland;

- 3) to compare the tree rings of crooked and referent oak trees. The annual ring width is considered a functional trait because it establishes a relationship between a response to external factors and a morphological descriptor.

Study area

The Païolive woodland is situated in the Ardèche region of France (latitude: 44°23'39.88"N; longitude: 4°10'44.01"E, altitude: 235m). The climate is characterized by both mountain-oceanic and Mediterranean tendencies. Mean annual rainfall varies from 1000 to 1200mm, mostly in autumn and spring (Blandin *et al.* 2016).

The Païolive woodland is part of the karstic “plateau des Gras” (160km²). This plateau is composed of compact upper Jurassic limestone. It is carved from a 100m deep canyon through which the Chassezac River flows and it is furrowed by fissures and crevices, sometimes large, aligned in the direction of the main tectonic fractures of the region. In the major part of the Païolive woodland, the landscape is ruiniform, with limestone peaks that can reach up to 10m high. Another typical characteristic of the karstic relief is the presence of dolines and caves. The soils present a large range of pH, texture, depth and humus type (Givors & Boissier 2010). They are thin and dry during the long hot and dry summers. The plants also suffer from an excess of calcium and suitable environments are only found in fissures, crevices and dolines, where the accumulation of decarbonated clay retains water and offers ion-exchangeable material (photo 1).

The Païolive woodland is mainly composed of *Quercus pubescens* and, to a lesser extent, *Quercus ilex* L. and *Acer monspessulanum* L. Understoreys are composed of *Cornus sanguinea* L., *Ruscus aculeatus* L., *Sorbus torminalis* (L.) Crantz, *Juniperus oxycedrus* L., and *Prunus mahaleb* L. The herbaceous stratum is not very developed (less than 40%) except in gaps. The main species are *Hedera helix* L., *Tamus communis* L., *Brachypodium pinnatum* L. (in gaps), and *Quercus* seedlings. The forested cover presents large physiognomic variations between sparse bushes, partially open canopy and more closed canopied woods. The mean height is 15m but some oak trees can reach 25m in suitable conditions (Givors & Boissier 2010).



Photo: Jean-François Holthof

Photo 1 – Geological section at the level of a stone quarry, showing that decarbonated clay is only available for plants in small fissures between large rocks (right side of the photo) or in dolines (left side of the photo).

Photo 1 – Coupe au niveau d'une carrière d'extraction de pierres, montrant que l'argile décarbonatée n'est disponible pour les plantes que dans des petites fissures entre les blocs rocheux (à droite de la photo) ou dans les dolines (à gauche).

Human uses were numerous during the 18th century after 1750, with local clear cutting to create pastures, small vineyards and *Morus alba* plantations for silkworm culture. Trees were also pruned. All these uses only occurred outside the ruiniform part of the forest, as shown on the Cassini map (1781). During the 19th and the beginning of the 20th centuries, plant diseases and national economic failures in France caused land abandonment and successions occurred in former pastures and cultivated plots. Since the 1970s, tree exploitation has continued to decrease because of the extreme parcelling of land (Holthof 2008).

Methods

A careful search for crooked trees in the woodland yielded 183 individuals, all growing among erect trees. These trees were all georeferenced.

Classification of tree morphology

Seventy-two individuals were selected among the 183 crooked trees to establish the morphological typology. We considered only the trunk – that is, the main stem before the first divisions – for simplification. The architectural traits considered here were bent stems

with abrupt orientation changes and creeping stems. We measured the lengths in the different portions of bent trunks separately and averaged their diameters. We added a special category when oaks were multi-stemmed, although this was much rarer.

Dendrological and dendrochronological research

Twelve oaks (10 crooked trees, to which we have added 2 referent upright trees) were cored to the heart of the tree with the Pressler auger. Cores were sanded and polished using sandpaper of different grades (×120, ×180, ×320, ×400). Ring width series were then measured with a precision of 0.01mm using the LINTAB6® RinnTech device.

Structure and light microclimate analysis

Hemispherical photographs (HP) were useful for retrieving data about canopy openness and the leaf area index and for characterizing light conditions beneath the canopy. The Nikon F2™ camera was equipped with a Fish-Eye lens Nikkor™: 8/2.8 (polar projection) and mounted on a tripod at 1.5m above ground. The negative B&W film (Kodak TMX 100™) was developed and digitized. Nine HP were taken under clear sky at locations typically characterized by creeping oaks: sites without rocky outcrops (only trees are present: photos 1, 3, 4, 5); sites where outcrops appear in the photos (narrow rocky joints: photos 2, 6, 8, 9), and sites where outcrops are far away (large rocky joints, photo 7). The HP were analyzed using CIMES software (Gonsamo *et al.* 2011; <http://jmnw.free.fr>).

Results

Architectural categories

Six morphological types were found in the Païolive woodland (Table 1; photos 2 to 6). Categories 1 to 5 (i.e., 90% of individuals) had a single stem. Generally, the orientation of the main stem changed abruptly during stem growth. DBH ranged from 10 to 20cm. Mean lengths of bending stems or creeping trees (categories 1 and 2 together) ranged from 1 to 14.5m, for DBH from 1.6 to 25.6cm. One tree



Photo Annik Schmitzler

Photo 2 – The stem and the two main secondary axes of this oak (category 1) are creeping on the soil. The secondary axis changes direction on contact with the rock.

Photo 2 – Ce chêne (catégorie 1) est entièrement rampant, de même que les deux axes principaux.



Photo Hugo Delays, Justine Vergne

Photo 5 – This curious stem morphology (category 4) contrasts with the adjacent oaks: first erected, then horizontal, and finally erected. The total length of the tree is 15m for a DBH of 20cm. It is 45 years old.

Photo 5 – Ce chêne (catégorie 4) présente une curieuse morphologie : le tronc démarre à l'oblique, se redresse avant de repartir à nouveau à l'oblique.



Photo Annik Schmitzler

Photo 3 – This oak (category 2) germinated in a crack and creeps on 2m before growing straight.

Photo 3 – Ce chêne (catégorie 2) surgit d'une large fissure dans un rocher, rampe sur 2 m avant de se redresser.



Photo Annik Schmitzler

Photo 6 – This oak (category 5) is one of the largest snake tree of the Paiolive wood, with a DBH of 18.5 cm. It is 65 years old. After a short (1m) erected phase, the stem grows totally horizontally and sinuously for 10m. One secondary axis continues to grow horizontally before sitting on the top of the rock, and the other axis grows vertically.

Photo 6 – Ce chêne (catégorie 5) est l'un des plus gros individus rampants du bois de Paiolive. Il est âgé de 65 ans. Après une croissance érigée de 1 m, le tronc revient à l'horizontale et poursuit une croissance sinuose sur 10 m. Un axe secondaire continue à croître horizontalement avant de s'appuyer sur le haut du rocher, tandis que l'autre axe démarre une croissance verticale.



Photo Hugo Delays et Justine Vergne

Photo 4 – This oak (category 3) is entirely oblique on 3m before growing straight at the contact with the rock.

Photo 4 – Ce chêne (catégorie 3) est entièrement oblique sur 3 m, ne s'élevant verticalement qu'au contact avec le rocher.

Table 1 – List of sampled snake trees and distribution into six morphological categories. DBH for diameter (cm) at 1.50m.

Table 1 – Liste et distribution des arbres serpentiformes échantillonnés, répartis en six catégories morphologiques. DBH pour le diamètre (cm) à 1,50 m de hauteur.

Category 1 – Entirely creeping along ground

Creeping along 4m (DBH = 15cm)
 Creeping and rolling along 6m (DBH = 28cm)
 creeping along 6m20 (DBH = 10cm)
 creeping along 6m (DBH = 12.3cm)
 creeping along 4m50 (DBH = 13.3)
 creeping along 3m 70 (DBH = 6.3cm)
 creeping along 2m80 (DBH = 6.3cm)
 creeping along 4m50 (DBH = 7.6cm)
 creeping along 3m (DBH = 6cm)
 creeping along 1m50 (DBH = 1.6cm)
 creeping along 4m (DBH = 7cm)

Category 2 – First axis creeping along ground. then rising to oblique or vertical

creeping along 2m60, rising to oblique (1m60; DBH = 31cm)
 creeping along 2m, rising to oblique (DBH = 18cm)
 creeping in the rock along 2m. rising to oblique (1m; DBH = 335cm)
 creeping along 1m50, rising to oblique (4m; DBH = 13.3cm)
 rampe sur 1m, rising to oblique over 10m
 creeping along 70cm, rising to oblique (5m; DBH = 20cm)
 creeping along 90cm (DBH = 6cm), rising to oblique
 creeping along 47cm, rising to vertical (4m 20; DBH = 11cm)
 creeping along 1m30, rising to vertical (5m80; DBH = 2.3cm)
 creeping along 1m16, rising vertical (8m; DBH = 16cm)
 creeping along 1m80, rising vertical (2m; DBH = 33.3m)
 creeping along 3m50, rising vertical (5m)
 creeping along 1m10 (DBH = 15.3cm), rising to 4m
 creeping along 1m50 (DBH = 19.6cm), rising to 6m
 creeping along 2m60 (DBH = 11.3cm), rising to 4m
 creeping along 2m40 (DBH = 13.3cm), rising to 2m
 creeping along 1m30 (DBH = 16.3cm), rising to 8m

Category 3 – Trunk entirely oblique

totally oblique along 6m (DBH = 8.3cm)
 totally oblique along 10m (DBH = 22.3cm)
 oblique along 15m (DBH = 16.6cm)
 oblique along 6m
 very oblique along 4m (DBH = 8.3cm)
 oblique along 4m (DBH = 8.3cm)
 oblique along 4m (DBH = 8.3cm)
 oblique along 4m (DBH = 14.6cm)
 oblique along 5m50 (DBH = 11.3cm)
 oblique along 3m50
 oblique along 2m (DBH = 27cm)
 oblique along 2m (DBH = 16.5cm)
 oblique along 1m50 (DBH = 26.6cm)
 oblique along 1m (DBH = 13.3cm)
 oblique along 6m 50, then changes direction and oblique along 8m (DBH = 25.6cm)
 oblique along 6m30 (DBH = 10cm)
 oblique along 5m (DBH = 11cm)
 very oblique along 3m30 (DBH = 13cm)
 very oblique along 5m10 (DBH = 13cm)
 very oblique along 32m50 (DBH = 13cm)
 very oblique along 80cm (DBH = 6.3cm)
 oblique along 5m10 (DBH = 6cm)
 oblique along 3m80 (DBH = 4cm)

Category 4 – Trunk starts out oblique then changes direction (horizontal or vertical)

oblique along 2m50, horizontal along 1m60, rising (3m; DBH = 23cm)
oblique along 2m, horizontal along 10m (DBH = 33.5cm)
oblique along 4m, rising from cliff (DBH = 70cm)

Category 5 – Horizontal trunk

horizontal along 70cm (DBH = 22cm)
horizontal along 2m (DBH = 23cm)
horizontal along 2m (DBH = 23cm)
horizontal along 2m (DBH = 48.3cm)
horizontal along 1m60 (DBH = 30cm)
horizontal along 1m60
horizontal along 70cm, rising (9m30; DBH = 16.5cm)
horizontal along 4m (DBH = 6cm)
rises in two steps at 1m50 (DBH = 16.5cm)

Category 6 – Straight trunk, then oblique or horizontal

oblique along 1m50, rising (7m)
rising along 1m 50, oblique sur 10m (DBH = 26.6cm)
rising on 1m, becomes oblique, then horizontal (DBH = 33cm)
rising on 1m close to the rock, then horizontal (DBH = 8.6cm)
rising on 1m then horizontal on 2m50 (DBH = 15cm)
rising on 1m, oblique along 3m (DBH = 17cm)
right, then grows within the rock
rising on 60cm, then creeping along 50cm (DBH = 10cm)

Category 7 – Several trunks, some creeping

3 trunks on the base, 1 creeping, 2 rising at the base
several trunks: 1 erect (30m), the others are creeping
4 trunks, 3 oblique, 1 horizontal (3m), 1 erect
2 trunks, 1 creeping (7m, DBH = 16.3cm), 1 erect
2 trunks: 1 erect, 1 creeping (5m50 long; DBH = 13.3cm)
1 erect, 1 creeping (3m50 long; DBH = 28cm)
4 erect, 2 horizontal (3m60, DBH = 12cm)
4 erect, 2 oblique, 1 creeping (1m68 long, DBH = 12cm)
1 erect, 1 creeping along 1m65 (DBH = 16cm)

Category 8 – Straight or creeping trunk, secondary axes creeping

Height: 50cm; DBH = 24cm. Axis 1: 95cm long, DBH = 24cm; Axis 2: 40cm long, DBH = 24cm
Height: 50cm; Axes 1 et 2 between 6m and 6m50, DBH 30cm
Height 1m, secondary axis: 2m50
creeping along 50cm then rising on 3m. Axis 1: 2m (DBH = 7.3cm); axis 2: 2m48 (DBH = 7.3cm)



Photo 7 – This oak (category 6) (photo A) has developed in a narrow crack in the shade. After a short erect phase, the trunk has grown horizontally and sinuously, from one side to the other side of the crack over ten meters. When the main stem reaches the top of the crack, the secondary axes become vertical and grow in full light (photo B).

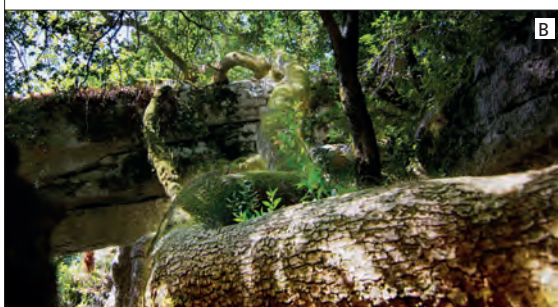


Photo 7 – Ce chêne (catégorie 6) (photo A) a germé dans une étroite fissure et à l'ombre. Son âge est de 85 ans pour un diamètre d'environ 27 cm. Le tronc démarre droit sur 1 m, puis adopte une croissance horizontale sur une dizaine de mètres, passant d'une paroi à l'autre. Lorsque le tronc sort de la fissure, il développe des axes secondaires semi-verticaux sur le rocher en pleine lumière (photo B).



Photo Pierre Lieutaghi

Photo 8 – This kind of architectural form seems to grow only deforested lapiaz. This oak has been photographed in the Alpes-de-Haute-Provence in the lapiaz of Hautes Plaines, near the village of Mane.

Photo 8 – Ce type d'architecture semble limitée aux lapiaz déforestés. Ce chêne a été photographié dans les Alpes de Haute Provence, sur le lapiaz des Hautes Plaines, près du village de Mane.



Photo Annik Schnitzler

Photo 9 – The contact with the rock can generate callus along the trunk. Callus can cause decay of wood, leading to death.

Photo 9 – Le contact du tronc avec le rocher peut générer des cals. La présence de cals, qui occasionnent des pourritures au collet, entraîne une mort précoce.

(category 4) had begun to grow inclined then continued horizontally above a ravine. This tree was rather big, with DBH of 70cm and a length of about 15m. Two other trees also reached rather impressive sizes (48cm DBH for a total length of 20m), including 10m at the horizontal level (photo 6).

Multi-stemmed trees were found along pathways in the more compact zone of the area (photo 8). Some of these samples had callus tissue when creeping directly on the rocks (photo 9).

Denchronology

The estimated age of the trees varied from 45 to 130 years. Examination of the ring width series showed that crooked oaks reacted similarly to erect oaks with regard to interannual variations of the local climate (figure 1). Years 1953, 1958, 1960, 1970, 1976, 1979, 1982, 1986, 1995, and 2006 were all characterized by rings whose width was inferior to those from the preceding or following years. Among the cored oaks, the oldest individuals (120, 125 and 130 years) had variable DBH (78, 20, 58 and 78cm, respectively) (figure 1).

Canopy structure

Table 2 describes the canopy structure. It assumes morphological stability along the whole leafy period. Total gap fraction (TG) expresses global canopy “porosity” as projected onto a horizontal plane (mean: 0.13, range: 0.05-0.22). Canopy openness (CO) uses cosine transformed gap values (mean: 9.2%, range: 0.03-0.22) in order to take into account their location in the hemisphere (Gonsamo *et al.* 2013). These structural parameters estimated over the whole hemisphere are independent of any model of canopy element distribution. Conversely, the leaf area index (LAI), average leaf inclination angle (\hat{A}), fraction cover (FC) and fraction soil (FS), extinction coefficients (K) and clumping index (CI) used for the present estimates are based on model approaches (Gonsamo *et al.* 2011).

Mean LAI (3.9) seemed high for a pubescent oak canopy; however, it displayed strong variations from one site to another (range: 2.2-6.2). Although the angular range taking into account gap fractions for the LAI (L_e) estimates were relatively restricted (zenith angle: $10^\circ < \theta \leq 50^\circ$), several obstacles (trunks, rocks) caused a positive bias, which was difficult to assess without independent measurements. The fraction of sunlit foliage (L_{su}) was high on average: 0.41 (L_{su}/L_e), characterized by strongly clumped small leaves (mean CI: 0.65). Fraction cover (FC: 0.88) and fraction soil (FS: 0.12, close to CO: 0.13) describe the canopy structure as viewed from the nadir or satellite. Like L_e , the ranges for FC (0.69-0.95) and FS (0.05-0.31) were very wide, which indicates the great heterogeneity of the canopy (Table 2).

On average, the mean leaf angle \hat{A} was high (40° above horizon), which favored light penetration through lateral gaps. This property is

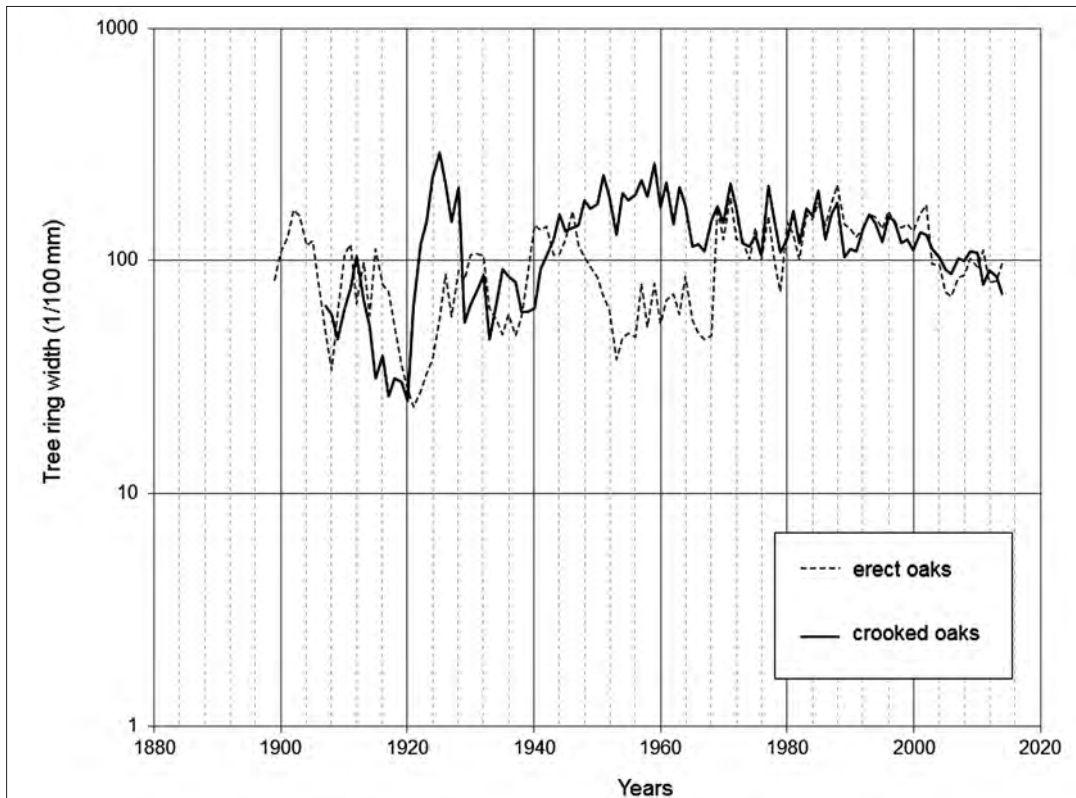


Figure 1 – Curves of interannual variations of ring-widths. Crooked oaks react similarly to erect oaks. Years 1953, 1958, 1960, 1970, 1976, 1979, 1982, 1986, 1995, and 2006 are all characterized by narrow rings for both categories of trees.

Figure 1 – Courbes des variations inter-annuelles des épaisseurs brutes des cernes des arbres serpentiformes et des arbres érigés. Les arbres serpentiformes réagissent aux variations inter-annuelles du climat de la même façon que les arbres érigés. Les années 1953, 1958, 1960, 1970, 1976, 1979, 1982, 1986, 1995 et 2006 se traduisent par un cerne mince chez les deux catégories d'arbres.

Table 2 – Structural properties of *Quercus pubescens* canopy in Paiolive woods.

Table 2 – Propriétés structurales de la canopée de *Quercus pubescens* dans le bois de Paiolive.

| n = 9 | TG | CO | L _e | L _{su} | L _{sh} | Ā° | Cl _{LX} | K _e | K _b | FC | FS |
|-------|------|------|----------------|-----------------|-----------------|------|------------------|----------------|----------------|------|------|
| Mean | 0.13 | 0.09 | 3.87 | 1.60 | 2.36 | 40.5 | 0.67 | 0.65 | 0.58 | 0.88 | 0.12 |
| SE | 0.02 | 0.02 | 0.42 | 0.25 | 0.30 | 8.5 | 0.03 | 0.09 | 0.08 | 0.03 | 0.03 |
| Min. | 0.05 | 0.03 | 2.23 | 0.89 | 1.33 | 0.3 | 0.53 | 0.22 | 0.19 | 0.69 | 0.05 |
| Max. | 0.22 | 0.22 | 6.20 | 3.18 | 4.52 | 75.1 | 0.79 | 1.00 | 0.89 | 0.95 | 0.31 |

Total gap (TG), Canopy openness (CO), Effective Leaf Area Index (L_e), Sunlit (L_{su}) and Shaded LAI (L_{sh}), Average Leaf Inclination Angle (Ā, degrees), Clumping Index (Cl_{LX}), Light extinction coefficient for 'black leaves' (K_e) and corrected for light scattering (K_b), Fraction Cover (FC) and Fraction Soil (FS) from nadir view. Gap fraction view angles about zenith used for estimates: 10° < q ≤ 50°. SE: Standard Error. Minimum, maximum.

in accordance with the mean extinction coefficient, K_e (0.64), considering only the geometry of the canopy (assumption of “black leaves”), which is still more efficient if light scattering is accounted for (K_b). These light conditions changed greatly from one site to another, as shown by the maxima and minima of these parameters (Table 1). They introduce the light regime under the canopy.

Light regime beneath canopy

The direct site factor (DSF%) was estimated as the ratio of daily duration of sunflecks beneath the canopy to the potential duration of sunshine above the canopy. Values were estimated for those days when the canopy was assumed to be structurally stable (Table 3). The most direct sunlight penetrated the canopy in the spring (April, Julian day 112) and autumn (September, 264), which emphasizes the importance of lateral gaps, the sun being high above the

Table 3 – Direct site factor (DSF%) and indirect site factor (ISF%). Julian days, maximum sun altitude, daylength (duration of potential sunshine above canopy, minutes). Potential values daily integrated for full-leaved period assumed structurally stable. Mean (n = 9), SE standard error, minimum, maximum.

Table 3 – Éclairage direct relatif (DSF %) et éclairage diffus relatif (ISF %). Jours juliens, hauteur maximale du soleil, longueur du jour (durée potentielle d'ensoleillement au-dessus de la canopée, en minutes). Valeurs potentielles intégrées sur la période de pleine feuillaison supposée structurellement stable. Moyenne (Mean, n = 9), écart-type (SE), minimum (Min.), maximum (Max.).

| Julian Days | 112 April | 142 May | 172 June | 202 July | 234 August | 264 September | |
|----------------|--------------|------------|-------------|-------------|---------------|------------------|----------------|
| Max. Sun | 57° | 66° | 69° | 66° | 58° | 47° | |
| Dayl. (mn) | 816 | 890 | 922 | 894 | 817 | 728 | |
| DSF (%) | | | | | | | IFS (%) |
| Mean | 9.5 | 9.1 | 7.4 | 8.9 | 9.3 | 10.2 | 14.3 |
| SE | 2.3 | 1.3 | 1.0 | 1.2 | 2.2 | 3.0 | 2.1 |
| Min. | 0.8 | 2.4 | 3.3 | 2.6 | 0.7 | 0.7 | 6.1 |
| Max. | 21.9 | 14.6 | 12.3 | 13.7 | 21.7 | 29.7 | 28.3 |

horizon. DSF maxima reveal the same trends as the average values. Indeed, up to zenith angle $\theta = 45^\circ$, gap fractions were > 0.15 with a maximum 0.22 at $\theta = 5^\circ$ (average for 9 HP).

Three quarters of the sunfleck duration estimated for the Païolive woodland did not last more than 8 minutes (Table 4). Gaps were minute, and no bigger gap was found in the 9 HP analyzed. These estimates indicated canopy structure more than actual direct light intensity (irradiance; PAR, photosynthetically active radiation). Indeed, they suggested that “black leaves” were opaque to light transmission, sunbeams were parallel and penumbra effects were absent. However, they provide valuable indications about the potential transmission of direct light to undergrowth.

For diffuse light, the indirect site factor (ISF%) was estimated using the SOC (Standard Overcast Sky) model, with isotropic light distribution about the azimuth, but nevertheless increasing from horizon to zenith. The average ISF was 14.3%, with a range of 6.1–28.3. These values were constant through the defined season. They provide a rough estimate of diffuse light penetration beneath the canopy.

Table 4 – Sunfleck dynamics beneath canopy for the full-leaved period. Mean (%) represents the mean relative sunfleck frequency; SE the standard error.

Table 4 – Dynamique des taches de lumière sous la canopée en période feuillée. Mean (%) représente la fréquence moyenne des taches de lumière; SE l'écart type.

| Duration (mn) | < 1 | 1-2 | 2-4 | 4-8 | > 8 |
|---------------|------|------|-----|-----|-----|
| n = 9 | | | | | |
| Mean (%) | 74.6 | 15.7 | 8.5 | 1.2 | 0.0 |
| SE | 4.0 | 1.9 | 2.3 | 0.7 | – |

Discussion

Five hypothesis can be advanced for the presence of crooked trees in the Païolive woodland.

1. A response to occasional extreme climatic events?

The hypothesis of crooked trees as a response to occasional extreme climatic events is based on dendrochronological and dendrological studies. Yet the dendrochronological data indicate that the crooked oaks responded to climatic variations similarly to the referent samples. In other words, the two oak morphologies responded in much the same way (slendered rings in 1979, 1982 and 1986) to the extreme summer droughts of 1979 and 1986. We also observed slendered rings during “normal” years for both morphologies, which suggests factors other than climate.

2. Cavitation avoidance?

Water is rare in karstic sites because of the porosity of the substrate and the thinness of soils outside crevices and fissures. The hot and dry periods that characterize Mediterranean climates are thus particularly stressful for plants, especially trees, which risk air embolism by rupture of sap during the development of gas in the vessels. The risk of cavitation is increased when most of the vessels are subjected to cavitation, because this can reduce stem conductivity to a fatal level (Zweifel & Zeugin 2008; Galle *et al.* 2010; Trouy 2015). Angiosperm species are particularly sensitive to cavitation because the perforations situated

at the extremity of the vessels are permeable air bubbles, but they can limit cavitation risks by developing a large range of vessels. They can also increase water pressure, thicken the vessel walls, limit the size of leaves and the opening of stomates by thick membranes, or develop rooting exploration (Trouy 2015). The pubescent oak is also known to stop any cambial activity during the hot and dry season (Cochard *et al.* 1992; Tyree & Cochard 1996; Nardini & Pitt 1999). However by doing so, it runs the risk of excessive dehydration, which can alter the photosynthetic efficiency (Ducrey 1988). Perhaps short flexures of the main stems, which decrease vessel diameters and thus limit cavitation (Badel *et al.* 2015), could be considered as a new strategy of resistance against such risks. Note that crooked individuals have also been observed among accompanying species of the woodland, including the following genera: *Quercus ilex*, *Acer monspesulanum*, and *Pinus sylvestris*.

The relative scarcity of distorted trees could be explained by the rarity of cavitation risks in Païolive karsts, where the number of fissures seems very high (see figure 1). We can thus hypothesize that cavitation risks may be limited to situations where fissures are lacking or already colonized by the roots of neighboring trees. This would explain why crooked trees are essentially found in forested mega lapis, and not on isolated trees along pathways.

Following this hypothesis, we can assume that the frequent changes in stem orientation during the growth of a given tree simply mirror underground gradients of cavitation risks. When the risk is high, the stem induces flexure; when reaching a more suitable microsite in the karst, growth becomes vertical or less inclined. When conditions become bad again, new flexures occur.

3. An eccentric position related to suitable fissures?

Another hypothesis is the eccentric position of trees with regard to the first available fissure, which would induce a very unbalanced form, with sometimes totally inclined trunks. One point in favor of this hypothesis is that bending trees frequently develop calluses at the contact point with limestone rock, as if they needed physical support at the level of the main stems or the main branches.

4. "Riverside behavior"?

Under the closed oak canopy, the light regime was highly variable from site to site, which indicated a heterogeneous structure at this scale. In addition, the woodland was strongly influenced by big trunks and rocky outcrops. These characteristics reduced gap sizes, which restricted the penetration of direct light in sunflecks. It appears that sunflecks stimulate photosynthesis in undergrowth plants more than diffuse and scattered light does.

We can assume that the young oaks were seeking the sun and may have grown creeping until they reached a tree-fall or a felling area. Then, growing under better light conditions, their trunk turned upward and their crown finally closed the gap. In an old-growth beech forest in the Vosges Mountains, we observed a huge sycamore (*Acer pseudoplatanus*), first creeping several meters almost horizontally and then standing up, its wide crown closing a tree-fall gap 30m above ground. Bird cherry (*Prunus padus*) creeping through the undergrowth and standing up thanks to a tree-fall gap is a common observation in Rhine alluvial forest.

This "riverside behavior" (or "riverbank effect": Hallé *et al.* 1978; Schnitzler 2001; Walter & Torquebiau 2000), which has commonly been observed along riverbanks, is reinforced in Païolive woodland. The importance of tree-fall gaps in forest dynamics (sylvigenetic cycle) and tree architecture was strongly emphasized in the 1970s. In this context, we suspect that mapping tree crowns and trunks at scale and using aerial vertical photographs and historical data about the Païolive woodland would help to explore the position of present and past gaps. The strong local variations in the light regime under the closed canopy are linked to the presence of rocks, which reinforce the smallness of gaps, limiting direct light penetration through small sunflecks. Such a situation reduces the photosynthetic capacity of plants in the understoreys (Chazdon 1988; Chazdon & Pearcy 1991; Blanc 2002). Climatic and edaphic constraints add to this photosynthetic constraint, which explains why oaks cannot reach a great age, as already suggested in previous works (Rameau *et al.* 2008). Other factors probably contribute to early death: the presence of calluses, which cause rottenness at the tree/rock contact, or former human practices of pruning (Givors 2008; Vergne & Delaye 2013).

5. Genetic diversity?

Another hypothesis involves the genetic modifications in this woodland, which might have persisted because no selective cutting to eliminate crooked individuals was done in the recent past. We must keep in mind the few “tortillard” oaks from Verzy, where all stems up to the last twig are twisted. These rare oaks grow close to prostrated beeches whose architecture has been recognized as being genetically transmissible (Thiébaud *et al.* 1992; 1998; Démesure *et al.* 1995). The crooked oaks from Païolive might thus be local ecotypes adapted to the stressful environment caused by both the karsts and the Mediterranean climate. They would have persisted here because of the old age of the woodland, and the lack of selective cutting.

Conclusion

The Mediterranean vegetation is known to be well-adapted to difficult ecological conditions like hot and dry summers, thin soils, and wildfire. Mechanisms of response to such environmental stresses include morphological, phenological and physiological adaptations (Scarascia-Mugnozza *et al.* 2000). The genetic variability of forest trees is also high in the Mediterranean basin at the inter- and intra-specific levels, one of the reasons for this being the natural history of the region during the glacial and post-glacial periods (Huntley & Birkes 1989). One little known resistance strategy for trees is crookedness, but clearly more studies should be carried out in extreme environments, such as mega lapies.

Two research priorities can therefore be identified: (1) to study the structural and functional interactions between crooked trees and their underground environment and (2) to study and evaluate the genetic variation of oaks in Païolive and other ancient Mediterranean woodlands. Given the virtual disappearance of ancient oak forest types from the western Mediterranean region and the alteration of other woods (Quézel & Médail 2003), the Païolive site offers the opportunity to investigate such issues because the forest cover has persisted for several centuries and management has been abandoned for decades.

Acknowledgments

Authors thank Hugo Delaye, Justine Vergne and Emmanuel Thomazeau for their excellent field research, Bernard Thiébaud and Tancrede Almeras for their vivid contribution to the interpretation of crookedness, and Catherine Stott for the English translation.

References

- Almérás T. & Fournier M., 2009. Biomechanical design and long-term stability of trees: morphological and wood traits involved in the balance between weight increase and the gravitropic reaction. *J. Theor. Biol.* 256: 370-381.
- Badel E., Ewers F.W., Cochard H. & Telewski F.W., 2015. Acclimation of mechanical and hydraulic functions in trees: impact of the thigmomorphogenetic process. *Front. Plant Sci.* 266: 1-12.
- Blanc P., 2002. *Être plante à l'ombre des forêts tropicales*. Nathan, Paris, 428 p.
- Blandin P., Aberlenc H.-P., Bauvet C., Bianchin N., Cockle A., Deso G., Duguet R., Gaymard R., Holtorf J.-F., Hugonnot V., Lhermenier W., Richard F., Schwaab F., 2016. L'écomplexe de Païolive en Ardèche méridionale (France) : un pic de biodiversité du Hotspot méditerranéen. *Ecologia mediterranea* 42(2): 51-95.
- Chazdon R.L., 1988. Sunflecks and their importance to forest understory plants. In: A. Macfadyen, M. Begon & A.H. Fitter (eds.), *Advances in Ecological Research*, 18, Academic Press, London: 1-63.
- Chazdon R.L. & Pearcy R.W., 1991. The Importance of Sunflecks for Forest Understory Plants. *BioScience* 41: 760-766.
- Cochard H., Bréda N., Granier A. & Aussenac G., 1992. Vulnerability to air embolism of three European oak species (*Quercus petraea* (Matt) Liebl *Q pubescens* Willd., *Q robur* L). *Ann. For. Sci.* 49: 3.
- Démesure B., Comps B., Thiébaud B., Barrière G. & Letouzet J., 1995. Les hêtres tortillards en Europe occidentale. *Annales Sciences Forestières* 52: 103-115.
- Ducrey, M., 1988. Réactions à la sécheresse de quelques espèces forestières méditerranéennes. *Revue Forestière Française* XL (5): 359-370.
- Galle A., Esper J., Feller U., Ribas-Carbo M. & Fonti P., 2010. Responses of wood anatomy and carbon isotope composition of *Quercus pubescens* saplings subjected to two consecutive years of summer drought. *Ann. For. Sci.* 67: 809.
- Genard-Zielinski A.C., Ormeño E., Boissard C. & Fernandez C., 2014. Isoprene emissions from downy oak under water limitation during an entire growing season: What cost for growth? *PLOS ONE* (9)11: e112418.
- Givors A. 2008. Les arbres de Païolive, leur histoire et leur âge. *Cahiers de Païolive* 1: 151-154.
- Givors A. & Boissier J.M., 2010. *Étude phytoécologique et dendrochronologique du bois de Païolive (Ardèche)*. Rapport interne, Association Païolive.
- Gonsamo A., Walter J.M. & Pellikka P., 2011. CIMES: A package of programs for determining canopy

- geometry and solar radiation regimes through hemispherical photographs. *Computers and Electronics in Agriculture* 79: 207-215.
- Gonsamo A., d'Odorico P. & Pellikka P., 2013. Measuring fractional forest canopy element cover and openness – definitions and methodologies revisited. *Oikos* 122: 1283-1291.
- Hallé F., Oldeman R.A.A. & Tomlinson P.B., 1978. *Tropical trees and forests. An Architectural Analysis*, Springer-Verlag, Berlin.
- Holthof J.F., 2008. Étude des cadastres anciens. *Cahiers de Païolive* 1: 205-208.
- Huntley B. & Birkes H.J.B., 1989. *An atlas of past and present pollen maps for Europe, 0-13 000 years ago*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Jaffe M.J., 1973. Thigmomorphogenesis: the response of plant growth and development to mechanical stimulation. *Planta* 114: 143-157.
- Jalkanen R. & Konopka B. 1998. Snow-packing as a potential harmful factor on *Picea abies*, *Pinus sylvestris* and *Betula pubescens* at high altitude in northern Finland. *Eur. J. Plant Pathol.* 28: 373-382.
- Kunstler G., Curt T., Bouchaud M. & Lepart J., 2005. Growth, mortality, and morphological response of European beech and downy oak along a light gradient in sub-Mediterranean forest Canadian. *J. For. Res.* 35: 1657-1668.
- Moulia B., Coutand C. & Julian J.L., 2015. Mechano-sensitive control of plant growth: bearing the load, sensing, transducing and responding. *Front. Plant Sci.* 6: 52.
- Nardini A. & Pitt F., 1999. Drought resistance of *Quercus pubescens* as a function of root hydraulic conductance, xylem embolism and hydraulic architecture. *New Phytol.* 143: 485-493.
- Oldeman R.A.A., 1974. *L'architecture de la forêt guyanaise*. Mémoire ORSTOM 73, Paris, 204 p.
- Oldeman R.A.A., 1990. *Forests: Elements of silvology*. Springer-Verlag, Berlin.
- Quézel P. & Médail F., 2003. *Écologie et biogéographie des forêts du bassin méditerranéen*. Elsevier, Paris, 573 p.
- Rameau J.C., Mansion D., Dumé G. & Gauberville C., 2008. *Flore forestière française*, t. III, *Région Méditerranéenne*, Institut pour le développement forestier, Paris, 2432 p.
- Remphrey W.R. & Pearn P., 2003. Crown development of a clone of *Populus tremuloides* exhibiting “crooked” architecture and a comparison with wild-type trees. *Can. J. Bot.* 81: 345-359.
- Scarascia-Mugnozza G., Helfried Oswald H., Piussic P. & Radoglou K., 2000. Forests of the Mediterranean region: gaps in knowledge and research needs. *For. Ecol. Manag.* 132: 97-109.
- Schnitzler A., 2001. L'intérêt du modèle architectural dans l'analyse de la biodiversité forestière. Application à la gestion des réserves naturelles rhénanes. *Rev. For. Franç.* numéro special: 217-225.
- Slot M., Stijntje H., Klooster J., Sterck F.J. & Sass-Klaassen U., 2012. A lifetime perspective of biomass allocation in *Quercus pubescens* trees in a dry, alpine valley, http://www.natkon.ch/pdf_files/publikationsseite/Slot_et_al_2012_Trees.pdf
- Thiébaud B., Bujon P., Comps B. & Mercier J., 1992. Développement réitératif des hêtres tortillards (*Fagus sylvatica* L. var. *tortuosa* Pépin). *C.R. Acad. Agric. Fr. Série III*, 315: 213-219.
- Thiébaud B., Bujon P., Haddad S., Comps B. & Mercier J., 1993. Morphologie et architecture des hêtres tortillards (*Fagus sylvatica* L. var. *tortuosa* Pépin). *Can. J. Bot.* 71: 848-862.
- Thiébaud B., Garniaux B., Comps B. & Muller C., 1998. Descendances maternelles de hêtre tortillard (*Fagus sylvatica* L. var. *tortuosa* Pépin); Développement au cours des quatre premières années : I. fertilité, vigueur et apparition du phénotype tortillard. *Can. J. Bot.* 76: 12-22.
- Trouy M.C., 2015. *Anatomie du bois. Formation, fonctions et identification*. Quae, Versailles, 184 p.
- Tyree M.T. & Cochard H., 1996. Summer and winter embolism in oak: Impact on water relations. *Ann. Sci. For.* 53:173-180.
- Vergne J, Delaye H., 2013. *Étude de l'architecture des arbres et compréhension de la dynamique forestière au bois de Païolive (07)*. Rapport interne, Association Païolive.
- Walter J.M. & Torquebiau E.F., 2000. The computation of forest leaf area index on slope using fish-eye sensors, CRAS, *Sciences de la Vie* 323: 801-813.
- Zweifel R. & Zeugin F., 2008. Ultrasonic acoustic emissions in drought stressed trees – more than signals from cavitation? *New Phytol.* 179: 1070-1079.

Autoécologie et place des espèces du genre *Ruta* dans les formations végétales en Algérie nord-occidentale

Autoecology and place of species of the *Ruta* genus in vegetation of north-western Algeria

Zineb BENNAOUM¹ *, Hachemi BENHASSAINI¹

1. Laboratoire de biodiversité végétale : conservation et valorisation,
Faculté des sciences de la nature et de la vie,
Université Djillali Liabès de Sidi Bel Abbès, Algérie.

*Auteur correspondant : zinnaoum@yahoo.fr

Received: 1 September, 2016; First decision: 13 December, 2016; Revised: 9 January, 2017;
Second decision: 1 June, 2017; Revised: 15 June, 2017; Accepted: 26 June, 2017

Résumé

Ce travail présente l'autoécologie et la place des espèces du genre *Ruta* dans les formations végétales en Algérie nord-occidentale sur la base d'observations et de relevés floristiques faits à différentes saisons dans deux zones différentes : la première sur le littoral (Beni Saf) et la seconde, plus continentale (tellienne), distante de 75 km de la mer (Tessala). Un transect de 4 x 400 m a été marqué dans chaque zone où l'exposition, le type de sol, l'humidité et la température de l'air ont été relevés. Des relevés de végétation placés à l'intérieur des transects ont ensuite été effectués respectivement dans 14 quadrats de 1 m² à Beni Saf et de 30 quadrats à Tessala. Les résultats montrent que les espèces du genre *Ruta* sont influencées par les facteurs écologiques du milieu et par l'ambiance de leurs cortèges floristiques correspondants. Les deux zones étudiées ont d'importantes différences au niveau de leurs facteurs écologiques et de leur bioclimat ayant pour conséquence d'abriter des communautés végétales nettement différentes (coefficient de similitude de Sørensen (Cs) < 50 %) dans lesquelles se développent les différentes espèces

des Rues étudiées. *Ruta montana* (L.) L. préfère les sols à éboulis et s'installe en marge des fourrés ; à l'inverse *Ruta chalepensis* L. et *Ruta angustifolia* Pers. s'installent dans un cortège floristique dense et bénéficient ainsi de l'humidité et de la litière offerte par le couvert végétal. La comparaison des spectres biologiques montre que les hémicryptophytes dominent largement le tapis végétal variant entre 31,5 % et 37,1 %. Les thérophytes caractérisent la zone de Tessala avec un recouvrement de 36,8 %. L'habitat des espèces du genre *Ruta* et la colonisation végétale dans ces espaces se trouvent limités et conditionnés par l'hétérogénéité du relief qui génère une grande variabilité des conditions microclimatiques, des contraintes édaphiques, des niveaux trophiques et des niveaux de stress écologique et anthropozoogène.

Abstract

The present contribution discusses the autoecology and the place of species of the *Ruta* genus in vegetation of two different sites in north-western Algeria using vegetation sampling with

Mots clés : *Ruta montana* (L.) L.,
Ruta chalepensis L., *Ruta angustifolia* Pers.,
cortège floristique, spectres biologiques.

Keywords : *Ruta montana* (L.) L.,
Ruta chalepensis L., *Ruta angustifolia* Pers.,
floristic composition, biological spectrum.

seasonal observations. The first site is located on the coastline (Beni Saf) and the second one is more inland (Tessala). One 4 × 400m transect was set up at each study site and exposure, soil type, moisture and temperature were recorded. Vegetation sampling was carried within the transects in 14 1m² quadrats in Beni Saf and 30 1m² quadrats in Tessala. Results show that the ecological factors and plant community are key factors for ecology and biology of the three studied *Ruta* species. The plant composition of the two study sites is different, resulting from bioclimatic and ecological features. This is confirmed by the Sørensen similarity coefficient (Cs) which shows a low similarity (< 50%) between these study sites. *Ruta montana* (L.) L. prefers scree soils and grows into the margins of thickets; unlike, *Ruta chalepensis* L. and *Ruta angustifolia* Pers. which prefer to establish within dense vegetation, thus benefiting from the humidity and litter provided by other plants. The comparison of biological spectra shows that hemicryptophytes dominate the vegetal cover with percentages between 31.5% and 37.1%. Therophytes are common in the Tessala study site (36.8%). Anthropozoogenic action and unfavorable weather conditions, compromise the sustainability, ecology and biology of *Ruta* species.

Abridged version

Species of the *Ruta* genus (*Ruta montana* [L.] L., *Ruta chalepensis* L. and *Ruta angustifolia* Pers.) are hemicryptophytes of the Mediterranean region, known for their toxicity and stench. They usually grow in rocky and arid grasslands.

The present contribution discusses the ecological parameters and place of species of the *Ruta* genus in vegetation of two different sites in north-western Algeria over the four seasons of 2014. The first study site is located on the coastline in the region of Beni Saf (35°18'1.707" N, 1°22'15.744" W) and the second one, on the inland hills of Tessala mount about 20km from Sidi Bel Abbes city (35°16'2.156" N, 0°46'54.512" W). Within each zone one transect of 4m wide and 400m long was marked. The surveys were conducted four times a year, once at each season. Forty-four 1m² quadrats were surveyed: 30 in Tessala and 14 in Beni Saf. Species identification was carried out directly on site using Quézel & Santa (1962-1963). Variables recorded for the main plant formations were: exposure, soil type, humidity (%) and temperature. Given the available data, the statistical analyses used for treatments are the Non-symmetric

correspondence analysis, the Analysis of horizontal dispersion and the Principal component analysis (PCA).

The results obtained allow concluding that humidity, nature of substrate and luminosity are the determining factors for the development of these species. Moreover, the position of the species of *Ruta* genus into an appropriate plant cover delimits its habitat. This difference in species composition between the study sites is verified through the Sørensen coefficient which shows a low similarity (< 50%).

Natural evolution of the habitat of these species goes from rocky areas to habitats with a thicker soil favorable to the establishment of perennial species. These habitats regroup many arid scrublands on poor and skinned limestone and sandy substrates. They are characterized by herbaceous and shrubby species dominated by, *Chamaerops humilis* L., *Calycotome intermedia* Link., *Urginea pancration* (Steinh) Phil. *Asphodelus microcarpus* Salzm & Viv, *Brachypodium retusum* (Pers.) P. Beauv, *Ruta chalepensis* L., *Ruta montana* (L.) L. and *Ruta angustifolia* Pers. The Tessala station is dominated by therophytes (36.8%). The hemicryptophytes are also common in the vegetation cover. The presence of these species attests of zoogenic disturbance (grazing), which, is also revealed by the presence of species such as, *Urginea pancration* (Steinh) Phil and *Asphodelus microcarpus* Salzm&Viv. Plant cover is more or less discontinuous as it is grazed throughout the year. Additively, the temporal study showed that the effect of seasonal climatic variations is different for annual and perennial: annual species are present in winter and spring, while in autumn they represent only a low proportion of species. Perennial species are present throughout the year.

For three decades, north-western Algeria has had a high water deficit. However, the climate of the study area is characterized by a concentration of rainfall during the cold period (autumn and winter) and a drought that lasts on average 6 months (summer). Therefore, this habitat develops under a semi-arid climate with cool winters in Tessala region and a semi-arid climate with warm winters in Beni Saf region. We may add that *Ruta chalepensis* and *Ruta angustifolia* require a high humidity that promoted by *Chamaerops humilis* L., unlike *Ruta montana* which is not demanding in moisture and does not tolerate other hemicryptophyte competition for light.

Especially in the mountains, relief variability generates a large heterogeneity of microclimatic conditions, soil constraints, trophic and stress levels. A significant part of the structure and diversity of vegetation is also explained by the existence of ecological and anthropozoogenic disturbances (fire, overgrazing).

Introduction

L'hétérogénéité des habitats est souvent mise en avant en tant que facteur explicatif des changements de composition et de structure des communautés végétales (Chapin & Körner 1994 ; Körner 1998 ; Quézel & Médail 2003 ; Thompson 2005), tout comme l'existence de perturbations causées entre autres par les actions anthropozoogènes (Youssef *et al.* 2009). Les matorrals dégradés de la région nord-occidentale de l'Algérie, qui se développent sur des substrats édaphiques pauvres, souvent calcaires, sont soumis à différents degrés de perturbations (Alcaraz 1982 ; Losa Quintana & Molero Mesa 1983). Néanmoins, ils sont caractérisés par une grande diversité végétale, dont les espèces du genre *Ruta* font partie intégrante.

D'un point de vue systématique, et en se basant sur des critères macromorphologiques, Quézel & Santa (1962) reconnaissent en Algérie deux espèces bien distinctes : *R. montana* (Clus.) L. et *R. chalepensis* L. Cette dernière est subdivisée en deux sous-espèces ; *R. chalepensis* subsp. *angustifolia* (Pers.) P. Cout. et *R. chalepensis* subsp. *latifolia* (Salisb.) Lindb. Le critère bractée de l'inflorescence est pris en considération dans la différenciation entre les deux sous-espèces. Elles sont très petites chez la première et ovales largement foliacées chez la seconde. Dans un récent travail, Bennaoum *et al.* (2015) confirment cette différence en étudiant les caractères microphyto-dermiques. Toutefois, Dobignard et Chatelain (2011) conservent le statut d'espèce pour *Ruta montana* (L.) L. et élèvent *Ruta angustifolia* Pers. et *Ruta chalepensis* L. au rang d'espèces. Elles portent toutes le nom vernaculaire de « fidjel ». On les retrouve dans les zones montagneuses de l'intérieur jusqu'à l'Atlas saharien (Quézel & Santa 1962-1963).

Dans ce contexte, la présente contribution s'inscrit dans le cadre de la description des traits ainsi que la place des espèces du genre *Ruta* dans les formations végétales en Algérie

occidentale. Ceci nous a amenés à établir une caractérisation autoécologique de ces espèces dans leurs cortèges floristiques respectifs sur la base de relevés effectués à différentes saisons puis, d'estimer leurs comportements écologiques et leurs places au sein d'un habitat naturel. La région où les échantillons ont été prélevés fait partie intégrante de l'un des onze points chauds régionaux de la biodiversité (Médail & Myers 2004 ; Vela & Benhouhou 2007) du bassin méditerranéen, le complexe Bético-rifain, auquel appartient l'Oranie littorale (secteur O1 au sens de Quézel & Santa, [1962-1963]).

Matériels et méthodes

Les relevés floristiques ont été réalisés au fil des quatre saisons durant l'année 2014 dans deux zones différentes en fonction de la phénologie (floraison, fructification) des espèces du genre *Ruta*. La première zone, située sur le littoral à proximité de la ville de Beni Saf, appartient à l'étage bioclimatique semi-aride supérieur à hiver chaud, avec une altitude n'excédant pas 44 m et une hygrométrie allant de 26 à 40 % (35°18'1.707" N, 1°22'15.744" O). La seconde zone, située à moins de 75 km du littoral sur un terrain vallonné du mont de Tessala, à environ 20 km de la ville de Sidi Bel Abbès (35°16'2.156" N, 0°46'54.512" O), se caractérise par un étage bioclimatique semi-aride inférieur à hiver frais, avec des périodes gélives s'étalant sur trois mois (décembre à février), occupant une tranche altitudinale entre 700 et 900 m et où le taux d'humidité se situe entre 31 et 48 % (tableau 1).

Réalisation des relevés phytoécologiques

Chaque zone (Beni Saf, Tessala) a été délimitée selon son homogénéité floristique. À l'intérieur de chacune d'elles, un transect phytoécologique de 4 m de largeur et de 400 m de long a été matérialisé. Pour chaque transect, les variables notées sont : la localité, l'altitude, l'exposition, le type de sol, l'humidité atmosphérique (%) et la température de l'air. Le long de ces deux transects, des quadras fixes d'un mètre carré (1 m²) ont été marqués, conditionnés par la présence d'au moins un pied des espèces du genre *Ruta*. Seules les plantes présentes dans le quadra sont prises en compte. Les relevés ont été effectués quatre

Tableau 1 – Principales caractéristiques climatiques saisonnières des zones d'étude.

Table 1 – Main seasonal climate features of the study sites.

| Zones d'étude | Substrat | Nombre de relevés | Saison | M (°C) | m (°C) | H (%) | PP (mm) | Type bioclimatique | |
|--|---------------------|--------------------|-------------------|--------|--------|-------|------------------|--------------------|--|
| Tessala (Sidi Bel Abbés) Zone à 75 km du littoral | Rocheux calcaire | 30 de R1 à R30 | Période 1980/2013 | | | | Semi-aride frais | | |
| | | | Hiver | 14,33 | 3,42 | 75,74 | 41,48 | | |
| | | | Printemps | 22,23 | 6,37 | 65,5 | 35,74 | | |
| | | | Été | 33,93 | 15,95 | 52,01 | 8,47 | | |
| | | | Automne | 25,70 | 10,89 | 68,23 | 35,61 | | |
| Beni Saf (Ain Témouchent) Zone littorale | Sablonneux-calcaire | 14 de R31 à R44 | Période 1997/2013 | | | | Semi-aride chaud | | |
| | | | Hiver | 16,88 | 10,91 | 74,36 | 43,59 | | |
| | | | Printemps | 20,61 | 14,26 | 74,02 | 22,72 | | |
| | | | Été | 28,31 | 21,86 | 73,47 | 2,73 | | |
| | | | Automne | 23,71 | 17,69 | 75,01 | 38,6 | | |

M : températures maximales, m : températures minimales, H : humidité, PP : pluviométrie pour la saison (période de 4 mois)

fois par an (1 relevé/saison). Ainsi, 44 relevés phytoécologiques ont été réalisés : 14 dans la zone littorale de Beni Saf et 30 dans la zone de Tessala. La détermination des espèces a été effectuée directement sur le terrain selon les clés de détermination botanique de Quézel & Santa (1962-1963) et actualisée selon Dobi-gnard & Chatelain (2011).

La chorologie des espèces a été renseignée d'après Quézel & Santa (1962-1963) et le type biologique au sens de Raunkiaer (1934) a été défini suivant le réseau électronique de Tela Botanica (2017) et le guide de la flore méditerranéenne de Bayer *et al.* (2005).

Le calcul du pourcentage des types chorologiques et biologiques est donné par la formule :

$$P (\%) = 100 \times \frac{t}{T}$$

où, t est le nombre d'espèces appartenant à chaque type chorologique ou biologique et T est le nombre total d'espèces dans chaque zone.

À partir des tableaux de relevés, nous avons calculé la fréquence pour chaque espèce qui est donnée par le nombre moyen de fois où elle est rencontrée dans les relevés de chaque transect, rapporté à 100, de façon à obtenir un pourcentage. La fréquence est calculée à partir de la formule suivante :

$$F (\%) = 100 \times \frac{n}{N}$$

où, n est le nombre de relevés où l'espèce est présente et N est le nombre total de relevés.

La composition floristique des différentes zones (Beni Saf, Tessala) a été comparée qualitativement par le biais du coefficient de similitude de Sørensen (1948) :

$$C_s = \frac{2c}{(a+b)} \times 100$$

où : c, est le nombre d'espèces communes entre deux zones et a et b sont les nombres d'espèces identifiées dans chacune des deux zones.

Analyses statistiques

Le traitement des données a été effectué à l'aide des logiciels Microsoft Access (Logiciel PCA-CA-NSCA-MFA and matrix analysis) (Bouxin 2014) et Statistica 6. Ces données ont été soumises à une analyse non symétrique des correspondances (NSCA ; données de végétation : 164 espèces × 44 relevés), une analyse de la dispersion horizontale (MFA ; 70 espèces × 14 relevés de la zone de Beni Saf ; 119 espèces × 30 relevés de la zone de Tessala) (Bouxin 2014) et une analyse en composantes principales (ACP ; 10 types biologiques/zone × 4 saisons) (Benzecri 1973). Les tableaux en annexe 1 et 2 regroupent 164 espèces inventoriées sur 44 relevés réalisés où sont notées les données de présence/absence et la fréquence.

Résultats

Communautés végétales

L'analyse non symétrique des correspondances (NSCA) montre une importante différence dans la composition floristique entre les relevés de la zone de Tessala et ceux de la zone de Beni Saf (figures 1 et 2). En effet, sur le premier axe, ceux de la région de Beni Saf (G1) sont marqués par la présence de *Ruta angustifolia*, avec une contribution relative de -0,02239 ainsi que les espèces accompagnatrices, telles que : *Arisarum vulgare* Targ. Tozz. (-0,01013), *Erophaca baetica* (L.) Boiss. (-0,00271), *Pallenis maritima* (L.) Greuter. (-0,00757), *Lathyrus odoratus* L. (-0,00321), *Stauracanthus boivinii* (Webb) Samp. (-0,00115), *Ulex* sp. (-0,01114), *Asparagus albus* L. (-0,00161), *Brachypodium retusum* (Pers.) P. Beauv. (-0,00714), *Delphinium peregrinum* L. (-0,00275),

Fagonia cretica L. (-0,00973), *Fumaria capreolata* L. (-0,00275), *Stipa barbata* Desf. (-0,00209), *Erica multiflora* L. (-0,00339), *Romulea bulbocodium* (L.) Seb. et Maur. (-0,00917). Ce lot d'espèces, qui est étroitement lié à la nature du substrat sablo-calcaire, se définit aussi par une strate arborée éparsée et rabougrie : *Pinus halepensis* Mill. (-0,00542), *Juniperus phoenicea* L. (-0,00454), *Pistacia lentiscus* L. (-0,00799), *Searsia pentaphylla* (Jacq.) F. A. Barkley (-0,00483).

Le site de la région de Tessala se caractérise par un groupe d'espèces végétales (G2) à *Ruta chalepensis* (0,00229), *Calycotome intermedia* Link. (0,0007), *Urginea pancration* (Steinh) Phil (0,01758), *Daucus carota* L. (0,0012), *Chamaerops humilis* L. (0,00504), *Ballota hirsuta* L. (0,01286), *Lysimachia monelli* (L.) U. Manns & Anderb. (0,01067), *Asphodelus microcarpus* Salzm. & Viv. (0,01947), *Ruta montana* (Clus.) L., (0,00533), *Olea europaea* var. *oleaster* (0,00433).

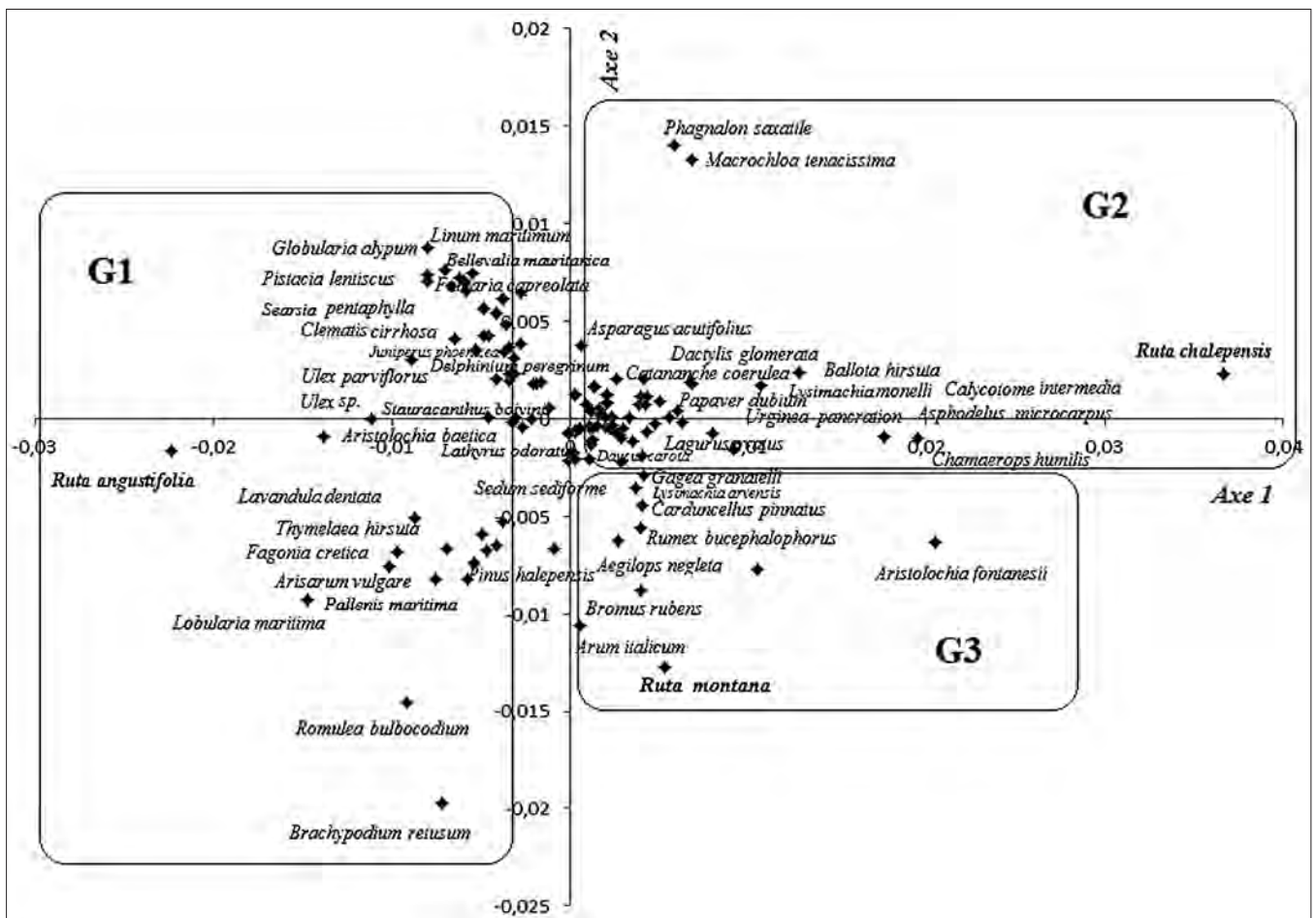


Figure 1 – Représentation des espèces dans le plan des axes 1 et 2 de l'analyse non symétrique des correspondances. Les noms d'espèces représentées sur la figure sont celles qui ont une forte contribution, le reste des 119 espèces est représenté par des points, souvent superposés lorsque plusieurs espèces possèdent la même contribution.

Figure 1 – Species projection on axes 1 and 2 of the non-symmetric correspondence analysis. Only species with a high contribution to axes 1 and 2 are written.

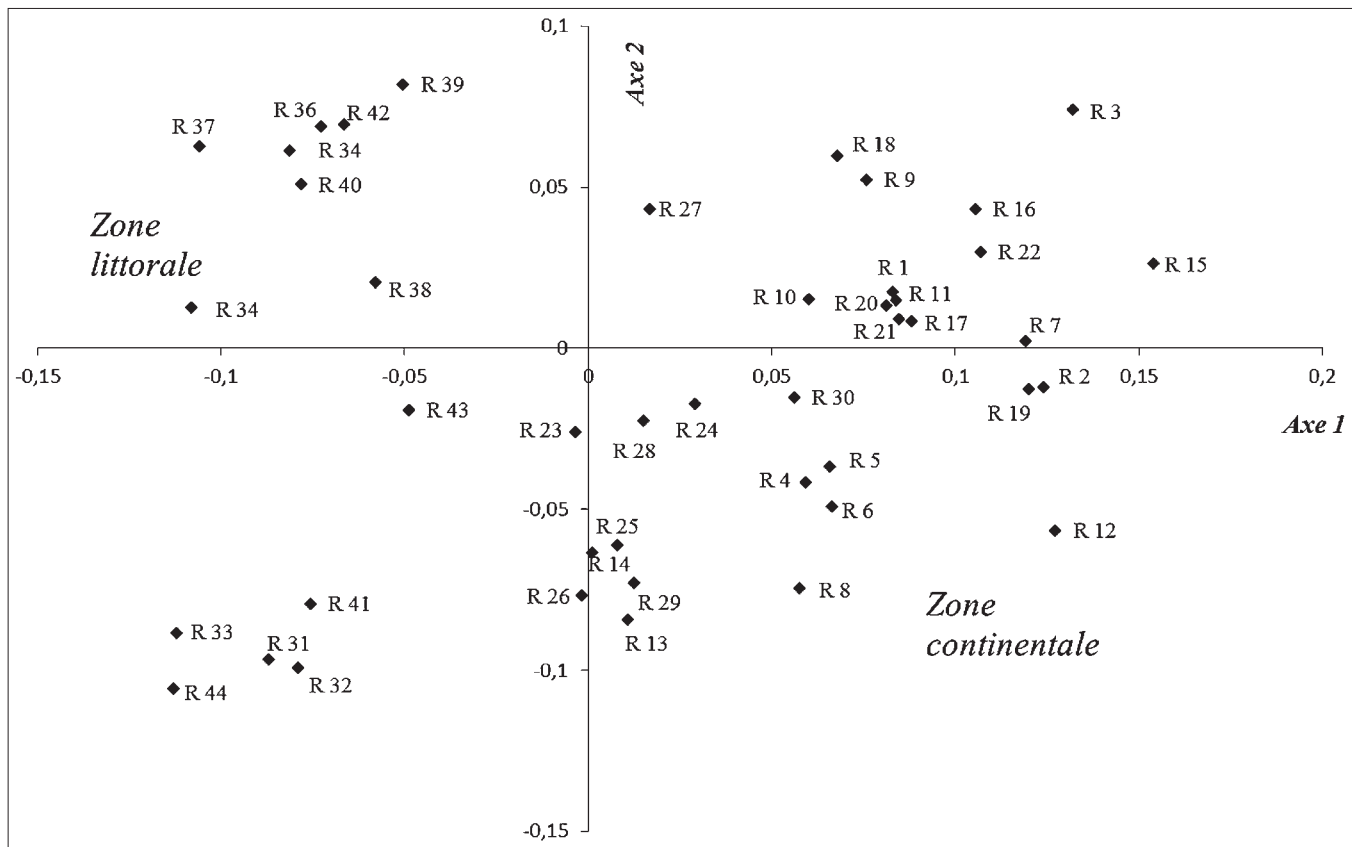


Figure 2 – Représentation des relevés dans le plan des axes 1 et 2 de l'analyse non symétrique des correspondances. R1-R30 : Zone continentale (Tessala) ; R31-R44 : Zone littorale (Beni Saf).

Figure 2 – Quadrat projection on axes 1 and 2 of non-symmetric correspondence analysis. R1-R30 : Inland zone, Tessala ; R31-R44 : coastal zone, Beni Saf.

Les espèces les plus contributives à l'axe 2 du côté négatif sont celles qui présentent les coordonnées du groupe (G3). On note la présence de l'espèce *Ruta montana* (L.) L. (-0,01273) dans beaucoup de relevés au niveau de la zone de Tessala, accompagnée par *Lysimachia arvensis* (L.) U. Manns & Anderb. (-0,00136), *Carduncellus pinnatus* (Desf.) DC. (0,00408), *Sedum acre* L. (0,00291), *Rumex bucephalophorus* L. (0,00262), *Ornithogalum umbellatum* L. (-0,00063) et *Aristolochia fontanessi* Boiss. & Reut. (-0,006).

Analyse de la dispersion horizontale de la végétation

Les figures 3 et 4 représentent les analyses factorielles multiples. Dans les deux zones (Beni Saf et Tessala), la projection des points espèces-environnement sur le plan des axes 1 et 2 montre que la structuration du nuage de points correspond à un gradient d'humidité et d'exposition (les autres paramètres, altitude, substrat et températures avaient peu d'influence dans l'analyse).

Sur la figure 3, concernant la zone de Tessala, on retrouve l'opposition entre deux groupes d'espèces : un premier ensemble à *Ruta chalepensis* avec la présence de quelques espèces (*Calycotome intermedia* Link., *Chamaerops humilis* L., *Ballota hirsuta* L. et *Asphodelus microcarpus* Salzm. & Viv.) qui sont associées à l'exposition est et une importante hygrométrie (36 à 45 %). Un autre ensemble, associé à l'exposition sud et à un taux d'hygrométrie ne dépassant pas 35 %, est marqué par la présence de *Ruta montana* (L.) L. et d'autres espèces comme *Bromus rubens* L., *Pallenis maritima* (L.) Greuter. et *Aegilops neglecta* Req. Ex Berthol.

Sur la figure 4, représentant la zone littorale de Beni Saf, on constate que la présence de *Ruta angustifolia* est conditionnée par le facteur humidité et associée à l'exposition nord-ouest de la région. Elle se rencontre avec d'autres espèces, telles que *Calycotome intermedia* Link., *Chamaerops humilis* L., *Urginea pancration* (Steinh) Phil., *Withania frutescens* (L.) Pauquy et *Brachypodium retusum* (Pers.) P. Beauv.

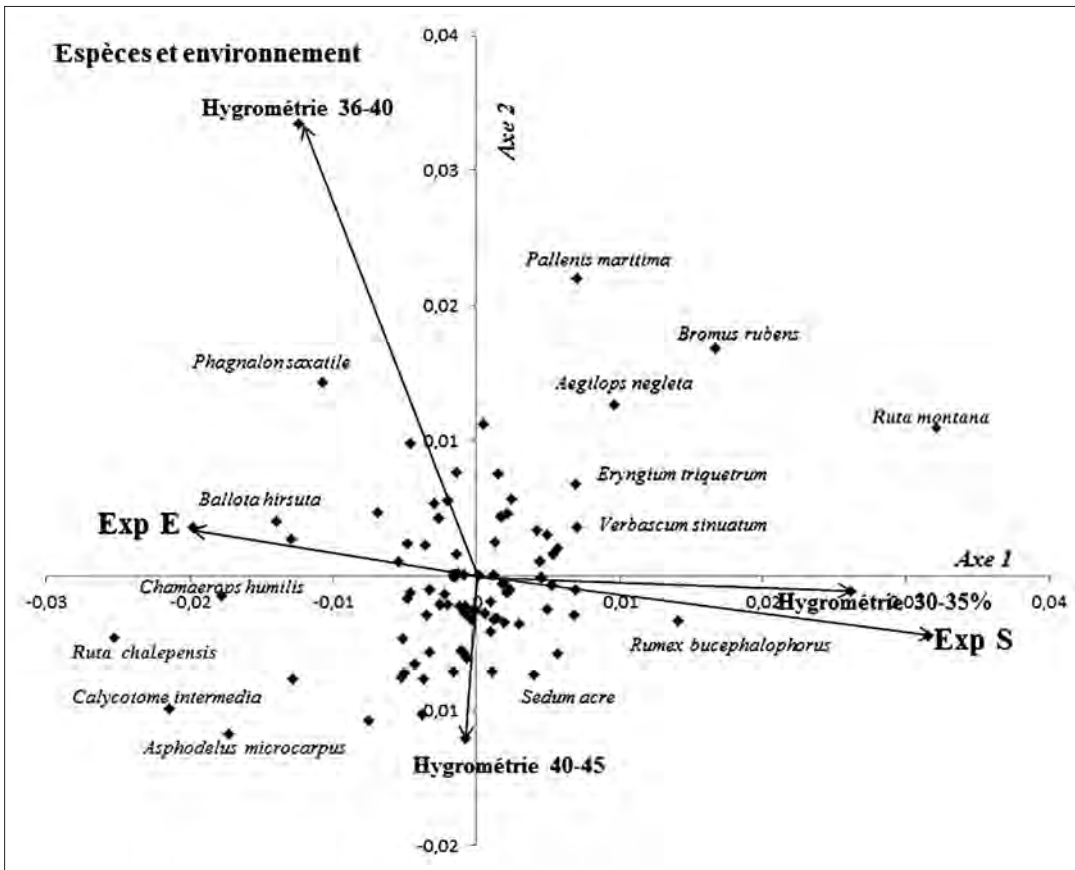


Figure 3 – Analyse de la dispersion horizontale des espèces de la région de Tessala. Les noms d'espèces représentées sur la figure sont celles qui ont une forte contribution, le reste est représenté par des points.

Figure 3 – Analysis of species horizontal dispersion in the inland study site (Tessala). Only species with a high contribution to axes 1 & 2 are written.

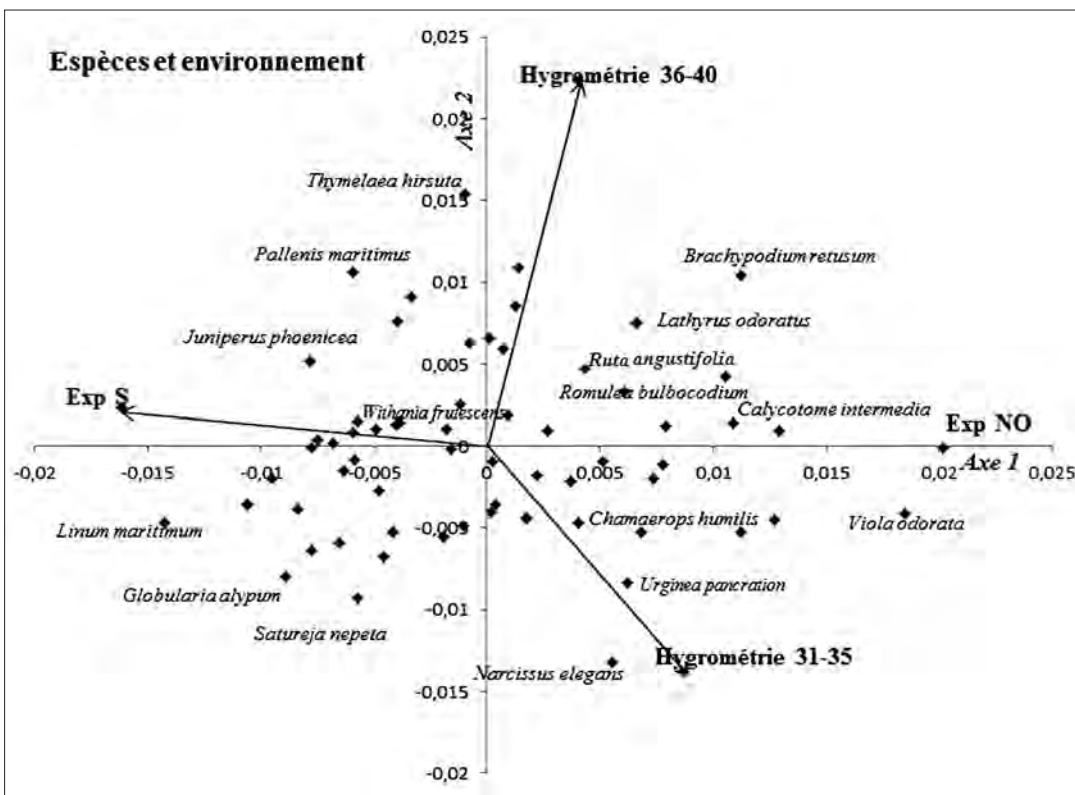


Figure 4 – Analyse de la dispersion horizontale des espèces de la région de Beni Saf. Les noms d'espèces représentées sur la figure sont celles qui ont une forte contribution, le reste est représenté par des points.

Figure 4 – Analysis of species horizontal dispersion in the coastal study site (Beni Saf). Only species with a high contribution to axes 1 & 2 are written.

Variation saisonnière de la composition floristique

La chorologie des espèces est différente entre Tessala et Beni Saf. Ces deux zones se trouvent dominées par des espèces méditerranéennes (avec des pourcentages respectifs de 33,6 % et 37,1 % par rapport au nombre total d'espèces rencontrées sur chaque zone), des espèces ouest-méditerranéennes (10,1 %, 17,1 %) et des espèces ibéro-mauritaniennes (6,8 %, 8,6 %). La flore eurasiatique (5,0 %) et la flore européo-méditerranéenne (3,4 %) sont présentes au niveau de Tessala. Les endémiques nord-africaines sont présentes dans la région de Beni Saf atteignant un pourcentage de 4,3 %.

À partir de la représentation graphique issue de l'analyse en composantes principales (ACP) (figure 5) sur le plan factoriel 1-2, il ressort que :

- les géophytes sont plus présentes en automne (groupe G1) qu'aux autres saisons,

soit 23,2 % et 24,4 % respectivement au niveau de la zone littorale Beni Saf et de la zone de Tessala ;

- le printemps et l'été (groupe G2) sont caractérisés par la prédominance des hémicryptophytes au niveau de la zone de Tessala (36,9 %, 37,1 %) et des chaméphytes dans la zone littorale de Beni Saf (25,0 %, 22,8 %) ;
- les hivers sont marqués par la prédominance des hémicryptophytes de la zone littorale de Beni Saf et les thérophytes de la zone de Tessala (groupe G3), avec des pourcentages respectifs de 31,5 % et 36,8 %.

Richesse floristique

Sur le plan quantitatif, 119 espèces ont été inventoriées au niveau de la zone de Tessala (30 relevés) et 70 au niveau de la zone littorale de Beni Saf (14 relevés). Cette richesse floristique est dominée par les familles des *Fabaceae*, *Asteraceae*, *Liliaceae*, *Lamiaceae* et *Poaceae*. La valeur du coefficient de similitude de Sørensen ($C_s = 27,51\%$) montre une faible similitude ($< 50\%$) entre la composition spécifique des deux zones d'étude distantes de 95 km.

Les espèces les plus fréquentes dans la zone de Tessala sont *Ruta chalepensis* (66,7 %), *Calycotome intermedia* Link (40,0 %) et *Chamaerops humilis* L. (Doum) (50,0 %). La fréquence de *Ruta montana* est assez faible (36,7 %) dans son propre cortège floristique. Dans la zone littorale de Beni Saf, *Ruta angustifolia*, *Brachypodium retusum* (Pers.) P. Beauv. et *Chamaerops humilis* L. sont respectivement présentes dans 100 %, 57,14 % et 57 % des relevés.

Discussion

Le traitement statistique des tableaux de relevés de végétation nous a permis de situer la place des espèces du genre *Ruta* dans les formations thermophiles des matorrals, des deux zones étudiées.

Ainsi, on constate que les espèces du genre *Ruta* trouvent refuge dans un matorral représenté par la chaméropnaie, qui est l'indicateur de l'étage bioclimatique méditerranéen semi-aride, caractérisant un bioclimat moins sec (Emberger 1954). *R. angustifolia* et *R. chalepensis* exigent une certaine humidité fournie

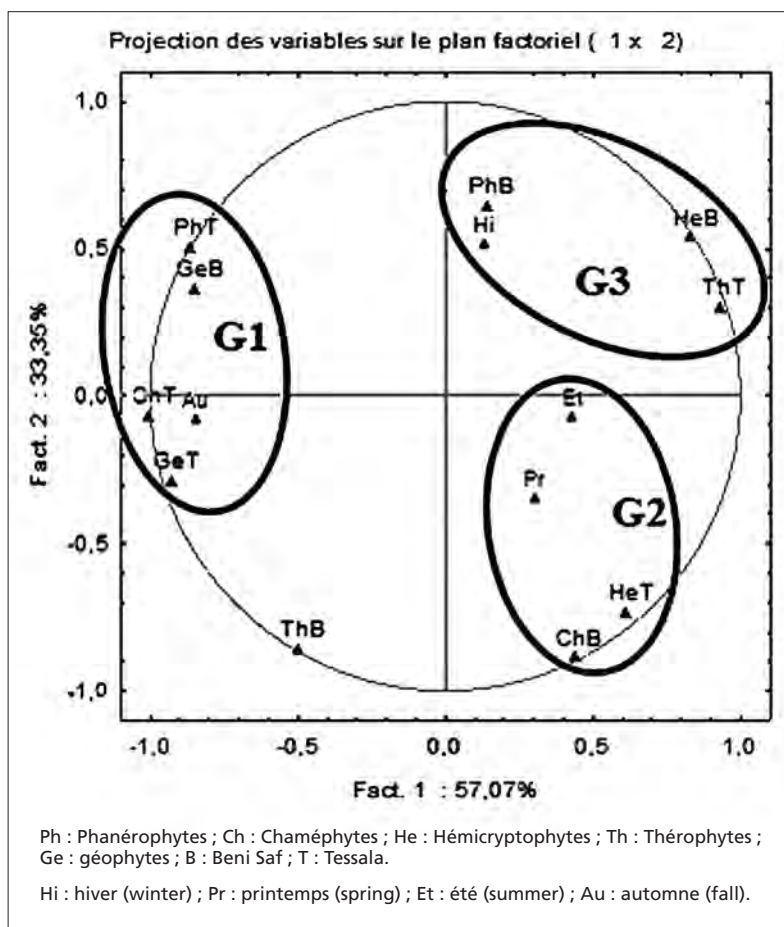


Figure 5 – Représentation superposée des types biologiques et des saisons sur le cercle de corrélation (ACP).

Figure 5 – Superimposed representation of biological types and seasons on the circle of correlation (PCA).

par l'ombrage de *Chamaerops humilis* L. pour le maintien de leurs développements. À l'inverse, *Ruta montana* n'est pas exigeante pour ce facteur car on la retrouve sous forme d'individus épars et isolés. Elle croît spontanément dans des endroits ensoleillés et des terrains à forte déclivité (Alcaraz 1991). Ces espèces sont des éléments typiques du faciès le plus thermophile du matorral méditerranéen. Elles préfèrent les expositions ensoleillées sous un climat frais à froid en hiver (Bouazza *et al.* 2001).

Chamaerops humilis, *Calycotome intermedia*, *Ruta chalepensis*, *Asphodelus microcarpus*, *Urginea pancration* et *Brachypodium retusum* sont indicatrices d'un milieu dégradé du fait de la forte pression anthropozoogène (Chérifi *et al.* 2011). Les plantes en général et les annuelles en particulier, qui n'arrivent pas à maturité, broutées régulièrement, auront tendance à disparaître, tandis que les espèces toxiques négligées par le cheptel ont tendance à proliférer (Mahboubi 1995). Il s'agit surtout de *Ruta chalepensis* et *Ruta montana*, dont le faible intérêt pastoral peut être expliqué par le fait qu'elles contiennent des alcaloïdes et des glucosides, qui sont considérés comme des composés toxiques (Lamnaouer 2010).

La communauté végétale observée dans la région de Tessala se développe sous une ambiance bioclimatique semi-aride inférieure. *Ruta chalepensis* apparaît souvent en association avec *Asphodelus microcarpus*, contrairement à *Ruta montana*. Après la destruction de toute association arborescente et/ou arbustive, il se développe en général une pelouse à *Brachypodium retusum*. Ce groupe écologique caractéristique de la région méditerranéenne relevant de l'étage bioclimatique semi-aride supérieur (Ghezlaoui *et al.* 2009), occupe une aire très importante dans la région de Beni Saf, où prédomine *Ruta angustifolia*.

Cette étude met en évidence trois communautés végétales ; une première, celle de Beni Saf, caractérisée surtout par une strate arborée sur substrat sablonneux-calcaire, sous laquelle prospère une flore assez diversifiée. Ce groupe est caractérisé par la présence de *Ruta angustifolia*, qui se développe sur sols sableux et est accompagnée par : *Withania frutescens* (L.) Pauquy, *Chamaerops humilis* L., *Arisarum vulgare* Targ. Tozz. et *Lycium intricatum* Boiss. Certaines de ces espèces traduisent une ambiance humide sous la canopée de la strate arborée. Ceci est en adéquation avec les travaux de Felidj (2011) qui signale que ces

espèces se développent nettement mieux sur sols sableux.

La deuxième communauté est définie par une strate arborescente sur un substrat calcaire peu résistant à l'érosion, dominé par *Calycotome intermedia* et *Chamaerops humilis*, sous lesquels se trouve *Ruta chalepensis*. Elle est fréquente aussi sur les marnes calcaires, accompagnée par *Reseda alba* L., *Teucrium polium* L., *Chamaerops humilis* L., *Ziziphus lotus* (L.) Lam., *Calycotome intermedia* Link., *Bal-lota hirsuta* L., *Urginea pancration* (Steinh) Phil. Ces résultats rejoignent les travaux de Lepoutre & Sauvageot (1970).

Enfin, la troisième communauté est caractérisée par une strate herbacée, qui croît également sur substrat calcaire et éboulis propre à la communauté végétale de *Ruta montana* accompagnée par *Bromus rubens* L., *Pallenis maritima* (L.) Greuter., *Lysimachia arvensis* (L.) U. Manns & Anderb. et *Aegilops neglecta* Req. Ex Berthol.

Dans les deux communautés propres à la zone de Tessala, où la nature du substrat est formée d'argilites, de marnes et de calcaires marneux (Pouquet 1952), la thérophytie prend une place importante. C'est une forme de résistance à la sécheresse et aux fortes températures des milieux xériques qui annonce un stade de dégradation ultime due à la forte action anthropozoogène (surpâturage, incendies) (Sauvage 1960 ; Gaussen 1963 ; Quézel 2000).

Généralement, les données autoécologiques des espèces du genre *Ruta* se résument à leur comportement héliophile, avec un ombrage léger sur substrat rocheux et sec, à réserves en eau souvent faibles, définissant des stations à bilan hydrique déficitaire. Notons que *Ruta angustifolia* est une espèce assez thermophile, que l'on peut qualifier de xérophile calcicole (Dutilly-Diane *et al.* 2007).

L'étude saisonnière effectuée montre que l'effet des variations climatiques sur la composante floristique se traduit différemment. Du point de vue physiologique, les thérophytes enregistrent un pourcentage de 32,7 % au niveau de Tessala, contre 10,6 % au niveau de Beni Saf. Les hémicryptophytes, quant à eux, dominent au niveau de la zone continentale et les chaméphytes au niveau de la zone littorale pendant la saison sèche.

Ces espèces ont un mode d'adaptation physiologique leur permettant une présence permanente durant toute l'année. Néanmoins, les variations climatiques saisonnières et, plus

spécialement, l'apport d'humidité, peuvent se répercuter sur la quantité de phytomasse produite (Ozenda 1991). C'est le cas de *Ruta montana* et *Ruta chalepensis*, dont la phytomasse est très réduite en automne. L'apparition des géophytes est plus élevée durant la saison automnale. Elles sont les premières à fleurir durant cette période.

La chorologie est différente entre les deux zones. Les stations étudiées sont dominées par l'élément méditerranéen et l'élément ouest-méditerranéen. Les autres éléments phytochoriques, malgré leur faible présence, contribuent à la diversité et à la richesse phytogénétique. Néanmoins, cette structure végétale reste très hétérogène en matière de composition spécifique entre les zones d'études. Ce résultat est validé par le biais du coefficient de Sørensen (C_s). Les valeurs moyennes du taux d'humidité relevées sur le terrain à l'intérieur des touffes, se situant entre 26 % et 47 %, montrent que vraisemblablement le facteur humidité conditionne les espèces du genre *Ruta* en relation avec les communautés végétales au sein desquelles elles se développent.

Conclusion

L'étude a confirmé l'hétérogénéité entre les deux zones étudiées, qui présentent globalement un milieu très riche au plan de la diversité biologique surtout au niveau de Tessala. *Ruta montana* se rencontre souvent en dehors des formations végétales denses, à exposition sud et avec un taux d'hygrométrie ne dépassant pas 35 %, contrairement à *Ruta chalepensis* et *Ruta angustifolia* qui sont exposées vers l'est et le nord-ouest avec une importante hygrométrie (36-45 %). L'évolution naturelle de l'habitat relatif aux espèces du genre *Ruta*, tend à partir des zones rocheuses vers la création et l'épaississement d'un sol favorable à l'installation d'espèces pérennes. Cet habitat réunit de nombreux groupements de matorrals arides sur substrats pauvres, souvent calcaires et ou sablonneux. Son recouvrement est plus ou moins discontinu ; il endure les pratiques pastorales à longueur d'années et inclut des espèces pérennes et des espèces annuelles. La strate arborée se limite à quelques sujets épars et rabougris.

Les principales menaces qui pèsent sur ce type de formations sont les incendies et le

surpâturage, lesquels sont souvent responsables de la régression des aires de répartition des espèces, ainsi que de l'érosion des sols superficiels (Fertout-Mouri *et al.* 2016). En effet, plus un système est influencé par l'action anthropique, plus la thérophytie y prend de l'importance. C'est le cas de cette étude, où les thérophytes prédominent principalement au niveau de la zone de Tessala. Il est donc nécessaire, devant les effets conjugués de la pression anthropozoogène et du climat, que l'ensemble de ces structures végétales bénéficie de mesures imminentes de protection et de sauvegarde, afin de garantir la pérennité et la stabilité de ces habitats. Dans le cas contraire, on assistera à la disparition lente et sûrement des espèces du matorral, y compris les espèces du genre *Ruta*.

Remerciements

J'adresse mes remerciements à Monsieur Guy Bouxin docteur en sciences botaniques de l'université de Liège, chargé de cours honoraire à la Haute École Albert Jacquart, qui nous a largement aidés dans le travail d'analyse statistique, indispensable en grande partie dans cet article, et pour l'intérêt qu'il a porté à notre étude.

Bibliographie

- Alcaraz C., 1982. *La végétation de l'Ouest algérien*. Thèse de doctorat de l'université de Perpignan. 415 p.
- Alcaraz C., 1991. Contribution à l'étude des groupements à *Quercus ilex* sur terra rossa des Monts du Tessala (Ouest algérien). *ecologia mediterranea* 18: 1-10.
- Bayer E., Buttler K.P., Finkenzeller X., Grau J., 2005. *Guide de la flore méditerranéenne*. Delachaux et Niestlé, Paris, 287 p.
- Bennaoum Z., Benhassaini H., Larabi F. & Tirse M., 2015. Macro and micro-phytodermic seasonal characters of wild *Ruta* species (*Ruta montana*, *Ruta chalepensis* subsp. *latifolia* and *Ruta chalepensis* subsp. *angustifolia*) in northwestern Algeria. *Journal of Global Agriculture and Ecology*, 3: 56-68.
- Benzecri J. P., 1973. *L'analyse des données*. Tome II : *L'analyse des correspondances*. Dunod, Paris, 619 p.
- Bouazza M., Mahboubi A., Loisel R. & Benabadi N., 2001. Bilan de la flore de la région de Tlemcen (Oranie – Algérie). *Forêt méditerranéenne* 22(2): 130-136.
- Bouxin G., 2017. *Analyse statistique des données de végétation : le fichier Crupet* [en ligne], disponible sur <http://guy-bouxin.e-monsite.com/> [consulté le 6 juin 2017].

- Chapin F. S. & Körner, Ch., 1994. Arctic and alpine biodiversity: patterns, causes and ecosystem consequences. *Ecology and Evolution* 9: 45-47.
- Cherifi K., Mehdadi Z., Latreche A. & Bachir Bouiadjara S.A., 2011. Impact de l'action anthropozogène sur l'écosystème forestier du mont de Tessala (Algérie occidentale). *Sécheresse* 22(3): 197-206.
- Dobignard A. & Chatelain C., 2011. *Index synonymique et bibliographique de la flore d'Afrique du Nord. Volume 3 : Dicotyledoneae, Balsaminaceae à Euphorbiaceae*, Conservatoire et jardin botaniques de la ville de Genève, Genève, 455 p.
- Dutilly-Diane C., Acherkouk M., Bechchari A., Bouayad A., El Koudrim M. & Maatougui A., 2007. Dominance communautaire dans l'exploitation des espaces pastoraux : impacts sur les modes de vie et implications pour la gestion des pâturages du Maroc oriental. *Cahiers Agricultures* 16(4): 338-346.
- Emberger L., 1954. Une classification biogéographique des climats. *Trav. Lab. Bot. Géol. Zool. Montpellier. Série de Botanique* 7: 3- 43.
- Felidj M., 2011. *Contribution à l'étude des plantes aromatiques et médicinales du parc national de Tlemcen ; taxonomie, écologie et caractéristiques chimiques*. Thèse de doctorat de l'université Aboubekr Belkaid, Tlemcen.
- Fertout-Mouri N., Latrèche A., Mehdadi Z., Akli-Djaaboub S. & Akli A., 2016. Étude de la phytodiversité et caractérisation de l'habitat de *Teucrium polium* L. (Lamiaceae) du mont de Tessala (Algérie occidentale). *ecologia mediterranea* 42(2): 21-39.
- Ghezlaoui B., Benabadj N. & Aboura R., 2009. Approche floristique et physiologique des Atriplexes au nord de Tlemcen (Ouest Algérie). *Mediterranea. Serie De Estudios Biológicos. Época II. N° 20*.
- Gaussen H., 1963. Écologie et phytogéographie. In: Abbayes (des) et al. (eds.), *Précis de sciences biologiques. Botanique*. Masson. Paris : 926-972
- Körner C., 1998. A reassessment of high elevation tree line positions and their explanation. *Oecologia* 115: 445-459.
- Lamnaouer D. 2010. *Plantes médicinales du Maroc : usages et toxicité*. Document de l'Institut agronomique et vétérinaire Hassan II, Rabat, 1-7.
- Lepoutre B. & Sauvageot A., 1970. Pédogenèse et vocation forestière des sols sur marnes miocènes de la région de Fès. *Annales de recherche forestière au Maroc* 11: 21-17.
- Losa Quintana J.M. & Molero Mesa J., 1983. Estudio de formaciones arbóreas termófilo continentales próximas a la ciudad de Granada. *Lazaroa* 5: 131-142.
- Mahboubi A., 1995. *Contribution à l'étude des formations xérophytes de la région de Tlemcen*. Thèse de magistère en écologie végétale de l'ISN, université de Tlemcen.
- Médail F. & Myers N., 2004. Mediterranean Basin. In: Mittermeier R.A. et al. (eds.), *Hotspots revisited: Earth's biologically richest and most endangered terrestrial eco-regions*. CEMEX (Monterrey), Conservation International (Washington) & Agrupacion Sierra Madre (Mexico): 144-147.
- Ozenda P., 1991. *Flore et végétation du Sahara*. 3^e édition. CNRS, Paris. 662 p.
- Pouquet J., 1952. Les monts du Tessala (chaîne sud-tellienne d'Oranie). *Revue de géographie alpine* 40(4): 691-694.
- Quézel P. & Santa S., 1962-1963. *Nouvelle flore de l'Algérie et des régions désertiques méridionales*. Tomes I et II. CNRS, Paris.
- Quézel P., 2000. *Réflexions sur l'évolution de la flore et de la végétation au Maghreb Méditerranéen*. Ibis Press, Paris, 117 p.
- Quézel P. & Médail F., 2003. *Écologie et biogéographie des forêts du bassin méditerranéen*. Elsevier, Paris, 576 p.
- Raunkiaer C., 1934. *The life forms of plants and statistical plant Geography*. Clarendon press, Oxford, 632 p.
- Sauvage C., 1960. *Recherches géobotaniques sur le chêne-liège au Maroc*. Thèse de doctorat, Montpellier, Travaux institut scientifique.
- Sørensen T., 1948. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content. *Biolog. Skrift*. 5(4): 1-34.
- Tela Botanica, (2017) *eFlore-Fiches plantes* [en ligne]. Disponible à <http://www.tela-botanica.org/> [consulté le 6 juin 2017].
- Thompson J. D., 2005. *Plant evolution in the Mediterranean*. Oxford University Press, Oxford, 293 p.
- Vela E. & Benhouhou S., 2007. Évaluation d'un nouveau point chaud de biodiversité végétale dans le bassin méditerranéen (Afrique du Nord). *Comptes rendus. Biologies* 330(8): 589-605.
- Youssef S., Baumel A. et Médail F., 2009. Structure démographique d'*Armeria arenaria* (Plumbaginacée), espèce végétale bio-indicatrice de l'état de conservation de la flore littorale des Maures (Var, France). *Candollea* 62(2): 246-256.

Annexes

Annexe 1 – Relevés phytocologiques pour la région littorale de Beni Saf. F : Fréquence d'apparition de l'espèce, 0 : absence, 1 : présence.
Appendix 1 – Phytocological surveys for the coastline region of Beni Saf. F : frequency, 0 : absence ; 1 : presence.

| Numéro du relevé/Espèces | R1 | R2 | R3 | R4 | R5 | R6 | R7 | R8 | R9 | R10 | R11 | R12 | R13 | R14 | F (%) |
|---|---------------------|----|----|----|----|----|----|----|----|------|-----|-----|-----|------|-------|
| Exposition | NO | NO | NO | SE | S | S | S | N | NO | NO | S | S | S | S | |
| Substrat | Sablonneux-calcaire | | | | | | | | | | | | | | |
| Altitude (mm) | 22 | 23 | 25 | 21 | 26 | 39 | 29 | 33 | 37 | 40 | 39 | 44 | 29 | 25 | |
| Hygrométrie (%) | 35,5 | 34 | 36 | 34 | 28 | 35 | 28 | 37 | 39 | 38,5 | 40 | 36 | 32 | 39,5 | |
| <i>Acis autumnalis</i> (L.) Sweet | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 28,57 |
| <i>Arisarum vulgare</i> Targ. Tozz. | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 42,85 |
| <i>Aristolochia baetica</i> L. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 28,57 |
| <i>Aristolochia paucinervis</i> Pomel. | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 14,28 |
| <i>Arum italicum</i> Mill. | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 35,71 |
| <i>Asparagus acutifolius</i> L. | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 35,71 |
| <i>Asparagus albus</i> L. | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 21,42 |
| <i>Bellevallia dubia</i> Pomel | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 28,57 |
| <i>Bellis annua</i> L. subsp. <i>annua</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 21,42 |
| <i>Beta vulgaris</i> L. subsp. <i>maritima</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 21,42 |
| <i>Brachypodium retusum</i> (Pers.) P. Beauv. | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 57,14 |
| <i>Calycotome intermedia</i> Link. | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 42,85 |
| <i>Cerinthe gymnantra</i> Gasp. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 21,42 |
| <i>Chamaerops humilis</i> L. | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 57,14 |
| <i>Clematis cirrhosa</i> L. | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 28,57 |
| <i>Coris monspeliensis</i> L. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 21,42 |
| <i>Daucus carota</i> L. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 21,42 |
| <i>Delphinium peregrinum</i> L. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 14,28 |
| <i>Drimis pancration</i> (Steinh.) J.C. Manning & Goldblatt. | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 57,14 |
| <i>Ephedra fragilis</i> Desf. | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 28,57 |
| <i>Erica multiflora</i> L. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 21,42 |
| <i>Erophaca baetica</i> (L.) Boiss. | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 14,28 |
| <i>Eryngium triquetrum</i> Vahl. | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 21,42 |
| <i>Fagonia cretica</i> L. | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 42,85 |
| <i>Fumaria capreolata</i> L. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 21,42 |
| <i>Galium</i> sp. | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 28,57 |
| <i>Globularia alypum</i> L. | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 35,71 |
| <i>Helianthemum helianthemoides</i> (Desf.) Grosser | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 21,42 |
| <i>Hyacinthoides lingulata</i> (Poir.) Rothm. | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 21,42 |
| <i>Hyoseris radiata</i> L. | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 14,28 |
| <i>Juniperus phoenicea</i> L. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 21,42 |
| <i>Lathyrus odoratus</i> L. | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 14,28 |
| <i>Lavandula dentata</i> L. | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 64,28 |
| <i>Linum maritimum</i> L. | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 28,57 |
| <i>Lobularia maritima</i> (L.) Desv. | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 57,14 |
| <i>Lycium intricatum</i> Boiss | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 14,28 |
| <i>Lysimachia monelli</i> (L.) U. Manns & Anderb. | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 14,28 |
| <i>Macrochloa tenacissima</i> (L.) Kunth. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 21,42 |
| <i>Micromeria inodora</i> (Desf.) Benth. | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 21,42 |
| <i>Narcissus elegans</i> (Haw.) Spach | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 50,00 |

| Numéro du relevé/Espèces | R1 | R2 | R3 | R4 | R5 | R6 | R7 | R8 | R9 | R10 | R11 | R12 | R13 | R14 | F (%) |
|--|----|----|----|----|----|----|----|----|----|-----|-----|-----|-----|-----|-------|
| <i>Narcissus serotinus</i> L. | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 28,57 |
| <i>Pallenis maritimus</i> (L.) Greuter. | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 42,85 |
| <i>Paronychia argentea</i> Pourr | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 21,42 |
| <i>Periploca angustifolia</i> Labill. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 14,28 |
| <i>Periploca graeca</i> L. | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 21,42 |
| <i>Phagnalon saxatile</i> (L.) Cass. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 21,42 |
| <i>Pinus halepensis</i> Mill. | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 21,42 |
| <i>Pistacia lentiscus</i> L. | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 42,85 |
| <i>Plantago lanceolata</i> L. | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 14,28 |
| <i>Pycnocomon rutifolium</i> (Vahl) Hoffmanns. & Link | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 21,42 |
| <i>Retama monosperma</i> (L.) Boiss. | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 14,28 |
| <i>Romulea bulbocodium</i> (L.) Seb.et Maur. | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 57,14 |
| <i>Rosmarinus officinalis</i> L. | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 14,28 |
| <i>Rubia peregrina</i> L. | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 21,42 |
| <i>Ruta angustifolia</i> Pers. | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 100,0 |
| <i>Satureja nepeta</i> (L.) Scheele | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 28,57 |
| <i>Searsia pentaphylla</i> (Jacq.) F. A. Barkley | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 21,42 |
| <i>Sedum sediforme</i> (Jacq.) Pau | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 21,42 |
| <i>Smilax aspera</i> L. | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 14,28 |
| <i>Stauracanthus boivinii</i> (Webb) Samp. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 7,14 |
| <i>Stipa barbata</i> Desf. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 7,14 |
| <i>Teucrium polium</i> L. | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 50,00 |
| <i>Thymelaea hirsuta</i> (L.) Endl. | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 35,71 |
| <i>Ulex parviflorus</i> Pourret | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 35,71 |
| <i>Ulex</i> sp. | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 42,85 |
| <i>Urginea pancration</i> (Steinh) Phil. | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 57,14 |
| <i>Urtica membranacea</i> Poir. | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 28,57 |
| <i>Urtica pilulifera</i> L. | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 35,71 |
| <i>Urtica urens</i> L. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 21,42 |
| <i>Viola odorata</i> L. | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 42,85 |
| <i>Withania frutescens</i> (L.) Pauquy | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 35,71 |

Annexe 2 – Relevés phytocécologiques pour la région tellienne (Tessala). F : Fréquence d'apparition de l'espèce, 0 : absence, 1 : présence.
Appendix 2 – Phytocological surveys for the inland study site of Tessala. - F : frequency, 0 : absence ; 1 : presence.

| Numéro du relevé/Espèces | R1 | R2 | R3 | R4 | R5 | R6 | R7 | R8 | R9 | R10 | R11 | R12 | R13 | R14 | R15 | R16 | R17 | R18 | R19 | R20 | R21 | R22 | R23 | R24 | R25 | R26 | R27 | R28 | R29 | R30 | F (%) | |
|--|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-------|-------|
| | E | E | E | S | S | S | S | S | S | S | S | S | S | S | S | E | E | SE | SE | S | S | S | S | S | S | S | S | S | S | S | S | |
| Rocheux-calcaire | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Altitude (m) | 817 | 817 | 818 | 810 | 810 | 798 | 798 | 793 | 795 | 795 | 795 | 789 | 789 | 771 | 800 | 835 | 840 | 760 | 738 | 710 | 740 | 766 | 778 | 780 | 798 | 745 | 739 | 728 | 715 | 708 | | |
| Hygrométrie (%) | 47 | 40 | 39 | 38 | 38 | 38 | 38 | 42 | 46 | 46 | 46 | 39 | 39 | 31 | 41 | 48 | 38 | 40 | 39 | 45 | 31 | 34 | 37 | 32 | 35 | 39 | 36 | 33 | 32 | 30 | | |
| <i>Aegilops neglecta</i> Req. ex Berthol. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 13,33 | |
| <i>Ajuga reptans</i> L. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 13,33 | |
| <i>Ajuga reptans</i> subsp. <i>pseudoiva</i> (DC.) Briq. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 6,66 | |
| <i>Allium</i> sp. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3,33 | |
| <i>Ammoides pusilla</i> (Brot.) Breistr. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3,33 | |
| <i>Anthemis pedunculata</i> Desf. subsp. <i>pedunculata</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3,33 | |
| <i>Anthyllis vulneraria</i> subsp. <i>maura</i> (Beck) Maire | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3,33 | |
| <i>Aristolochia fontanesii</i> Boiss. & Reut. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 3,33 |
| <i>Arum italicum</i> Mill. | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 20,00 | |
| <i>Asparagus acutifolius</i> L. | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 16,66 | |
| <i>Asparagus albus</i> L. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 6,66 | |
| <i>Asparagus horridus</i> L. f. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3,33 | |
| <i>Asperula hirsuta</i> Desf. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3,33 | |
| <i>Asphodelus microcarpus</i> Salzm & Viv | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 33,33 | |
| <i>Atractylis cancellata</i> L. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 3,33 | |
| <i>Avena sterilis</i> L. subsp. <i>sterilis</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3,33 | |
| <i>Ballota hirsuta</i> L. | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 20,00 | |
| <i>Bellis annua</i> L. | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 16,66 | |
| <i>Biscutella didyma</i> L. | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3,33 | |
| <i>Brachypodium retusum</i> (Pers.) P. Beauv | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 16,66 | |
| <i>Bromus rubens</i> L. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 26,66 | |
| <i>Bupleurum lancifolium</i> Hornem. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3,33 | |
| <i>Calendula arvensis</i> L. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3,33 | |
| <i>Calycotome intermedia</i> Link. | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 50,00 |
| <i>Campanula</i> sp. | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 6,66 | |
| <i>Carduncellus pinnatus</i> (Desf.) DC. | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 13,33 | |

| Numéro du relevé/Espèces | R1 | R2 | R3 | R4 | R5 | R6 | R7 | R8 | R9 | R10 | R11 | R12 | R13 | R14 | R15 | R16 | R17 | R18 | R19 | R20 | R21 | R22 | R23 | R24 | R25 | R26 | R27 | R28 | R29 | R30 | F (%) |
|---|----|----|----|----|----|----|----|----|----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-------|-------|
| <i>Carduncellus raphaniticoides</i> Coss. et Dur. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3,33 |
| <i>Carduus pteracanthus</i> Dur. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3,33 |
| <i>Carlina involucreta</i> ssp. <i>corymbosa</i> Q. et S. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 3,33 | |
| <i>Catananche coerulea</i> L. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 6,66 |
| <i>Centaurea eriophora</i> L. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 3,33 | |
| <i>Chamaerops humilis</i> L. | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 40,00 |
| <i>Crisium echinatum</i> (Desf.) DC. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 6,66 |
| <i>Cistus salvifolius</i> L. | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3,33 |
| <i>Convolvulus althaeoides</i> L. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 6,66 |
| <i>Cynoglossum cherifolium</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3,33 |
| <i>Cynoglossum creticum</i> Miller | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 3,33 |
| <i>Cynosurus echinatus</i> L. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 3,33 |
| <i>Dactylis glomerata</i> L. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 10,00 |
| <i>Daphne gnidium</i> L. | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 13,33 |
| <i>Daucus carota</i> L. | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 16,66 |
| <i>Deschampsia flexuosa</i> (L.) Nees | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3,33 |
| <i>Dianthus crinitus</i> Sm. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3,33 |
| <i>Echinaria capitata</i> (L.) Desf. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 10,00 |
| <i>Ephedra fragilis</i> Desf. | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3,33 |
| <i>Erodium moschatum</i> (Burm.) L'Her. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3,33 |
| <i>Eruca vesicaria</i> (L.) Cav. | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 6,66 |
| <i>Eryngium tricuspdatum</i> L. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3,33 |
| <i>Eryngium triquetrum</i> Vahl. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 6,66 |
| <i>Euphorbia helioscopia</i> L. | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 13,33 |
| <i>Evax pygmaea</i> (L.) Brot. | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 6,66 |
| <i>Festuca</i> sp. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 6,66 |
| <i>Fumaria capreolata</i> L. | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3,33 |
| <i>Gagea dunieui</i> Parl. | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3,33 |
| <i>Gagea granatelli</i> Parl. | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 10,00 |
| <i>Galium verrucosum</i> Huds | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 13,33 |
| <i>Gladiolus segetum</i> Ker.-Gawl. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3,33 |
| <i>Helianthemum polyanthum</i> (Desf.) Pers. | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 6,66 |
| <i>Helianthemum</i> sp. | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 13,33 | |
| <i>Hordeum bulbosum</i> L. | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3,33 |
| <i>Hordeum murinum</i> L. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3,33 |

| Numéro du relevé/Espèces | R1 | R2 | R3 | R4 | R5 | R6 | R7 | R8 | R9 | R10 | R11 | R12 | R13 | R14 | R15 | R16 | R17 | R18 | R19 | R20 | R21 | R22 | R23 | R24 | R25 | R26 | R27 | R28 | R29 | R30 | F (%) |
|--|----|----|----|----|----|----|----|----|----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-------|-------|
| <i>Lagurus ovatus</i> L. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 20,00 | |
| <i>Lalium multiflorum</i> Lamk. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 3,33 | |
| <i>Linum maritimum</i> L. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3,33 | |
| <i>Linum strictum</i> L. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3,33 | |
| <i>Linum tenue</i> Desf. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3,33 | |
| <i>Lobularia maritima</i> (L.) Desv. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 6,66 | |
| <i>Lysimachia arvensis</i> (L.) U. Manns & Anderb. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 6,66 | |
| <i>Lysimachia monelli</i> (L.) U. Manns & Anderb. | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 30,00 |
| <i>Macrochloa tenacissima</i> L. | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 16,66 | |
| <i>Marrubium vulgare</i> L. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3,33 | |
| <i>Medicago Lupulina</i> L. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3,33 | |
| <i>Muscari neglectum</i> Mill. | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3,33 | |
| <i>Narcissus elegans</i> (Haw.) Spach | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 13,33 | |
| <i>Notobasis syriaca</i> (L.) Gaertn. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3,33 | |
| <i>Olea europaea</i> var. <i>oleaster</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 6,66 | |
| <i>Ononis spinosa</i> L. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 3,33 | |
| <i>Ornithogalum umbellatum</i> L. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 6,66 | |
| <i>Pallenis maritima</i> (L.) Greuter | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 20,00 | |
| <i>Papaver dubium</i> L. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3,33 | |
| <i>Paronychia argentea</i> Pourr. | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 13,33 | |
| <i>Phagnalon saxatile</i> (L.) Cass. | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 20,00 | |
| <i>Phalaris</i> sp. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 6,66 | |
| <i>Phlomis critea</i> subsp. <i>mauritanica</i> (Munby) Murb. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3,33 | |
| <i>Phlomis</i> sp. | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3,33 | |
| <i>Plantago lagopus</i> L. | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 23,33 | |
| <i>Plantago lanceolata</i> L. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 6,66 | |
| <i>Poa annua</i> subsp. <i>annua</i> (Beek) Br. Bl. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3,33 | |
| <i>Poa</i> sp. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 3,33 | |
| <i>Ranunculus arvensis</i> L. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3,33 | |
| <i>Reseda alba</i> L. | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 6,66 | |
| <i>Rhaponiticum acaule</i> (L.) DC. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 3,33 | |
| <i>Rumex bucephalophorus</i> L. | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 16,66 | |
| <i>Ruta chalepensis</i> (L.) | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 66,66 | |
| <i>Ruta montana</i> L. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 36,66 | |
| <i>Salvia argentea</i> L. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3,33 | |

| Numéro du relevé/Espèces | R1 | R2 | R3 | R4 | R5 | R6 | R7 | R8 | R9 | R10 | R11 | R12 | R13 | R14 | R15 | R16 | R17 | R18 | R19 | R20 | R21 | R22 | R23 | R24 | R25 | R26 | R27 | R28 | R29 | R30 | F (%) |
|--|----|----|----|----|----|----|----|----|----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-------|
| <i>Sanguisorba minor</i> Scop. | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 10,00 |
| <i>Santolina rosmarinifolia</i> L. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3,33 |
| <i>Scabiosa stellata</i> L. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3,33 |
| <i>Searsia pentaphylla</i> (Jacq.) F. A. Barkley | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 13,33 |
| <i>Sedum acre</i> L. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 13,33 |
| <i>Sedum sediforme</i> (Jacq.) Pau | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3,33 |
| <i>Sherardia arvensis</i> L. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3,33 |
| <i>Silene colorata</i> Poiret | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 3,33 |
| <i>Silene laeta</i> (Ait.) A. Br. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 3,33 |
| <i>Silene secundiflora</i> Othh. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3,33 |
| <i>Silybum marianum</i> (L.) Gaertn. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3,33 |
| <i>Stipa parviflora</i> Desf. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 6,66 |
| <i>Teucrium chamaedrys</i> L. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3,33 |
| <i>Teucrium polium</i> L. | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 16,66 |
| <i>Thymus ciliatus</i> Desf. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 10,00 |
| <i>Thymus fontanesii</i> L. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 10,00 |
| <i>Trifolium angustifolium</i> L. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3,33 |
| <i>Trifolium stellatum</i> L. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 6,66 |
| <i>Umbilicus rupestris</i> (Salisb.) Dandy | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 6,66 |
| <i>Urginea pancration</i> (Steinh) Phil. | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 30,00 |
| <i>Verbascum sinuatum</i> L. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 6,66 |
| <i>Viola odorata</i> L. | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 13,33 |
| <i>Ziziphus lotus</i> (L.) Lam. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3,33 |

G-banding of the genus *Rattus* (rodent, *Muridae*) in Tunisia, occurrence of different banding of the sexual chromosome Y in the *norvegicus* species

Marquage des bandes G du genre Rattus (rongeur, Muridae) en Tunisie : l'apparition d'un marquage différent du chromosome sexuel Y dans l'espèce norvegicus

Aymen BEN IBRAHIM, Imed BEN SALEM, M'barek CHETOUI, Saïd NOUIRA

Research Unit « Biodiversité et biologie des populations », Faculté des sciences de Tunis, Campus universitaire, 2092 Tunis, Tunisie.

Corresponding author: aymenbenibrahim@gmail.com

Received: 13 February, 2017; First decision: 1 June, 2017; Revised: 19 June, 2017; Second decision: 26 June, 2017

Abstract

The two species of rats *Rattus rattus* and *Rattus norvegicus* are the only representatives of the genus *Rattus* in Tunisia. *R. rattus* is represented by a karyotype $2n = 38$ to 39 chromosomes, it belongs to the oceanic type, whereas *R. norvegicus* has a karyotype of $2n = 42$ chromosomes. The G-bands produced by these two species are specific; the ideogram representation of the chromosomes shows 136 bands for *R. rattus* and 189 bands for *R. norvegicus*, the number of the bands for each species is lower than those identified in Europe. Based on the comparison of the various G-banding profiles, we can confirm that for *R. rattus*, the integration of the acrocentric pairs 4/7 and 11/12 by two robertsonian fusions and the two pericentric inversions of acrocentric pairs 1 and 9, who have infected the asian type, give respectively the two large metacentric pairs and the two subtelocentric pairs (1 and 9) characteristic of the oceanic type and the B chro-

mosome is completely heterochromatic. For *R. norvegicus*, the change of the position between the dark and clear bands of the sexual chromosome Y is the remarkable opposite of the one identified in Europe.

Introduction

The genus *Rattus* is a significant group because it occupies a very important row in evolutionary biology that refers to the evolutionary dynamics of its DNA and various chromosomal arrangements (Brown & Simpson 1981; Catzefflis *et al.* 1987; Stanyon *et al.* 1999). The karyotype of the rats were studied by many researchers (Capana & Civitelli 1971; Yosida & Sagai 1973; Yosida *et al.*

Keywords: *R. rattus*, *R. norvegicus*, G-bands, Y chromosome, B chromosome, Tunisia.

Mots clés : *R. rattus*, *R. norvegicus*, bandes G, chromosome Y, chromosome B, Tunisie.

1974; Kankiliç *et al.* 2006; Ben Ibrahim *et al.* 2013). The karyotype study of 13 species by Yosida (1973) confirmed the relation between the chromosomal evolution and the differentiation of these species. The oceanic type of black rat presents a karyotype with $2n = 38$, it is different from the ancestral black rat in Asia with $2n = 42$ chromosomes, the latter configuration is the same with the Norway rat. In Tunisia, we currently have two species *R. rattus* and *R. norvegicus* belonging to this genus, each one has their exclusive karyotype. It was previously mentioned that in Tunisia the karyotype number of the black rat varies between 38 and 39 chromosomes (Ben Ibrahim *et al.* 2013) according to the number of B chromosomes (varies from 1 to 3) described by Yosida (1977), for the Norway rat this number is stable (42 chromosomes) (Ben Ibrahim *et al.*, 2013). It is possible now to realize the G-banding technique, the different colors of bands (genes) can help us to study these species. Since the pericentric inversions and the robertsonian fusions of the chromosomes forced the differentiation of these species, the expected profiles of G-bands should be similar, the maintenance of this proposal requires a comparison between the various profiles of G-bands of *R. rattus* and *R. norvegicus* present in Tunisia and in other regions.

Materials and Methods

We carried out the capture of rats in the north of Tunisia. A total of 20 specimens (10 of each species) were selected for karyologic analysis. Because of absence of equipment for the cellular cultures in our laboratory, we used the technique of the bone marrow mentioned by Baker (1970). The best slides were selected to a G-banding analysis following the technique described by Summer (1972) (about 20 slides for each species showing the clearest chromosomes sets). First we aged the slides for 2 weeks, and then the day before proceeding the G-banding, we kept the slides overnight in a dry oven at 60°C. After that we removed them and we placed them in room temperature just prior to banding. We placed slides in Trypsin solution (0.5%) for 2min. Finally, we rinse the slides with PBS solution and we stain them with Giemsa for 7 to 10 min. We followed the nomenclature of the chromosomes suggested by Yosida *et al.* (1969) and Yosida (1980).

Results

Numerically, the Tunisian black rat is an oceanic type with 38 chromosomes, as well the number of the chromosomes in the Norway rat is equal to 42. The morphological variability of the chromosomes of *R. rattus* in Tunisia touch only the pair 13 that takes mostly the form acrocentric/acrocentric (AC/AC), the B chromosomes that we identified in Tunisia for this species, currently does not exceed one supernumerary chromosome. Chromosomal heteromorphism is practically absent for *R. norvegicus*. The G-bands of these two species are represented in figure 1. The difference is remarkable for the G-bands of these two species, represented by 136 bands for the black rat and 189 bands for the Norway rat. The position and the number of the bands are different between the two rat species even for the pairs admitted as similar: the submetacentrics pairs 1 and 9, the acrocentrics pairs 2, 3, 5, 6, 8, 10 and 13, the metacentrics pairs 14, 15, 16, 17, 18, 19 and 20 and the chromosome X. The totality of the B chromosome for *Rattus rattus* is heterochromatic (figure 1).

Discussion

The conclusions based on our karyotype studies of species *R. rattus* and *R. norvegicus* remains valid (Ben Ibrahim *et al.*, (2013)), the black rat is an oceanic type with 38 chromosomes and the Norway rat has 42 chromosomes. The G-banding technique is based on the coloration of intercalated heterochromatin (Caspersson & Zech 1973), the dark zones are rich in repetitive DNA and the visibility of the bands depends of the condensation's degree on a chromosome (Hamta *et al.* 2006). The complete ideograms show 136 bands for *R. rattus* and 189 bands at *R. norvegicus* (figure 2). Within each species, individuals show the same morphology and number of bands. The ideograms show a stability of number of bands in Tunisian species which are similar to those studied in Asia (Yosida & Sagai 1972), but this number is lower than compared to those completed in Europe. Indeed, the two large metacentric pairs M1 and M2 and the two submetacentric pairs 1 and 9 of *R. rattus* are identical to those identified in Asia by Yosida & Sagai (1972), we identified the robertsonian fusions of the pairs 4/7 and 11/12 is likely to be at the origins of the

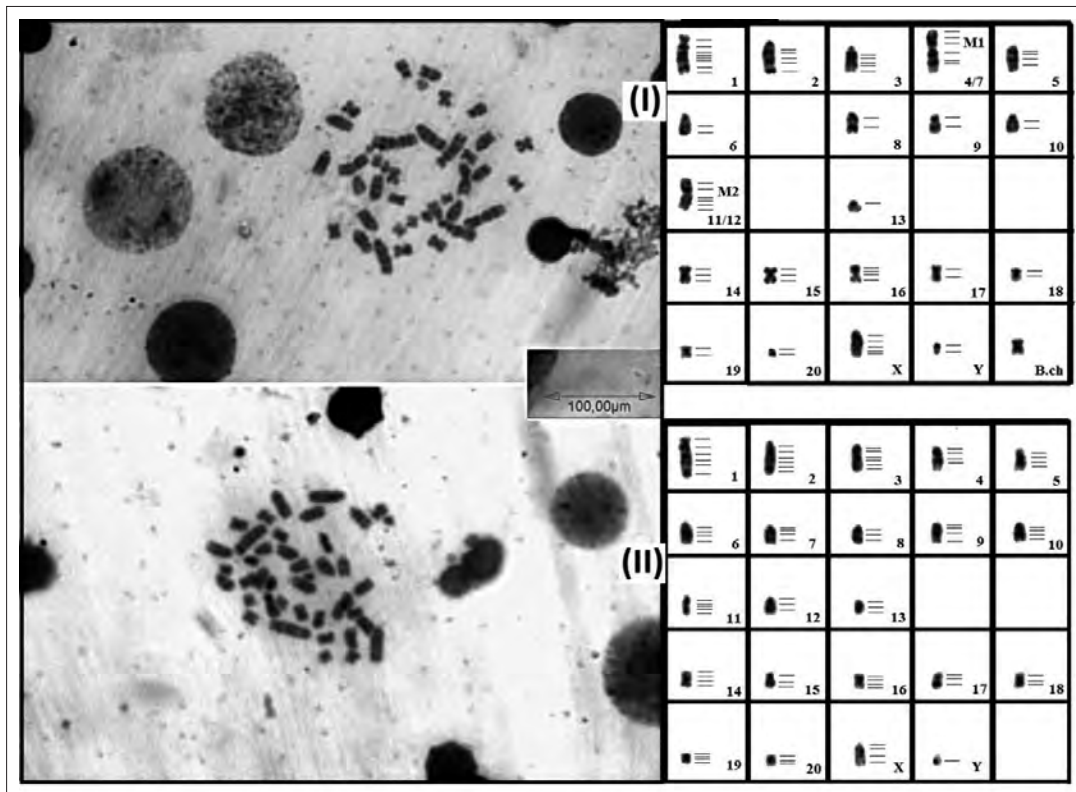


Figure 1 – G-banding of the genus *Rattus* in Tunisia: (I) *R. rattus* and (II) *R. norvegicus*.

two large metacentric pairs M1 and M2, and the pericentric inversion of the acrocentric pairs give us the two submetacentric pairs 1 and 9 (Yosida *et al.* 1965; 1971). However, in Italy Cavagna *et al.* (2002) reported that the pairs M1 and M2 resulting from two robertsonian fusions of the pairs 5/7 and 9/11, at the same time the B chromosome is represented by two clear bands, this is absolutely different from what we identified in our study, the totality of this chromosome is darker. The models of the G-bands are different between *R. rattus* and *R. norvegicus*, in this case we applied the formula Sbs (Standardized band similarity) (Novello, 1992):

$$Sbs = \frac{(\sum t - \sum d) \times 10}{(\sum t \times n)}$$

Where $(\sum t)$ is the sum of different plus similar bands $(\sum d)$ is the number of different bands and n is the highest haploid value recorded among all the karyotypes compared, more Sbs tends towards 1 plus the similarity is high between the compared species. $Sbs = 0.368$, it is close to that calculated by Novello ($Sbs = 0.393$). In the table 1, we mentioned the various types of the chromosomes as well as the number of the bands on each chromatid for the two species in Tunisia and others regions, to facilitate the comparison we chose only one type of arrangement of the

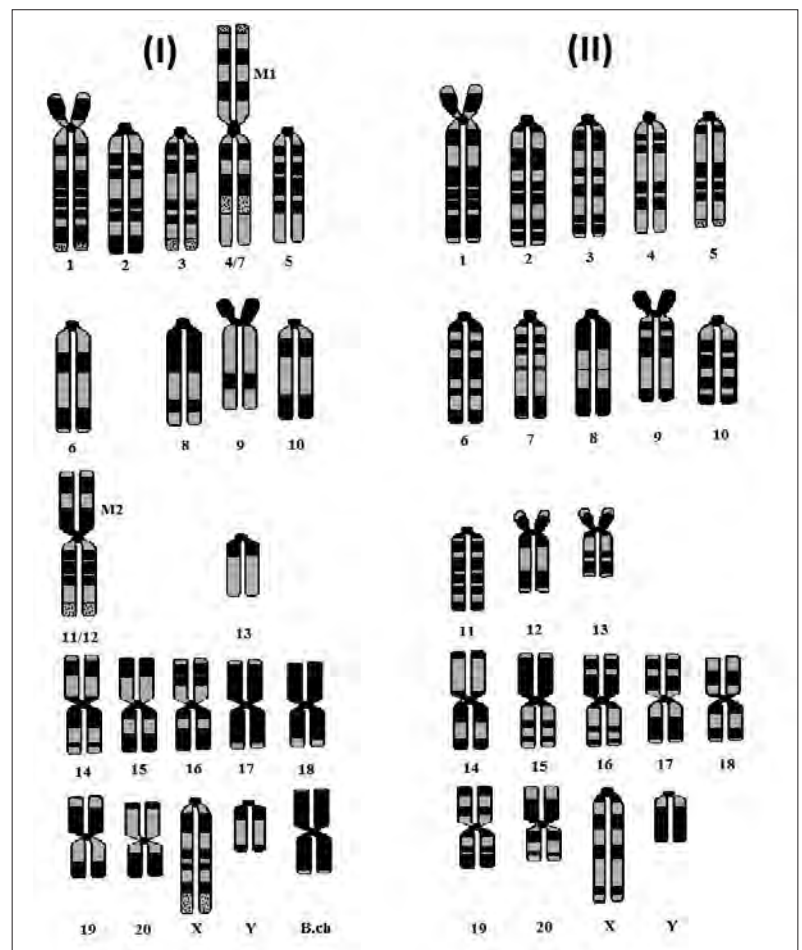


Figure 2 – Ideogram of G-bands of the genus *Rattus*: (I) *R. rattus* and (II) *R. norvegicus*.

Table 1 – Comparison of G-band number on each chromosome for the species. *Rattus rattus* and *Rattus norvegicus* in Tunisia and elsewhere.

| <i>Rattus rattus</i> (oceanic type) | | | | | <i>Rattus norvegicus</i> | | | | |
|-------------------------------------|-------|-----------------------------|-------------------------------|------------------------|--------------------------|-------|----------------------|-----------------------------|------------------------|
| n.ch | t.ch | Number of G-bands | | | n.ch | t.ch | Number of G-bands | | |
| | | Yosida & Sagai, 1972 (Asia) | Cavagna et al., 2002 (Europe) | Present study (Africa) | | | Levan, 1974 (Europe) | Hamta et al., 2006 (Europe) | Present study (Africa) |
| 1 | ac/st | 15/16 | 22 | 16 | 1 | st | 22 | 57 | 14 |
| 2 | ac | 10 | 21 | 10 | 2 | ac/t | 21 | 51 | 14 |
| 3 | ac | 10 | 17 | 10 | 3 | ac | 17 | 30 | 13 |
| 4 | ac | 6 | 15 | 6 | 4 | ac/t | 15 | 39 | 9 |
| 5 | ac | 9 | 13 | 9 | 5 | ac/t | 13 | 30 | 10 |
| 6 | ac | 5 | 12 | 5 | 6 | ac/t | 13 | 25 | 9 |
| 7 | ac | 6 | 11 | 6 | 7 | ac/t | 11 | 28 | 9 |
| 8 | ac | 4 | 9 | 4 | 8 | ac/t | 9 | 28 | 5 |
| 9 | ac/st | 4 | 13 | 4 | 9 | st/t | 12 | 22 | 7 |
| 10 | ac | 3 | 12 | 4 | 10 | ac/t | 10 | 26 | 8 |
| 11 | ac | 8 | 5 | 8 | 11 | ac/st | 7 | 18 | 8 |
| 12 | ac | 4 | 8 | 4 | 12 | st/ac | 8 | 12 | 6 |
| 13 | ac/st | 2 | 12 | 2 | 13 | st | 13 | 19 | 8 |
| 14 | mc | 6 | 6 | 4 | 14 | mc | 6 | 20 | 6 |
| 15 | mc | 4 | 11 | 4 | 15 | mc | 13 | 21 | 8 |
| 16 | mc | 5 | 12 | 5 | 16 | mc | 8 | 18 | 10 |
| 17 | mc | 4 | 7 | 4 | 17 | mc | 6 | 17 | 9 |
| 18 | mc | 3 | 7 | 3 | 18 | mc | 6 | 15 | 7 |
| 19 | mc | 2 | 6 | 4 | 19 | mc | 6 | 10 | 11 |
| 20 | mc | 2 | 5 | 4 | 20 | mc | 5 | 12 | 5 |
| X | ac | 9 | 13 | 9 | X | ac/t | 13 | 26 | 8 |
| Y | ac | 1 | 3 | 2 | Y | ac/t | 2 | 11 | 2 |
| | | 122/123 | 240 | 127 | | | 236 | 535 | 186 |

n.ch: number of chromosomes; t.ch: type of chromosomes; t: telocentric chromosome; ac: acrocentric chromosome; st: subtelocentric chromosome and mc: metacentric chromosome.

chromosomes by excluding the robertsonian fusions of M1 and M2 (table 1). This table shows on one hand similarities between the oceanic standard black rat in Tunisia and in Asia and the remarkable differences with that studied in Europe. On the other hand, the profile of the bands of Norway rat in our work is different from those analyzed in Europe, the differences not only in number and provision of the bands, but there is also another very remarkable difference for the sexual chromosome Y which is colored in an opposite way: the clear band is in top whereas the dark band is in bottom. The situation of the genus *Rattus* in north Tunisia is in contradiction with former conclusions based on chromosomic charts, which reveals similarities between the Tunisian and European species (Ben Ibrahim et al. 2013), but according to this work, this situation is much more complex than we had initially considered.

References

Baker R.J., 1970. The role of karyotypes in phylogenetic studies of bats. *In*: B. H Slaughter and D. W Walton (eds.), *About Bats*. Southern methodist university Press, Dallas: 303-312.

Ben Ibrahim A., Ben Salem I., Chetoui M. & Nouira S., 2013. Analyse caryotypique de *Rattus rattus* et *Rattus norvegicus* (Rongeurs, *Muridae*) en Tunisie. *Bulletin de la Société zoologique de France* 138(1-4): 347-353.

Brown G.G. & Simpson M.V., 1981. Intra- and interspecific variation of the mitochondrial genome in *Rattus norvegicus* and *Rattus rattus*: restriction enzyme analysis of variant mitochondrial DNA molecules and their evolutionary relationships. *Genetics* 97: 125-143.

Capanna E. & Civitelli M.V., 1971. On the chromosomic polymorphism of *Rattus rattus*. A study on West-European populations. *Experientia* 27: 583-584.

Catzefflis F.M., Sheldon F.H., Ahlquid J.E. & Sibley C.G., 1987. DNA-DNA hybridization evidence of the rapid rate of murid rodent DNA evolution. *Molecular Biology and Evolution* 5: 242-253.

- Cavagna P., Stone G. & Stanyon R., 2002. Black rat (*Rattus rattus*) genomic variability characterized by chromosome painting. *Mamm. Genome* 13: 157-163.
- Caspersson T. & Zech L., 1973. Chromosome identification, Nobel Foundation, *Academic Press*, Inc. New York, 335p.
- Hamta A., Adamovic T., Samuelson E., Helou K., Behboudi A. & Levan G., 2006. Chromosome ideograms of the laboratory rat (*Rattus norvegicus*) based on high-resolution banding, and anchoring of the cytogenetic map to the DNA sequence by FISH in sample chromosomes. *Cytogenetic and Genome Research* 115: 158-168.
- Kankiliç T., Yigit N. & Kankiliç T., 2006. Chromosomal polymorphism in Thracian Populations of *Rattus rattus* (Linnaeus, 1758) (Rodentia: Muridae). *Turkish Journal of Zoology* 30: 319-327.
- Levan G., 1974. Nomenclature for G-bands in rat chromosomes. *Hereditas* 77: 37-52.
- Novello A., 1992. The measure of similarity between G-handed karyotypes. *Caryologia* 45(1): 29-33.
- Stanyon R., Yang F., Cavagna P., O'Brien P.C., Bagga M., Ferguson-Smith M.A. & Wienberg J., 1999. Reciprocal chromosome painting shows that genomic rearrangement between rat and mouse proceeds ten times faster than between humans and cats. *Cytogenet. and Cell Genet.* 84: 150-155.
- Sumner A.T., 1972. A simple technique for demonstrating centromeric heterochromatin. *Experimental Cell Research* 75: 304-306.
- Yosida T.H., 1973. Evolution of karyotypes and differentiation in 13 *Rattus* species. *Chromosoma* 40: 285-297.
- Yosida T.H., 1977. Supernumerary chromosomes in the black rat (*Rattus rattus*) and their distribution in three geographic variants. *Cytogenet. and Cell Genet.* 18: 149-159.
- Yosida T.H., 1980. Studies on the karyotype differentiation of the Norway rat, IV. Segregation and fertility of the Norway rats with inversion pair n° 11. *The Japanese Journal of Genetics* 55(5): 397-403.
- Yosida T.H. & Sagai T., 1972. Banding pattern analysis of polymorphic karyotypes in the black rat by a new differential staining technique. *Chromosoma* 37: 387-394.
- Yosida T. H & Sagai T., 1973. Similarity of Giemsa banding patterns of chromosomes in several species of the genus *Rattus*. *Chromosoma* 41: 93-101.
- Yosida T.H., Nakamura A. & Fukaya T., 1965. Chromosomal polymorphism in *Rattus* (L.) collected in Kusudomari and Misima. *Chromosoma* 16: 70-78.
- Yosida T.H., Tsuchiya K. & Moriwaki K., 1971. Frequency of chromosome polymorphism in *Rattus rattus* collected in Japan. *Chromosoma* 33: 30-40.
- Yosida T.H., Tsuchiya K., Imai H. & Moriwaki K., 1969. New chromosome types of the black rat, *Rattus rattus*, collected in Oceania and F1 hybrids between Japanese and Australian rats. *The Japanese Journal of Genetics* 144(2): 89-91.
- Yosida T.H., Kato H., Tsuchiya K., Sagai T. & Moriwaki K., 1972. Ceylon population of black rats with 40 diploid chromosomes. *The Japanese Journal of Genetics* 47: 451-454.
- Yosida T.H., Kato H., Tsuchiya K., Sagai T., Moriwaki K., 1974. Cytogenetical survey of black rats, *Rattus rattus*, in South-West and Central Asia, with special regard to the evolutionary relationship between three geographical types. *Chromosoma* 45: 99-109.

G-banding of the wood mouse *Apodemus sylvaticus* and the striped grass mouse *Lemniscomys barbarus* (Rodentia, Muridae) from Tunisia

Marquage des bandes G du mulot sylvestre Apodemus sylvaticus et du rat rayé Lemniscomys barbarus (Rongeurs, Muridae) de Tunisie

Imed BEN SALEM^{1*}, Aymen BEN IBRAHIM¹, M'barek CHETOUI¹ and Saïd NOUIRA¹

1. Research Unit "Biodiversity and Biology of Populations", Department of Biological Sciences, Faculty of Sciences of Tunis; University Campus; 2092 Tunis.
1. Unité de Recherche « Biodiversité et Biologie des Populations », Département des Sciences Biologiques, Faculté des Sciences de Tunis, Campus Universitaire, 2092 Tunis.
Corresponding author: imedbensalem.fst@gmail.com

Received: 12 February, 2017; First decision: 1 June, 2017; Revised: 19 June, 2017; Second decision: 26 June, 2017

Abstract

In Tunisia the Muridae family is represented by 18 species and in the present study we focus on two of them: the wood mouse *Apodemus sylvaticus* and the striped grass mouse *Lemniscomys barbarus*. These two species are found in the North of the country in forests (for *A. sylvaticus*) and cultivated lands (for *L. barbarus*) where humid conditions and food supply are suitable for their development. The G-banding technique applied for the first time in Tunisia on these two species showed that the main difference between our results and the previous studies focuses on the sex chromosomes that have clearer G-bands. Although the polymorphism of sex chromosome is relatively rare, it has been reported before as in the case of the genus *Microtus*, the results we found could be confirmed through DNA analysis.

Résumé

En Tunisie, la famille Muridae est représentée par 18 espèces et dans la présente étude nous nous concentrerons sur deux d'entre elles : le mulot sylvestre *Apodemus sylvaticus* et le rat rayé *Lemniscomys barbarus*. Ces deux espèces sont répandues dans le nord du pays dans les forêts (pour *A. sylvaticus*) et les terres cultivées (pour *L. barbarus*) où les conditions humides et l'approvisionnement alimentaire conviennent à leur développement. La technique de bandes G appliquée pour la première fois en Tunisie sur ces deux espèces nous a montré que la principale différence entre nos résultats et les études précédentes se concentre sur les chromosomes sexuels qui ont des bandes G plus claires. Bien que le polymorphisme des chromosomes sexuels soit relativement rare, il a été rapporté précédemment comme dans le cas du genre *Microtus*, les résultats que nous avons trouvés pourraient être confirmés par une analyse de l'ADN.

Keywords: G-banding; *Apodemus*; *Lemniscomys*; Tunisia; Sex chromosomes.

Mots clés : G-banding ; *Apodemus* ; *Lemniscomys* ; Tunisie ; chromosomes sexuels.

Introduction

The rodents are the most represented order in the world with 2000 species (Wilson & Reeder 2005). Twenty-four of them are present in Tunisia, with 18 species belonging to the family *Muridae* (Harrison 1967; Ranck 1968; Bernard 1970; Jordan *et al.* 1974; Cockrum & Setzer 1976; Chibani & Cheniti 1982; Chetoui *et al.* 2002; Chetoui & Nouira 2004). In the present work, we focus on the karyological study of the wood mouse *Apodemus sylvaticus* (Linnaeus 1758) and the striped grass mouse *Lemniscomys barbarus* (Linnaeus 1766), in order to compare them with previous works in other countries. The genus *Apodemus* (Kaup 1829) has a Palearctic distribution and it is represented by 19 species (Wilson & Reeder 2005). The only one present in Tunisia, *A. sylvaticus* is a nocturnal species. Several hypotheses have been proposed on

how this species was introduced in Tunisia, the most likely is the one based on its migration from Europe to North Africa across the Strait of Gibraltar (Libois *et al.* 2001). This rodent is generally encountered in forest areas of the north with humid climate (Bernard 1969) (figure 1a); it has a diet composed of 80% grains and other plant parts (Khammes & Aulagnier 2007). On the other hand, the genus *Lemniscomys* (Trouessart 1881) is exclusively African and it is represented by 11 species (Kingdon *et al.* 2013). It also has only one representative in Tunisia: *L. barbarus*, which is a diurnal species with an Ethiopian origin (Bernard 1969) and a distribution restricted only in the North of the country (figure 1b) where humid conditions and food supply are suitable for its development (Sami 1993); it is generally found in farmlands surrounding rural areas.

Meanwhile, very few authors carried out cytogenetic approaches on *A. sylvaticus* (Ben Salem *et al.* 2012; Saïdi 2006) and *L. barbarus* (Saïdi *et al.* 2010; Cheniti *et al.* in press; Ben Salem *et al.* 2011) in Tunisia and none of them broached the G-banding, the latter is the topic of this study. The aim is to trace the pattern of chromosomal evolution on the basis of our observations and previous works in literature.

Material and methods

Ten specimens of *A. sylvaticus* and thirty-three of *L. barbarus* were live trapped using Sherman folder traps during the period from March 2009 to May 2015, in the Medjerda Valley (figure 2a) region in the north of Tunisia (table 1).

The vegetation characteristics of these areas are forests with the presence of species such as *Pinus halepensis*, *Juniperus phoenicea*, *Quercus coccifera* (figure 2b) and cultivated lands. The climate is superior semi-arid, rainfall is around 450mm/year while the yearly average temperature is 19°C (Le Floc'h 1989). The soil is full of alluvial sediments with the presence of limestones, claystones and marls (Cointepas 1971).

The Metaphases chromosomes were obtained from cells isolated from the bone marrow following the air drying method (Hsu & Patton 1969; Baker 1970). The slides were selected to a G-banding analysis following the technique

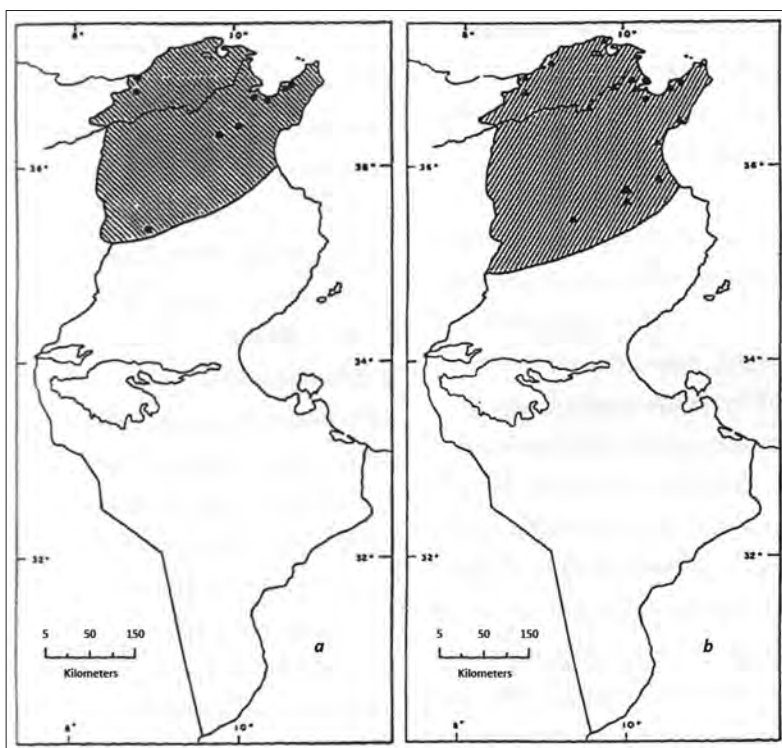


Figure 1 – Distribution maps of *A. sylvaticus* (a) and *L. barbarus* (b) (Gharaibeh 1997); ▲ Gharaibeh study ● previous studies.

Table 1 – Localities and list of specimens included in the analysis.

| Locality | Coordinates | Number of specimens captured | |
|--------------------|-------------------|------------------------------|--------------------|
| | | <i>A. sylvaticus</i> | <i>L. barbarus</i> |
| Aïn Ghelal, Mateur | 37°00' N/09°49' E | 1 | 5 |
| Borj El Amri | 36°42' N/09°51' E | 2 | 4 |
| Lansarine | 36°48' N/09°44' E | 7 | 24 |

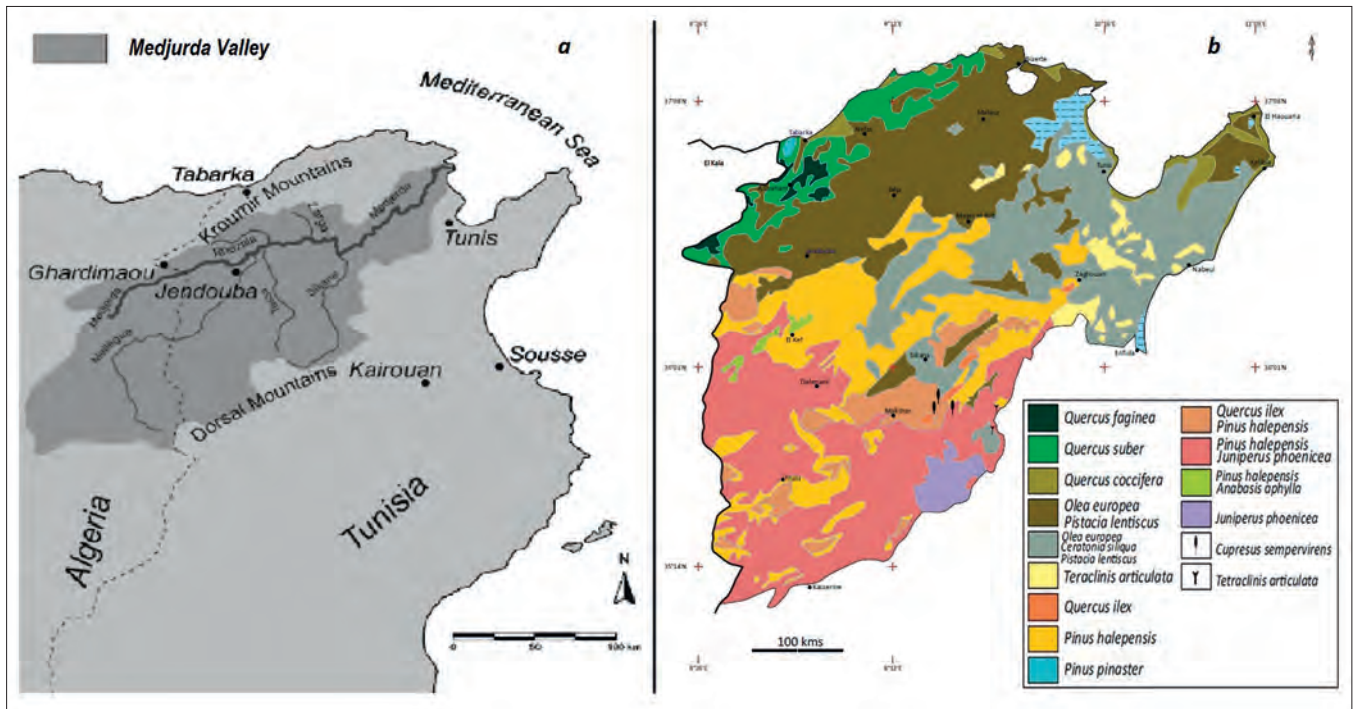


Figure 2 – Maps of Medjurda valley (a) (Moldenhauer et al. 2008) and the Vegetation Cover (b) (Dimanche & Le Floc'h 1986) in the North of Tunisia.

Table 2 – Metric characters of *A. sylvaticus* and *L. barbarus*.

| Species | <i>A. sylvaticus</i> | | | <i>L. barbarus</i> | | | |
|--------------------------|----------------------|--------|-------|--------------------|--------|--------|--------|
| | | mean | min | max | mean | min | max |
| Metric Characters | | | | | | | |
| Weight | g | 28.35 | 21.80 | 36.60 | 39.43 | 32.60 | 45.70 |
| Head and Body length | mm | 96.50 | 87.00 | 110.00 | 117.60 | 110.00 | 125.0 |
| Hind Foot length | mm | 23.50 | 21.00 | 27.00 | 27.10 | 24.00 | 29.00 |
| Ear length | mm | 16.00 | 15.00 | 17.00 | 13.50 | 12.00 | 16.00 |
| Tail length | mm | 103.70 | 87.00 | 120.00 | 121.40 | 110.00 | 136.00 |
| Condylo-basal length | mm | 24.81 | 22.94 | 27.25 | 26.95 | 25.96 | 28.28 |
| Braincase breadth | mm | 12.05 | 10.99 | 13.54 | 13.14 | 12.90 | 13.67 |
| Length of Diastema | mm | 06.73 | 06.07 | 07.90 | 07.34 | 07.05 | 07.91 |
| Length of Tympanic bulla | mm | 06.58 | 06.15 | 06.82 | 05.52 | 05.20 | 05.93 |

described by Seabright (1971). Observation of chromosomes was carried out using a Nikon microscope H-III, on average 10 to 20 metaphases are counted for each animal then photographed; the dark and clear G-bands helped us to present an idiogram for each species. The main metric characters for both species are shown in table 2.

Results

All specimens of *A. sylvaticus* have a diploid number $2n = 48$ and the Fundamental Number of autosomes (FNa) is 46. The autosomal set consists of 23 acrocentric pairs decreasing in size, the X chromosome is the largest in the

complement, meanwhile the Y chromosome is the smallest and both of them are acrocentric. G-banding patterns show the occurrence of heterochromatin in the centromeric areas for the autosomes n° 2, 5, 12, 16, 19, 22 and 23 (figure 3).

For *L. barbarus*, the karyotype of all specimens is composed of 54 chromosomes and the FNa = 58. The autosomal set revealed a prevalence of acrocentric chromosomes (23 pairs) decreasing in size and the presence of one pair of large submetacentrics and two pairs of small metacentrics, the X chromosome is the largest submetacentric of the set, the Y chromosome is a small metacentric. G-banding revealed the presence of heterochromatin in the centromeric areas for the autosomes n° 11 and 12 (figure 4).

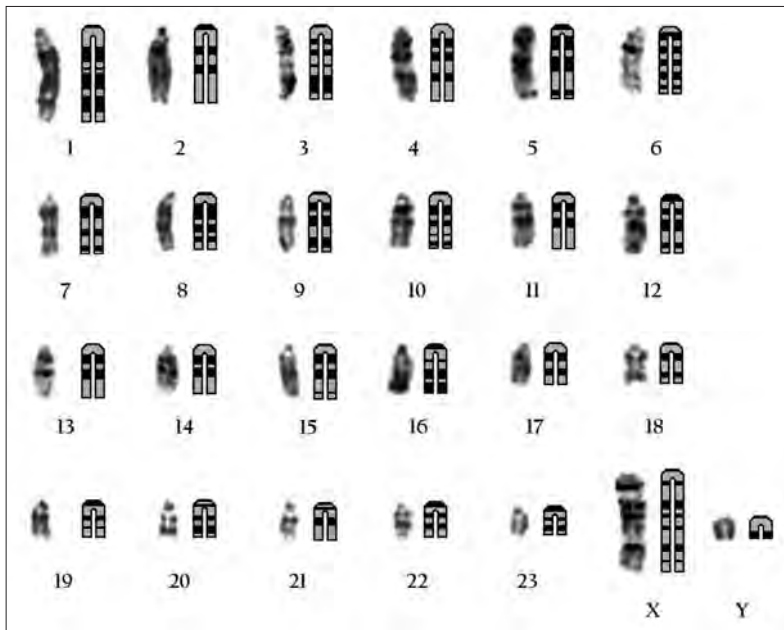


Figure 3 – The G-banded karyotype and ideogram of *A. sylvaticus*, only one copy of each pair of chromosomes is represented along with its respective ideogram.

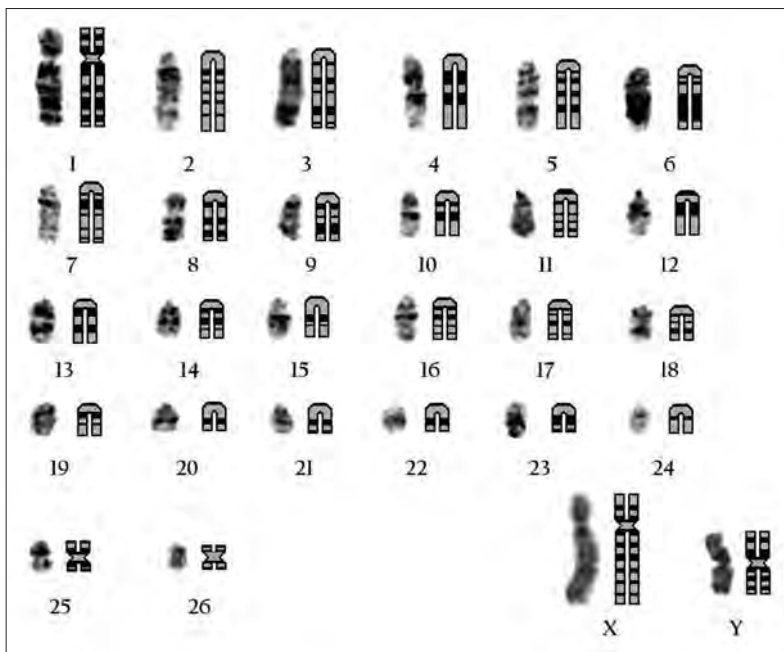


Figure 4 – The G-banded karyotype and Ideogram of *L. barbarus*, only one copy of each pair of chromosomes is represented along with its respective ideogram.

Discussion

Concerning *Apodemus sylvaticus*, our results are mostly in agreement with previous works in literature (Vujošević *et al.* 1984; Nadjafova *et al.* 1993; Ravatsos *et al.* 2008; Gornung *et al.* 2009). We didn't discover any supernumerary B chromosome which can be found in some European populations (Zima *et al.*

1997). The G-banded Y chromosome is often described as mostly or entirely dark even with C banding technique (Stitou *et al.* 2001) which differs from our results because we found that only telomeric areas of Y chromosome are heterochromatic and have dark G-bands. We also noted that the X chromosome is always the largest and has no polymorphism in the sample we studied, however, the variation in size and heterochromatin content of the X chromosome have been recorded in Czech Republic (Nova *et al.* 2002). The main difference between our results and the previous studies focuses on the sex chromosomes that have clearer G-bands. It can indicate that the Tunisian (or even North African) population of *A. sylvaticus* may have a more evolved DNA because generally G-bands represent the conservation of ancestral sequences (Koop *et al.* 1984). This claim can be corroborated with our previous results; we did find that the Tunisian specimens of the wood mouse look bigger than their counterparts from Europe on the morphological level (Ben Salem *et al.*, 2012). Regarding *L. barbarus*, our results entirely coincides with previous studies from Algeria (Filippucci *et al.* 1986) and Morocco (Stitou *et al.* 1997). The only difference that we can refer to, is with the identical G-banded karyotype of *L. zebra* ($2n = 54$; $FN_a = 58$) which present an entirely heterochromatic Y chromosome (Castiglia *et al.* 2002). This is different from our results that shows the Y chromosome with multiple clear G-bands. These two species (*L. barbarus* and *L. zebra*) were considered the same before being split by Carlton & Van der straeten (1997) for morphological differences.

Conclusion

The G-banding technique applied for the first time in Tunisia on the wood mouse *Apodemus sylvaticus* and the striped grass mouse *Lemniscomys barbarus*, showed us that the main difference between our results and the previous studies focuses on the sex chromosomes that have clearer G-bands, it may indicate a certain evolution on the DNA level. This specific status could be confirmed through genetic analysis. Although the heteromorphism of sex chromosome is relatively rare, it has been reported before as in the case of the genus *Microtus* (Burgos *et al.* 1988; Fredga & Jaarola 1997).

Acknowledgements

The present study has been carried out in the research unit *Biodiversité et biologie des populations* at the *Faculté des sciences de Tunis* (FST). It would never have been possible without the collaboration of many people we want to thank. We express our greatest gratitude to Mr. Taher Lamine Cheniti Emeritus professor at the *Faculté des sciences de Tunis*, and Mr. Wim Wendelen, curator at the *Musée royal de l'Afrique Centrale* (MRAC).

References

- Baker R.J., 1970. The role of karyotypes in phylogenetic studies of bats. In: Slaughter B.H. and Walton D.W. (eds.), *About Bats*. Southern Methodist University Press, Dallas: 303-312.
- Ben Salem I., Ben Ibrahim A. & Chetoui M., 2011. « *Lemniscomys barbarus* (Rongeur, Muridae) en Tunisie. Données biosystematiques et écologiques », communication au « 1^{er} Congrès méditerranéen sur la biodiversité animale et l'écologie de la santé ». Annaba, université Badji Mokhtar, octobre 2011.
- Ben Salem I., Ben Ibrahim A., Chetoui M., Cheniti T. L. & Noura S., 2012. Étude caryologique et morphométrique du Mulot sylvestre (*Apodemus sylvaticus*: Muridae) au nord de la Tunisie. *ecologia mediterranea* 38(1): 74-80.
- Bernard J., 1969. Les mammifères de Tunisie et des régions voisines. *Bul. Fac. Agron. Tunis*, 24-25: 40-160.
- Bernard J., 1970. Clé de détermination des rongeurs de Tunisie. *Archives de l'Institut Pasteur de Tunis* 47: 265-307.
- Burgos M., Jiménez R. & Díaz de la Guardia R., 1988. Comparative study of G- and C-banded chromosomes of five species of *Microtidae*: a chromosomal evolution analysis. *Genome* 30: 540-546.
- Carlton M.D. & Van der Streaten E., 1997. Morphological differentiation among Sub-Saharan and North African populations of the *Lemniscomys barbarus* complex (Rodentia, Muridae). *Proceedings of the biological society of Washington* 110(4): 640-680.
- Castiglia R., Fadda C., Corti M., Scanzani A., Verheyen W. & Capanna, E., 2002. Chromosomal evolution in the African Arvicanthine rats (*Murinae*, Rodentia): Comparative cytogenetics of *Lemniscomys* (*L. zebra*, *L. rosalia*, *L. striatus*) and *Arvicanthis dembeesis*. *Journal of zoological systematics and evolutionary research* 40: 223-231.
- Cheniti T. L., Abiadh A. & Chetoui M. (in press). Caryotype standard des *Murinae* (Rongeurs, Muridae) de Tunisie. *Revue de la société des sciences naturelles de Tunisie*.
- Chetoui M. & Noura S., 2004. Biodiversité des rongeurs de Tunisie. *Communication au 108^e Congrès de la Société zoologique de France*, Reims, Octobre 2004.
- Chetoui M., Saïd K., Rezig M. & Chéniti, T.L., 2002. Analyse caryologique de quatre espèces de Gerbilles (Rodentia, Gerbillinae) de Tunisie. *Bulletin de la Société zoologique de France* 127(3): 211-221.
- Chibani J. & Cheniti T.L., 1982. Étude caryologique des gerbilles (Genre: *Gerbillus*) de Tunisie. *Revue de la faculté des sciences de Tunis* 2: 147-153.
- Cockrum E. L. & Setzer H. W., 1976. Types and type localities of North African Rodents. *Mammalia* 40: 633-670.
- Cointepas J.P., 1971. *Note explicative concernant la légende de la carte pédologique de la Tunisie au 1/1 000 000*. Ministère de l'Agriculture, Tunis.
- Dimanche P. & Le Floch E., 1986. Carte des espèces végétales primitives en Tunisie septentrionale. In: Nabli, M.A. (ed.), *Essai de synthèse sur la végétation et la phyto-écologie tunisienne*. Volume II et III : *Le milieu physique et la végétation, écologie végétale appliquée*. Publication of "Faculté des Sciences de Tunis", Tunisia.
- Filippucci M.G., Civitelli M.V. & Capanna, E., 1986. The chromosomes of *Lemniscomys barbarus* (Rodentia, Muridae). *Bollettino di Zoologia* 53: 355-358.
- Fredga K. & Jaarola M., 1997. The origin and distribution of the Lund Y chromosome in *Microtus agrestis* (Rodentia, Muridae). *Hereditas* 126: 25-34.
- Gharaibeh B. R., 1997. *Systematic distribution and Zoogeography of Mammals of Tunisia*. Ph.D. Thesis, University of Texas, USA, 354 p.
- Gornung E., Cristaldi M. & Castiglia R., 2009. Comparative cytogenetic analysis of the "Sylvaemus" group of *Apodemus* (Rodentia, Muridae): *A. sylvaticus* from Sicily and *A. flavicollis* from the central Apennines. *Acta Theriologica* 54(3): 267-275.
- Harrison D. L., 1967. Observation on some rodents from Tunisia with description of a new gerbill (Rodentia, Gerbillinae). *Mammalia* 31: 381-389.
- Hsu, T. C., Patton, J. L., 1969. Bone marrow preparation for chromosome studies. In: Bernirschke, K. (ed.), *Comparative mammalian cytogenetics*. Springer-Verlag, Berlin: 454-460.
- Jordan R. G., Davis B.L. & Beccar H., 1974. Karyotypic and morphometric studies of Tunisian *Gerbillus*. *Mammalia* 38(4): 667-680.
- Kaup, J. J., 1829. *Skizzierte Entwicklungs-Geschichte und natürliches System der europäischen Thierwelt*. Darmstadt, Germany, 204 p.
- Khammes N. & Aulagnier S., 2007. Diet of the wood mouse *Apodemus sylvaticus* in three biotopes of Kabylie of Djurdjura (Algeria). *Folia Zoologica* 56(3): 243-252.
- Kingdon J., Happold D., Butynski T., Hoffmann M., Happold M. & Kalina J., 2013. *Mammals of Africa*. Vol. III. *Rodents, Hares and Rabbits*. Bloomsbury, London: 784 p.
- Koop B. F., Baker R. J., Haiduk M. W. & Engstrom M. D., 1984. Cladistical analysis of primitive G-band sequences for the karyotype of the ancestor of the *Muridae-Cricetidae* complex of rodents. *Genetica* 64: 199-208.
- Linnaeus C., 1758. *Systema Naturae per regna tria naturae, secundum classis, ordines, genera, species cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. Vol. I. Tenth edition. Laurentii Salvii (ed.). Stockholm, Sweden: 824 p.
- Linnaeus C., 1766. *Systema Naturae per regna tria naturae, secundum classis, ordines, genera, species cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. Vol. I. Regnum Animale, part I. Twelfth edition. Laurentii Salvii (ed.). Stockholm, Sweden: 532 p.

- Le Floc'h E., 1989. Carte bioclimatique de la Tunisie. In: Nabli M.A. (ed.), *Essai de synthèse sur la végétation et la phyto-écologie tunisiennes*. Vol. I. *Éléments de botanique et phyto-écologie*. Faculté des sciences de Tunis, Tunis.
- Libois R. M., Michaux J. R., Ramalhinho M. G., Maurois C. & Sarà M., 2001. On the origin and systematics of the Northern African wood mouse (*Apodemus sylvaticus*) populations: a comparative study of mtDNA restriction patterns. *Canadian journal of zoology* 79: 1503-1511.
- Moldenhauer K. M., Zielhofer C. & Faust D., 2008. Heavy metals as indicators for Holocene sediment provenance in a semi-arid Mediterranean catchment in northern Tunisia. *Quaternary International* 189(1): 129-134.
- Nadjafova R. S., Bulatova N. Sh., Chasovlikarova Z. & Gerassimov S., 1993. Karyological differences between two *Apodemus* species in Bulgaria. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 58: 232-239.
- Nova N., Reutter B. A., Rábová M. & Zima J., 2002. Sex-chromosome heterochromatin variation in the wood mouse, *Apodemus sylvaticus*. *Cytogenetic and genome research* 96: 186-190.
- Ranck G. L., 1968. The rodents of Libya: Taxonomy, ecology, and Zoogeographical relationships. *Bulletin of U.S. National Museum* 275: 1-264.
- Ravatsos M. T., Mitsainas G. P., Tryfonopoulos G. A., Stamatopoulos C. & Giagia-Athanasopoulou E. B., 2008. A chromosomal study on Greek populations of the genus *Apodemus* (Rodentia, Murinae) reveals new data on B chromosome distribution. *Acta Theriologica* 53(2): 157-167.
- Saïdi T., 2006. *Éco-biologie des rongeurs sauvages de la région du Cap Bon*. Thèse de la faculté des sciences de Tunis, 85 p.
- Saïdi T., Nouira S., Cheniti T. L. & Chetoui M., 2010. Analyse morphométrique et caryologique du rat rayé de la Tunisie (*Lemniscomys barbarus*: Murinae). *ecologia mediterranea* 36(2): 25-29.
- Sami K., 1993. *Contribution à l'étude biologique et écologique de Lemniscomys barbarus* (Rodentia, Muridae). These de doctorat de la faculté des sciences de Tunis, 262 p.
- Seabright M., 1971. A rapid banding technique for human chromosomes. *Lancet* 7731: 971-972.
- Stitou S., Burgos M., Zurita F., Jiménez R., Sanchez A. & Díaz de la Guardia R., 1997. Recent evolution of NOR-bearing and sex-chromosomes of the North African rodent *Lemniscomys barbarus*. *Chromosome Research* 5: 181-185.
- Stitou S., Jiménez R., Díaz de la Guardia R. & Burgos M., 2001. Silent ribosomal cistrons are located at the pairing segment of the post-reductional sex-chromosomes of *Apodemus sylvaticus*. (Rodentia, Muridae). *Heredity* 86: 128-133.
- Trouessart E. L., 1881. Catalogue des mammifères vivants et fossils, Rodentia. *Bulletin de la société d'étude scientifique* 10(2): 124.
- Vujošević M., Rimsa D. & Živković S., 1984. Patterns of G- and C-bands distribution on chromosomes of three *Apodemus* species. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 49: 234-238.
- Wilson D. E. & Reeder D. M., 2005. *Mammal species of the world. A taxonomic and geographic reference*. 3rd edn. Johns Hopkins University Press, Baltimore, 2142 p.
- Zima J., Macholán M. & Slivkov L., 1997. Confirmation of the presence of B chromosome in the wood mouse (*Apodemus sylvaticus*). *Folia Zoologica* 46: 217-221.

Carte d'état-major de la Corse (1864-1866). Occupation du sol et première analyse des forêts anciennes

*Corsican état-major map (1864-1866).
Land use and first analyze of ancient forests*

Christophe PANAIOTIS¹, Thomas BARTHET¹, Daniel VALLAURI²,
Laetitia HUGOT¹, Christian GAUBERVILLE³, Julie REYMANN¹,
Kévin O'DEYE-GUIZIEN¹ et Pauline DELBOSC^{1, 4}

1. Conservatoire botanique national de Corse, Office de l'environnement de la Corse,
14 avenue Jean Nicoli, 20250 Corte, France
 2. WWF, 6 rue des Fabres, 13001 Marseille, France
 3. 11, Trugny, 41370 Josnes, France
 4. EA 2219 Géoarchitecture, Université de Bretagne occidentale, Institut de géoarchitecture,
6 Avenue Victor-Le-Gorgeu, CS 93867, 29238 Brest Cedex 3, France
- Auteur correspondant : panaiotis@oec.fr

Received: 26 October, 2016; First decision: 13 December, 2016; Revised: 23 January, 2017; Accepted: 8 June, 2017

Résumé

En France, la carte géographique d'état-major, levée de 1818 à 1866, couvre l'ensemble du pays en 273 feuilles. C'est sous Louis XVIII que la réalisation de cet immense chantier a commencé, en 1817, pour répondre au départ à des besoins civils et militaires. La Corse a été la dernière région française cartographiée (entre 1864 et 1866) ; elle est représentée par 22 feuilles de minutes éditées au 1:40 000. La reproduction du relief est la grande nouveauté apportée par ces cartes. Mais elles sont surtout une formidable source de données historiques spatialisées qui nous indique l'occupation du sol par les cultures, les vignes, les marais, les maquis, les forêts ou encore les habitations.

À cette époque, le territoire était très ouvert avec 83 % de la surface non boisée où les activités humaines, notamment pastorales, marquaient fortement le paysage (60 % du territoire en pacage ou en parcours). 20 % de la Corse était cultivée et il y avait déjà plus de 7 000 ha de vignes. Concernant la part de la

forêt, il y a 150 ans, elle représentait près de 154 000 ha, alors qu'aujourd'hui on l'estime à plus de 500 000 ha (IGN 2013). C'est-à-dire qu'elle a été multipliée par un coefficient 3 pendant cette période.

*Calculée avec comme date de référence celle de la carte d'état-major, la part des forêts anciennes serait égale à 80 000 ha en Corse. Ce sont vraiment les essences de montagne qui ont gardé le plus longtemps un continuum de leur état boisé, avec les forêts de pin laricio (*Pinus nigra subsp. laricio* Maire) et de hêtre (*Fagus sylvatica* L.). A contrario, ce sont les suberaies (chênes-lièges, *Quercus suber* L.) qui ont payé le plus fort tribut au développement urbanistique et agricole du territoire.*

*Une autre information intéressante que nous apportent les données de l'état-major, est la présence de forêts à l'étage subalpin (entre 1 600 et 2 100 m d'altitude) que l'on ne retrouve plus aujourd'hui. Cependant, depuis quelques décennies, on observe une remontée de quelques essences forestières comme le sorbier des oiseleurs (*Sorbus aucuparia subsp. praemorsa* (Guss) Nyman.) et l'érable sycomore (*Acer pseudoplatanus* L.) à ces altitudes, fortement liée à la déprise des territoires d'estives.*

Mots clés : cartographie ancienne, cartes d'état-major, Corse, occupation du sol, forêt ancienne.

Abstract

In France, the geographical map called the état-major map, drawn between 1818 and 1866, covers the whole country in 273 sheets. The realization of this immense task was ordered under Louis XVIII, in 1817, having in mind at first civil and military needs. Corsica was the last region mapped in France (between 1864 and 1866); it is represented by 22 sheets published at a scale 1:40.000. These maps choose a new way to represent the slopes. However, today, they are a great source of spatialised data indicating land uses, such as agriculture, vineyards, swamps, scrublands, forests but also urbanisation.

At that time, Corsican territory was very open with 83% of the land area not covered by trees and in particular pastoral activity, human footprint had strongly modified the landscapes (60% of land area was pasture lands). 20% of Corsica was cultivated, and there was already more than 7.000ha of vineyards. Concerning forest lands, 150 years ago, it represented about 154.000ha, while current estimation gives more than 500.000ha (IGN-National Geographical Institute-2013). Thus, forest cover has been multiplied by 3 during this period.

Calculation based on reference date corresponding to the date of the état-major map, ancient forests have an estimated area of 80.000ha in Corsica. Mountain forest stands show the best continuity in time of forest cover, especially those dominated by Corsican pine and beech. On the contrary, cork-oak forest stands present the strongest deforestation due to urbanisation and agricultural development of the territory.

*Another interesting piece of information brought by the état-major map is the presence of forests in the subalpine level (between 1.600 and 2.100m above sea level), where they are absent today. However, for the past few decades, we observe an upward recolonisation of some forest tree species, such as mountain-ash (*Sorbus aucuparia subsp. praemorsa* (Guss) Nyman.) and sycamore (*Acer pseudoplatanus* L.) at this elevation, obviously in relation to decreasing intensity of mountain grazing.*

Abridged version

Since 1729, several European nations have had an eye on Corsica, because it was strategic in the Mediterranean. Thus, during 40 years, Corsica became the territory the most often mapped in Europe. Under the reign of Louis XVI, a great mapping exercise, named "Plan Terrier", was carried out from 1770 to 1791. Almost 100 years later, the so called the état-major map, drawn from 1818

to 1866, had covered the whole territory of France in 273 sheets. Corsica had been the last region mapped, by a team of about 20 cartographers between 1864 and 1866. The original sheets were digitised, with geographical references, then assembled to produce a GIS map (to download it <http://cbnc.oec.fr/>). This map gives spatial data on land-uses, agriculture, vineyards, swamps, scrublands, forests but also urbanisation.

At that time, Corsican territory was very open with 83% of the land area not covered by trees and used in particular by pastoral activity. Human footprint had strongly modified Corsican landscapes: 60% of land area was pasture lands; 20% of Corsica was cultivated, and there was already more than 7.000ha of vineyards. Concerning forests, 150 years ago, forest area represented about 154.000ha, while current estimation gives more than 500.000ha today (IGN-National Geographical Institute-2013). Thus, forest cover has been multiplied by 3 during the period.

The specific analysis of the forests evolution, based on various sources of inventory, shows that the date of the forest area minimum is probably occurring in 1860-70, 30 years later than in northern parts of France.

Despite very frequent forest fires since 1866, the area of ancient forests (those with a continuity in time equal to at least 150 years) is today estimated to 80.000ha. Among them, there are most probably areas with longer forest cover continuity in time, especially in mountain areas, but it is today difficult to identify them with available means.

The état-major map does not give any precision on the composition of forests. However, we analysed current composition of past forests, considering dominant tree species and vegetation levels. From the sea side up to the mesomediterranean inferior level, the impact of deforestation is the highest. The forests of the mountain level are the only ones which maintain a significant forest cover continuity during last century. Meanwhile, the forests of subalpine level have been drastically destroyed during last 150 years and this trend let us question the reality of forest tree limit in Corsica, which may be probably higher than today, as it has been demonstrated also in the Alps and the Pyrenees.

With about 25.000ha of new forests every 10 years, Corsica is an island that become more and more forested and where woody biomass is increasing due to bad accessibility

Keywords: ancient mapping, map « de l'état-major », Corsica, land uses, ancient forests

and high cost of harvesting. Spatial information given by the état-major map bring key elements to analyse the evolution of land-uses and its impacts. In this article, we specifically analyse forest content of the map, but we deeply wish that the other land-uses could be usefully analysed for other topics (agriculture, spatial planning, urbanism, etc.). All the numeric layers of the other land-uses are available (GIS). Thus, we hope to learn more about how they can be used to better understand the history and future of the landscapes of Corsica.

Introduction

La Corse est restée, jusqu'au premier tiers du XVIII^e siècle, l'île de la Méditerranée la plus méconnue et la plus mystérieuse au vu des difficultés à la cartographier (Cervoni 1989). La première représentation spécifique de l'île date de Cristoforo Buondelmonte en 1420 dans l'ouvrage du *Liber Insularum Archipelagi*. À partir de 1729, et pendant 40 ans, elle devient un enjeu stratégique primordial, convoitée par diverses nations européennes, et sera alors l'un des lieux les plus cartographiés d'Europe. Ce sont les Italiens qui développent la technique cartographique, puis ils seront relayés par les Allemands et les Hollandais. La première carte imprimée et publiée à Venise est réalisée par Bordone en 1528. Mais c'est Fabio Licinio (carte gravée en 1555) qui donnera les premières informations géographiques riches de l'intérieur de l'île. Par la suite, les techniques cartographiques vont s'améliorer, en particulier grâce aux astronomes de la fin du XVII^e siècle. Les côtes littorales deviennent de plus en plus précises, mais l'intérieur de l'île reste encore très mal décrit. À partir de 1729, plusieurs corps expéditionnaires accompagnés de cartographes fournissent des cartes militaires. Lorsque la République de Gênes va céder la Corse à la France, pas moins d'une trentaine de cartes vont être publiées entre 1768 et 1769 (Cervoni 1989) ! C'est sous Louis XVI, par l'Édit d'avril 1770, que le Plan Terrier (Musée de la Corse 1997) sera entrepris. Il comprendra 39 rouleaux de plans illustrant les descriptions détaillées de 380 communautés sous 17 volumes.

La carte d'état-major quant à elle sera levée de 1818 à 1866. Elle couvre l'ensemble de la France en 273 feuilles. Louis XVIII ordonna la réalisation de cet immense chantier en 1817,

pour répondre au départ à des besoins civils et militaires. Cependant, ces cartes levées au 40 000^e et éditées au 80 000^e apportent la nouveauté du relief par rapport aux cartes plus anciennes. Ce sont les premières cartes topographiques où figurent les pentes (en hachures), les courbes de niveau n'apparaîtront que bien plus tard. Les *minutes* (ou planches cartographiques originales) couleur donnent une représentation très détaillée des contours forestiers sur de grandes surfaces. Elles donnent également de nombreuses informations sur les différentes utilisations des sols à l'époque selon les thèmes reconnus (annexe). Les premières cartes seront réalisées en 1818 autour de Paris pour s'achever en Corse en 1866.

L'objectif de cet article est d'analyser les données anciennes spatialisées de la carte d'état-major avec un outil moderne (système d'information géographique) afin d'obtenir : (1) une idée du contexte paysager existant il y a 150 ans à partir des postes typologiques fournis par cette carte et (2) une première analyse des forêts anciennes de la Corse. Ce travail va aussi permettre de définir le minimum forestier de la Corse et de discuter de la limite altitudinale des forêts.

Méthodes

Digitalisation

Le Conservatoire botanique national de Corse a commandé directement le travail de digitalisation et de géolocalisation à l'Inra de Toulouse avec l'appui technique de l'Inra de Nancy et du WWF-France. Ce traitement a été réalisé selon les prescriptions techniques de Favre *et al.* (2012). Cette même méthode est utilisée à l'échelle de la France en vue de la réalisation d'une carte numérique homogène (Salvaudon *et al.* 2013). Elle se divise en quatre étapes :

- 1) le scannage des minutes est réalisé en haute résolution à 600 pp en format compressé jpeg2000, soit des planches à 95 Mo. À cette échelle, on peut zoomer à 1:1 000 ;
- 2) la vectorisation des contours d'usage des sols est réalisée par (a) un géoréférencement de l'image, (b) la vectorisation à proprement dite et (c) une validation du résultat ;
- 3) le géoréférencement de la carte ancienne à partir des points géodésiques de l'état-major (points indiqués en marge des

- feuilles originales) calé avec le SCAN 25 de l'IGN ;
- 4) l'assemblage des différentes cartes en une seule.

Le résultat de ce travail est une carte au format Arcgis® (extension shape). La table attributive comprend le code ainsi que l'intitulé nomenclatural de l'occupation du sol selon la codification de Favre *et al.* (2012), la surface en hectares et les sources de la carte. À l'origine, les levés de cartes ont été réalisés par 22 cartographes pour les 25 planches entre 1864 et 1866 (figure 1). On notera quelques incohérences, notamment lors de l'agrégation des cartes comme entre l'assemblage des planches de Biguglia et Borgo pour les cultures et les parcours-maquis.

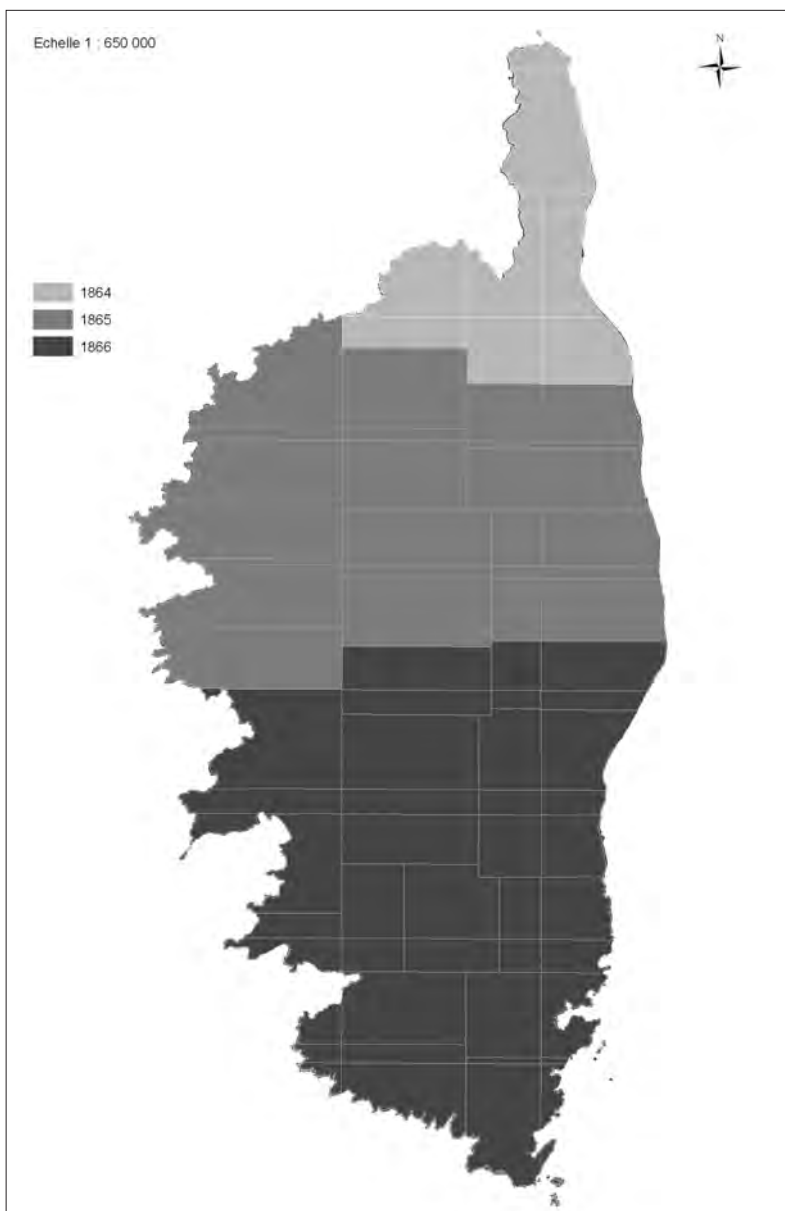


Figure 1 – Dates et emprises cartographiques (Source IGN ; CBNC-WWF).

Occupation du sol

La cartographie livrée par l'Inra au Conservatoire Botanique comportait 25 thèmes reconnus selon la codification de Grel *et al.* (2012). Depuis cette publication, les codes 55, 56 et 57 correspondant respectivement aux gravières, gravières pâturées et forêts pâturées ont été ajoutées (Voir annexe, tableau 7). À partir des thèmes retenus par Grel *et al.* (2012), nous avons choisi d'en regrouper certains pour n'en retenir plus que 13 (annexe, tableau 8). Ces choix ont nécessité une approche analytique de thème par rapport à notre connaissance du territoire.

Analyse des forêts

Afin de caractériser les forêts anciennes dont le couvert forestier est présent sur la carte d'état-major et sur les cartes actuelles, il a fallu s'accorder sur le terme typologique « forêt ». La difficulté réside sur la notion de forêt en 1866 et aujourd'hui. Selon la FAO (2012), la forêt se définit comme « un couvert arboré de plus de 10 % sur au moins un demi-hectare ». Cependant il y a 150 ans les cartographes étaient des officiers de l'armée. Le terme « forêt » était semble-t-il lié aux usages : récolte de bois de feu ou de chauffage ou pour la chasse par exemple, alors que le terme de « pâquis » englobait les milieux pâturés par les animaux. En Corse, la répartition spatiale des usages autour des villages était tout sauf anarchique. Si l'on consulte notre photothèque (Observatoire du développement durable de la Corse/L'Observatoire photographique du paysage ; <http://www.oddc.fr/modules.php>), les clichés paysagers datant du début du xx^e siècle sont assez rares. Sur les quelques clichés exploitables, comme ici une vue de Venaco (période 1900 – figure 2), on y observe des « agers » bien localisés autour des hameaux ou des villages et en périphérie des zones plus embroussaillées que l'on pourrait assimiler aux « pâquis » ; les forêts sont généralement assez bien constituées.

Pour la typologie de la carte d'état-major nous avons regroupé : les « forêts » (2 695 polygones pour une surface de 147 432 ha), les « forêts pâturées » (29 polygones pour une surface de 6 380 ha), ainsi que les « zones forestières marécageuses » (2 polygones pour une surface de 7 ha) (annexe). Les forêts pâturées sont localisées dans l'extrême sud-ouest de l'île et on peut supposer qu'elles ont été

définies comme poste typologique supplémentaire par « effet observateur ».

Afin de comparer les données issues de la carte d'état-major avec les données actuelles, la source géographique donnant l'état boisé actuel pris comme référence est la cartographie des peuplements de l'inventaire forestier national (IFN) ou BD Forêt® (IFN 2002-2003). Nous avons décidé de faire correspondre le terme « forêt » de l'état-major aux formations arborées de plus de 40 % de recouvrement et de plus de 5 m de hauteur. Ce précepte nous permet d'effectuer des comparaisons directement avec le premier niveau de la typologie forestière de l'IGN (IFN 2002-2003). Les garrigues et maquis boisés ont été exclus, ainsi qu'une partie des forêts de montagne qui peuvent être des peuplements lâches.

Les données cartographiques ont ensuite été analysées à l'aide du logiciel SIG (ArcGIS 10.2®). La comparaison entre couches « forêts de l'état-major » et « forêts actuelles » a permis d'identifier les cas possibles (boisé et non boisé à chacune des deux dates, figure 3).



Figure 2 – Vue de Venaco (Haute-Corse) vers les années 1900.

Occupation du sol

Contexte paysager en 1864-1866

Dans les années 1860-1870, la Corse était un territoire très « ouvert » avec 83 % de terrains non boisés et donc 17 % de forêt (le taux de boisement actuel est de 55 %, IFN 2010). Les activités humaines se faisaient ressentir de la mer à la montagne avec près de 60 % de territoires pacagés et 20 % cultivés (figure 4 et tableau 1). Si ces informations sont bien connues, notamment par les historiens ou les géographes, la spatialisation des données nous apporte des informations précieuses sur le milieu naturel et la répartition des activités sur le territoire.

Les cultures représentaient alors une superficie beaucoup plus importante qu'aujourd'hui et elles étaient surtout beaucoup mieux réparties sur l'île où toutes les plaines et plateaux étaient cultivés. Malheureusement, dans la carte d'état-major, la distinction entre cultures et estives n'est pas mise en évidence. C'est un travail qu'il restera à faire, en particulier en montagne. Les plus grandes différences avec le paysage mis en culture actuellement devaient se trouver à l'intérieur de l'île, le sillon de Corte, le Niolu, la basse vallée du

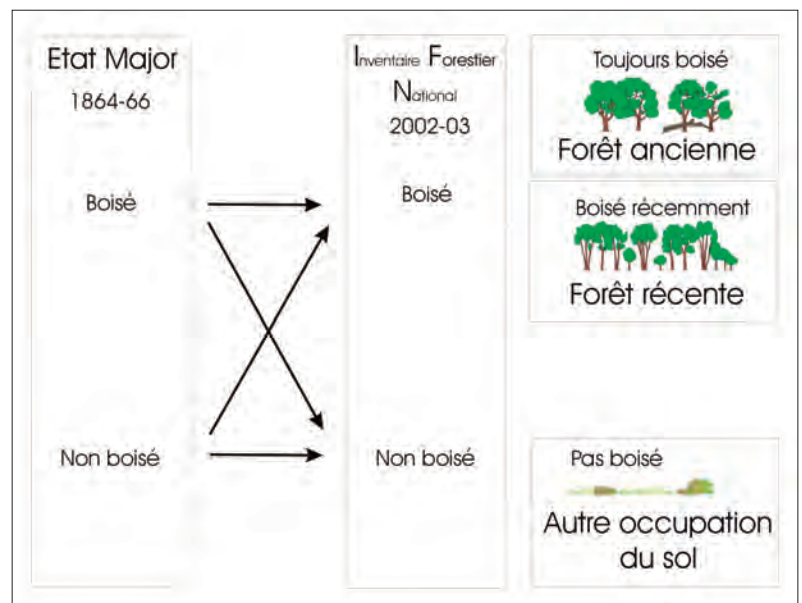


Figure 3 – Analyse des données de la continuité de l'état boisé.

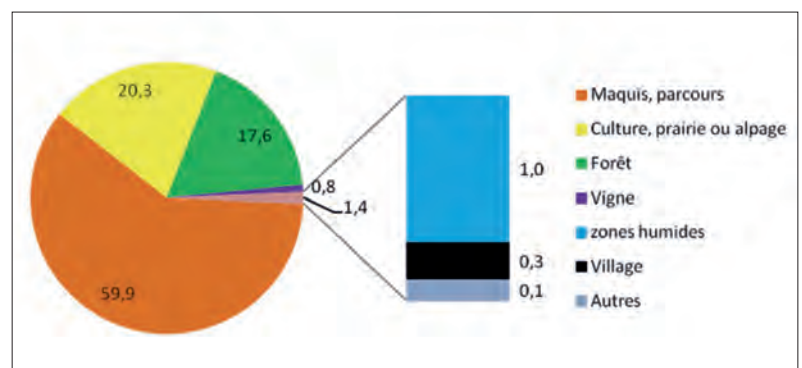


Figure 4 – Taux d'occupation du sol (en %) en 1864-1866 selon une nomenclature simplifiée.

Tavignano ou la Balagne et le désert des Agriates, le Nebbiu et toutes les basses vallées de la côte occidentale de Cargèse à Propriano (figure 5).

Tableau 1 – Nombre de polygones extraits de la carte d'état-major et surface d'occupation du sol (ha) en 1864-1866.

| Nature | Nombre de polygones | Surface (ha) |
|----------------------------|---------------------|----------------|
| Maquis, parcours | 1 428 | 524 051 |
| Culture, prairie ou alpage | 2 876 | 178 065 |
| Forêt | 2 726 | 153 819 |
| Vigne | 1 683 | 7 237 |
| Zone humide | 383 | 8 715 |
| Village | 18 375 | 2 237 |
| Autres | 125 | 1 230 |
| Total | 27 596 | 875 355 |

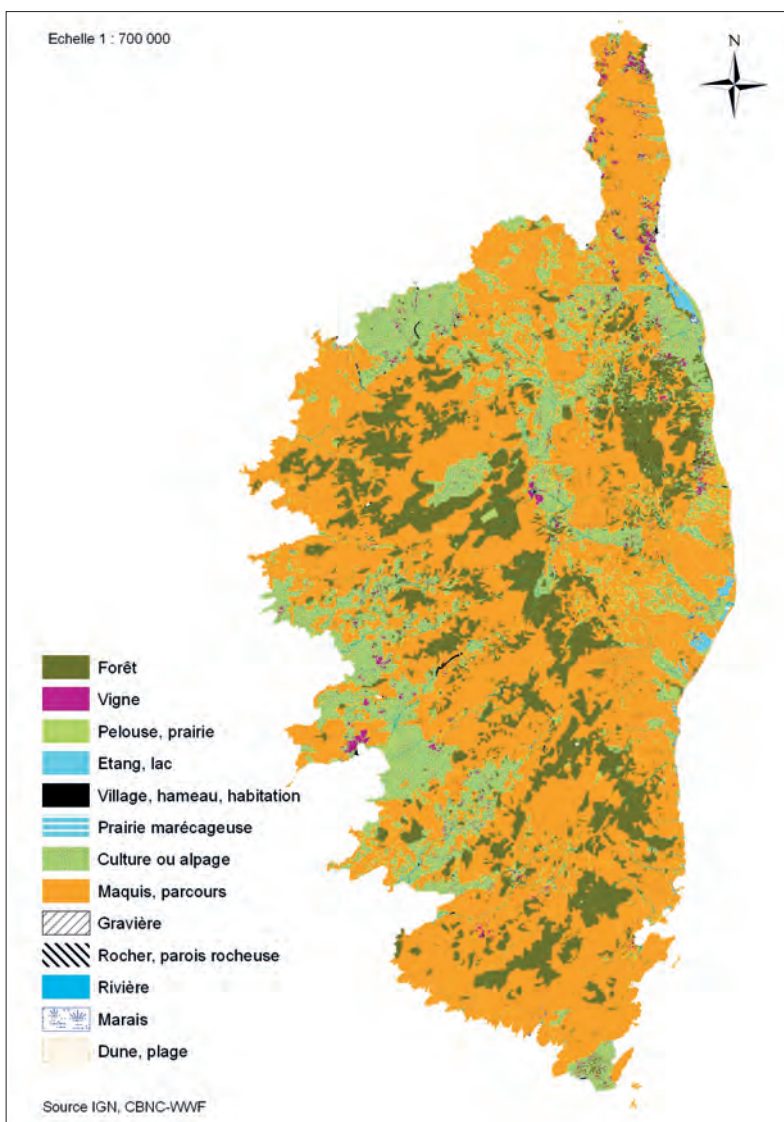


Figure 5 – Occupation des sols de la Corse en 1864-1866 (Source IGN ; CBNC-WWF).

L'une des informations particulièrement intéressante est celle de la distribution et du développement de l'urbanisme. La précision de l'information géographique semble réalisée à l'échelle de la maison ou du groupe de maisons. Le géoréférencement a respecté la localisation de chaque habitation, l'utilisation de ces données permet aussi de calculer l'expansion des agglomérations. L'ensemble des informations relatives au poste « village, hameau, habitation » couvre une superficie de 2 237 ha, alors qu'aujourd'hui la tâche urbaine est proche des 24 500 ha (CTC 2013). Avec une surface de 7 237 hectares, le vignoble occupait une place importante autour des villages et des hameaux ; il s'agissait de cépages traditionnels corses. De nombreuses terrasses en attestent aujourd'hui la présence. C'est bien plus tard, en 1960, que la Corse entra dans un « boom » viticole en passant de 9 300 ha à plus de 30 000 ha en l'espace d'une dizaine d'années (Vasseur 2014). Aujourd'hui, on observe sur ces terrasses anciennement cultivées, un enrichissement en essences caducifoliées dû à l'augmentation de la réserve utile en eau du sol par rapport au versant (terre beaucoup plus profonde) et parfois une dynamique forestière accélérée. La présence de vignobles relativement importants dans certains secteurs permet d'expliquer aussi la distribution de la suberaie actuelle (pour la récolte de canons de liège de qualité bouchonnable).

Les zones affectées au pâturage couvrent les superficies très majoritaires (524 051 ha) avec près de 60 % de l'occupation du sol. Difficile d'imaginer un seul type de végétation sur ce poste typologique. Il s'agit, particulièrement ici, d'utilisation du sol par des animaux. Les troupeaux à l'époque étaient conduits par des bergers et n'empiétaient ni sur les cultures, ni dans les forêts soumises au régime forestier, au risque d'encourir des peines ou des confiscations comme en attestent les procès-verbaux relatés dans les documents d'archives (Rota & Cancellieri 2001 ; Fontana 2004). La rigueur de l'interdiction de pacage par l'administration forestière était la conséquence des transactions Blondel et de la peur du feu. C'est grâce à cette fermeté que l'on a pu conserver les magnifiques massifs forestiers actuels tels que Bavella, Tartagine ou Vizzavona. L'élevage constituait une activité plus sûre et plus rentable que l'agriculture (Rota & Cancellieri 2001) et avec 273 000 habitants en 1881 répartis sur l'ensemble de l'île, les milieux naturels étaient sous la pression des animaux, avec des demandes répétées par les éleveurs de droit

de pacage en forêt. Nos maquis d'aujourd'hui sont la résultante de la fréquence et de l'intensité du feu qui parcourait la végétation.

Concernant les surfaces marécageuses (prairies et marais), quelques petites zones ont été délimitées sur la côte occidentale, comme à Calvi ou à Girolata, mais les plus nombreuses se situent au sud de Biguglia et sur la Plaine Orientale (Arena, Luiguizzetta, Aléria et Solenzara) et plus au sud (Pinarellu, Figari et Agosta). Aujourd'hui, plusieurs de ces sites recensés semblent comblés.

Parmi, les derniers éléments recensés dans l'état-major figurent les gravières. Elles n'ont certainement pas été toutes recensées, mais quelques parties de fleuves peuvent être citées comme la Gravona, le Taravo ou le Rizzanese ou de rivières comme le Fiume Reginu et la Figarella. Nous développons plus spécifiquement, dans le chapitre suivant, l'occupation du sol par les forêts en 1864-1866.

Analyse de l'évolution des forêts

Une histoire de bois

Les forêts corses ont fait l'objet d'un fort intérêt durant ces derniers siècles. Exploitées, brûlées aussi, leur histoire est intimement liée à la société agropastorale, mais également aux étrangers qui connaissaient la richesse forestière de l'île. Les hommes ont exercé des pressions qui ont transformé radicalement certaines trajectoires dynamiques.

L'époque génoise

C'est particulièrement sous la dominance génoise (1284-1729), que l'exploitation des forêts prend un essor important, et notamment à partir du XVI^e siècle jusqu'au XVIII^e siècle. Les forêts sont alors exploitées, tant par des structures publiques pour l'approvisionnement des chantiers navals et pour l'artillerie, que par des commerçants privés intéressés par la production de bois de chauffage et de planches (Rota & Cancellieri 2001). À cela s'ajoutent les pratiques agricoles et pastorales, exerçant une influence non négligeable sur la végétation par l'intermédiaire des feux et des défrichements localisés (Luccioni 2007). L'action de Gênes conduit à une tendance générale d'appauvrissement de la végétation forestière de l'île, et notamment pour les essences dites

« nobles ». Certaines forêts, pour des raisons de proximité aux ports, comme celle de Stella, ont subi une régression importante, avec pour conséquence la disparition du chêne rouvre. Les sapins blancs ont eux aussi fortement régressé durant cette période, du fait de leur utilisation pour la confection des mâts de la flotte génoise.

Période française et minimum forestier en Corse

Le début de la période française (1768) est marqué en 1827 par la mise en place du code forestier, aboutissant à une législation répressive provoquant des tensions autour de l'usage des forêts publiques, en particulier avec l'activité pastorale (Rota & Cancellieri 2001). Au début du XIX^e siècle, l'exploitation des forêts est intense, destinée à la production pour les chantiers navals de la Marine et de l'arsenal de Toulon. Elle sert également à l'approvisionnement en combustible pour d'importantes forges situées dans la Plaine orientale. Sous Napoléon I^{er}, certaines grandes forêts sont exploitées, notamment par coupes rases dans le pin laricio (Vizzavona, Tartagine), avec la construction de routes forestières (ONF 2010). Les premiers chiffres de la surface forestière en Corse sont estimés à partir de 1800. Les données exprimées dans le tableau 2 sont issues de sources diverses, une grande partie vient notamment de l'inventaire forestier national 1987-1988 (dans le texte page 263), sans références bibliographiques précises. La diversité des sources explique les nombreux et forts écarts entre ces chiffres. De plus, les différents objectifs des enquêteurs ou statisticiens apportent des résultats qui peuvent sembler aberrants, par exemple entre le recensement agricole et forestier, car l'un est comptabilisé le plus souvent comme le négatif de l'autre (CRPF 2006).

Sur l'ensemble des chiffres annoncés, la forêt estimée par l'état-major est la valeur la plus faible. Cependant, c'est aussi une valeur relativement précise issue de l'occupation du sol par la forêt mesurée par la cartographie. La valeur précédente de 300 000 ha en 1800 n'est qu'une estimation « à dire d'expert » qu'il est difficile de valider (seules la surface des forêts royales était bien connue – Cinotti 1996) : est-il possible qu'en soixante ans la surface forestière se soit réduite de moitié ? Cela pose le problème d'un développement considérable des moyens de prélèvement du bois (ou les grands incendies). De même,

Tableau 2 – Évolution de la surface forestière ou des terrains boisés au cours du temps d'après différentes sources de données.

| Date | Source | Forêt ou terrains boisés (ha) | Remarques |
|--------------|-----------------------------------|-------------------------------|----------------------------|
| 1800 environ | Rota & Cancellieri | 300 000 | Estimation |
| 1864-1866 | état-major | 153 819 | Occupation du sol |
| 1878 | Enquête | 209 177 | |
| 1904-1908 | Enquête Daubrée | 174 467 | 1 ^{er} inventaire |
| 1908 | Cadastre | 178 738 | |
| 1948 | Cadastre | 262 976 | |
| 1952 | Monographie agricole | 177 500 | |
| 1961 | Cadastre | 329 683 | |
| 1971 | Enquête utilisation du territoire | 219 618 | |
| 1974 | Enquête utilisation du territoire | 224 615 | |
| 1976-1977 | IFN | 228 350 | Production |
| 1987-1988 | IFN | 252 277 | Production |
| 2001 | Recensement général agricole | 235 076 | |
| 2003-2004 | IFN | 338 462 ± 10 500 | Production |
| 2013 | IGN | 398 000 ± 25 000 | Production |

le chiffre de l'enquête de 1878 annonçant 209 177 ha, semble surévalué au regard de la vitesse d'accroissement forestier si l'on considère que le chiffre de l'état-major est fiable. Il nous manque les résultats du Cadastre napoléonien achevé en Corse en 1889. Les chiffres qui suivent semblent assez réalistes, notamment l'enquête Daubrée (1912), qui correspond au premier inventaire forestier réalisé en France avec des données statistiques par départements. L'augmentation très importante des surfaces d'après le Cadastre de 1948 est possible puisqu'on se trouve après les deux guerres. Par contre, le chiffre annoncé dans la monographie agricole de 1952 ne tient pas compte des châtaigneraies (avec de surcroît, une difficulté particulière à apprécier les maquis boisés ; IFN 1987-1988). La valeur donnée par le Cadastre de 1961 est à l'inverse exceptionnellement forte (surévaluée ? Les données cadastrales sont normalement précises et les forêts ont tendance à être sous estimées – Cinoti 1996). Les chiffres qui suivent sont basés sur des mesures de la cartographie moderne (fin des années 1950, statistiques effectuées à partir de photographies aériennes) évalué par un organisme spécialisé (l'Inventaire forestier national) et Teruti (Agrete 2014), enquête « Utilisation du territoire » ou « enquête sur le contrôle des surfaces ». Ils montrent une cohérence entre

leur évolution jusqu'à nos jours et ce que l'on observe sur le terrain ; néanmoins la définition de la forêt prend en compte les formations de plus de 5 m de hauteur et de 10 % de recouvrement. Il n'y aura pas en Corse de politique de grands reboisements (seulement quelques plantations ponctuelles), la reconquête forestière est naturelle, surtout issue de l'abandon des terres agricoles et pastorales.

Au final, même si les données sont issues de sources très variables et n'ont pas la même fiabilité, les tendances portent à croire que la période de 1860-1870 correspond au minimum forestier de la Corse. Ce minimum serait donc plus tardif pour la Corse que pour le continent qui se situe autour de 1830-1840 (Dupouey *et al.* 2007 ; Gattus 2015). Il serait intéressant de comparer ces résultats avec des analyses dans le midi de la France (Languedoc-Roussillon, Provence-Alpes-Côte d'Azur) pour voir si c'est une généralité des forêts méditerranéennes qui ont été plus longtemps exploitées, notamment pour le charbon de bois et pour la confection des traverses de chemin de fer.

Époque contemporaine et contraintes actuelles

L'exode rural est en grande partie responsable de la reconquête des terres par la forêt à partir du début du xx^e siècle, malgré quelques grandes exploitations encore présentes jusque dans les années 1960 et un renouveau du besoin de bois après la Seconde Guerre mondiale. Les surfaces cultivées sont recolonisées par du maquis bas puis du maquis arboré dans les zones protégées des incendies. Ces formations sont cependant sujettes à une utilisation intense au cours du xx^e siècle dans les forêts non soumises pour la production de charbon de bois (Luccioni 2007). Aujourd'hui encore, les stigmates de ces exploitations (charbonnières, chemins de débardage, etc.) sont encore visibles dans de nombreux massifs. À partir des années 1970 et ce, jusque dans les années 1990, la conduite d'une nouvelle politique de production de la part de l'Office national des forêts (ONF), voit apparaître une période intense d'exploitation pour les résineux notamment, et la création de 800 km de pistes forestières afin de désenclaver et d'aménager les forêts publiques (Bourcet 1996 ; Varese 1997 ; ONF 2006, 2010). Cette exploitation reste cependant relative par rapport à la difficulté d'accès à la ressource (et donc du coût) et aussi par rapport à l'accroissement courant annuel des bois.

Les incendies constituent, aujourd'hui encore, le premier facteur de dégradation des forêts. À l'échelle des régions méditerranéennes françaises, l'île apparaît comme l'une des régions les plus touchées par les feux (PPFENI 2013-2022), bien que leur nombre et leur surface soient en baisse sur la période très récente. D'origine naturelle, humaine involontaire ou volontaire, ces feux conduisent à un rajeunissement des végétations (dynamique régressive) et empêchent le maintien des écosystèmes forestiers. Les forêts sont aujourd'hui essentiellement utilisées pour produire du bois de chauffage (et aussi de la biomasse) ou du bois d'œuvre. Ces différents aspects, ajoutés à une baisse importante des effectifs des cheptels ovins-caprins, contribuent aujourd'hui, à une progression continue des surfaces boisées dans les collines et en montagne. Pour les parties littorales et de plaine, d'autres problèmes d'extension d'agglomérations et de développement du tourisme se posent.

Les forêts depuis 1864-1866

Suivant les données de l'état-major, les forêts occupaient une superficie de 153 775 ha (tableau 3), soit un pourcentage de 17,6 % de l'occupation du sol en Corse. Si l'on compare avec les données actuelles du dernier inventaire (IGN 2013) qui donnent une valeur de « surface forestière par couverture du sol » de 507 000 ha \pm 23 000, on peut dire qu'en 150 ans, la forêt corse a été multipliée par plus de 3 (3,3) !

Ces chiffres restent quand même à prendre avec précaution car il s'agit là d'une comparaison avec la totalité des forêts prises en compte par l'IGN (2015) :

- les forêts fermées : 396 000 ha \pm 24 000 ;
- les forêts ouvertes : 112 000 ha \pm 22 000.

Si l'on ne fait la comparaison qu'avec les forêts fermées (+ de 40 % de recouvrement), ce multiplicatif tombe à 2,5.

Tableau 3 – Comparaison des surfaces forestières en Corse et taux de boisement (Source IGN ; CBNC-WWF).

| Forêt | 1866 | 2013 |
|-----------------------|----------------|----------------|
| Corse-du-Sud | 68 766 | 272 000 |
| Haute-Corse | 85 009 | 235 000 |
| Total Corse | 153 775 | 507 000 |
| Taux de boisement (%) | 17,6 | 57,9 |

Jusqu'à quelle ancienneté ?

En premier lieu, notre analyse montre que plus de la moitié des surfaces classées en « forêt » par l'état-major en 1864-1866 ont aujourd'hui conservé leur état boisé, soit 80 085 ha. Cateau *et al.* (2015) ont défini un gradient d'ancienneté en France depuis la dernière glaciation :

- (1) une ancienneté supérieure à 150 ans qui correspondrait à un état boisé continu depuis le minimum forestier. Dans notre cas, les cartes d'état-major nomment « forêt » les 80 085 ha qui correspondent donc aujourd'hui à un état boisé depuis au moins 200 ans (150 + 50 ans au moins) ;
- (2) une ancienneté supérieure à 600 ans, qui remonterait jusqu'à la fin du Moyen-Âge ou *forêts anciennes médiévales*. Il existe encore de nos jours des forêts matures dont les arbres ont plus de 600 ans (quelques formations de pins laricios ou les chênes pubescents de Guagno par exemple) ; plusieurs massifs ou partie de massifs doivent être concernés ;
- (3) une ancienneté supérieure à 2 000 ans qui correspondrait aux *forêts anciennes gallo-romaines*. Aux alentours de cette période (– 300 à 300 après JC), Arrighi (1971) estime à 300 000 habitants la population sur l'île soit quasiment le même chiffre qu'actuellement : 314 000 (Insee 2011). Par contre, la population n'était pas du tout répartie comme aujourd'hui et l'impact sur la végétation a été certainement très important. Il existe certaines forêts sises sur des sols supérieurs à 2 mètres (yeuseraies dans le moyen Taravo, chêne vert, *Quercus ilex* L.). Est-il possible que le sol, et donc l'état boisé, date au moins de cette période ? Les analyses pédoanthracologiques réalisées dans la forêt du Fango (Carcaillet *et al.* 1997), ont montré que les forêts de chênes verts (*Quercus ilex* L.) ont succédé aux forêts de pins laricios vers 1 500 BP, changements dus aux pratiques sylvo-pastorales. Les données radar « Lidar » pourraient nous donner des éléments de recherche archéologique en ce sens ;
- (4) une ancienneté supérieure à 8 000 ans, qui correspondrait à un état boisé depuis la fin de l'emprise des glaces ou *forêt ancienne millénaire*. En Corse, est-il possible qu'il en existe encore un peu ? Les analyses polliniques de Reille (1975, 1984, 1988 a, b & c, 1992 et de Leys *et al.* 2014) montrent que, par cette méthode, l'histoire de notre végétation a pu remonter jusqu'au

Tardiglaciaire (10 000 BP). Au postglaciaire, entre 10 000 BP et 8 000 BP, le pin laricio a connu son époque maximale d'extension (Reille 1984). Par la suite pendant la période Atlantique (8 000-4 700 BP), les forêts mésophiles se sont développées. Y a-t-il des stations qui ont toujours connu un état forestier ? Est-ce que le feu n'a pas touché à un moment donné cet endroit ? Peut-être que nous ne disposons pas encore des outils nécessaires pour remonter aussi loin dans le temps. Le passage du feu constitue une perturbation plus ou moins forte dans un écosystème forestier (liée à son intensité et à sa fréquence). La prise en compte de l'incendie dans « la continuité de l'état boisé dans le temps » pour définir une forêt ancienne reste encore à préciser.

Répartition et nature des forêts anciennes

Les cartes d'état-major nous apportent des informations extrêmement précieuses sur la spatialisation des forêts de l'époque, mais malheureusement pas sur la nature des essences qui les composent. Comment préciser cette question avec nos connaissances actuelles et nos outils ?

L'inventaire forestier de Daubrée (1912) apporte des réponses en partie à ce problème avec des données statistiques déclinées par département, arrondissement, canton, commune et par forêt, en donnant des informations sur les essences principales. Mais cette approche reste insuffisante : (1) la cartographie de Daubrée semble moins précise que celle de l'état-major (figure 6) ; (2) plusieurs essences sont citées par forêts – de une à trois – sans spatialisation ni importance relative.

Nous avons légèrement contourné le problème en raisonnant par étage de végétation. On sait qu'à chaque étage correspond une formation forestière dominante dite « climatophile », c'est-à-dire adaptée aux conditions édaphiques normales, aux conditions de températures et de précipitations liées au gradient d'altitude. L'étagement de la végétation peut être considéré comme stable depuis deux siècles puisqu'il dépend de la combinaison de facteurs abiotiques à travers les espèces végétales.

D'une manière générale, il ne reste plus que la moitié des surfaces qui étaient boisées en 1864-1866, qui sont toujours en état boisé aujourd'hui (tableau 4).

L'étage thermoméditerranéen garde une surface de forêt ancienne extrêmement minime de l'ordre d'une centaine d'hectares. Ces seules forêts se situent sur la côte ouest du Cap corse ainsi que près de Bonifacio, sous la forme de bosquets de chênes verts d'une surface généralement inférieure à 5 ha.

On n'en a pas fait le découpage dans ce tableau, mais l'étage mésoméditerranéen inférieur a également vu ses superficies forestières modifiées en 150 ans. La majorité des peuplements se situe en Corse-du-Sud dans la vallée de l'Ortolo, à proximité de Sartène, autour du massif de Cagna et vers Solenzara. À l'instar des forêts anciennes de l'étage inférieur, les forêts du mésoméditerranéen supérieur et du supraméditerranéen sont situées dans des zones géographiques similaires souvent en continuité. La région de la Castagniccia se dégage fortement par une couverture homogène des forêts anciennes dans sa partie centrale. Le couvert

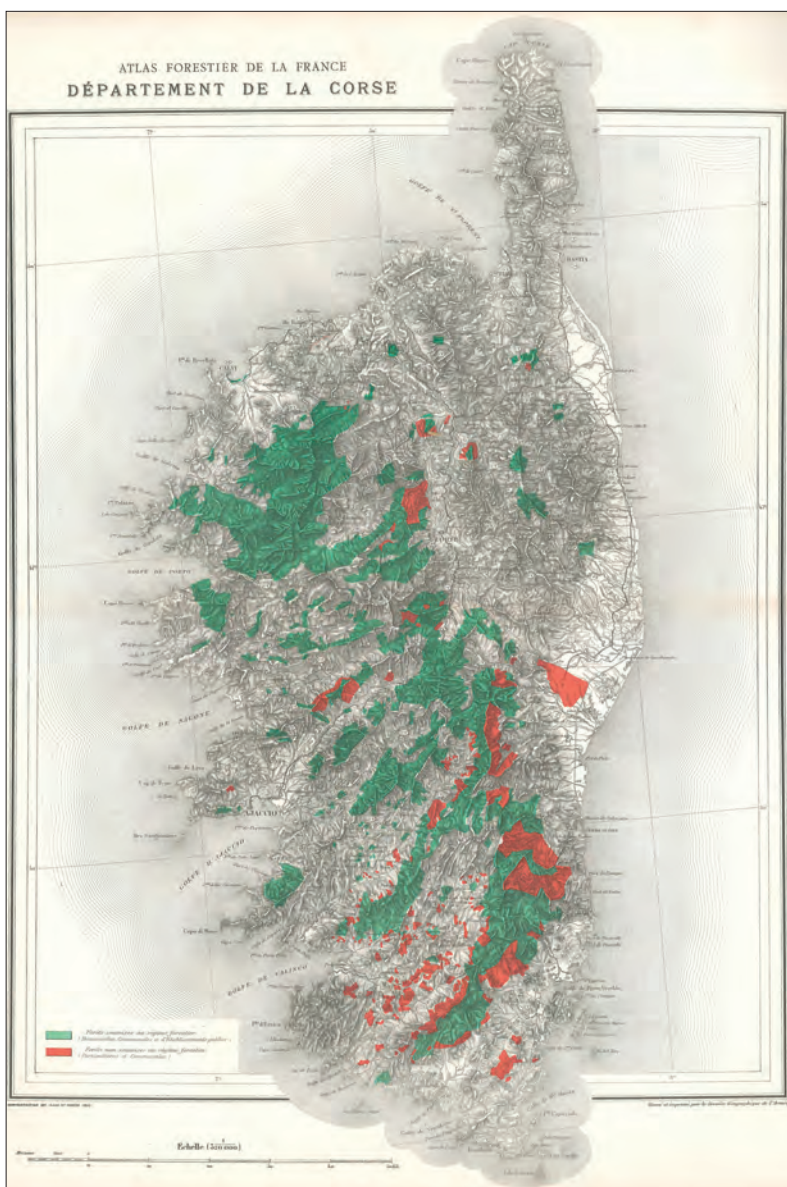


Figure 6 – Carte de Daubrée (1912) : forêts soumises (en vert) et non soumises (en rouge) au régime forestier (Source : AgroParisTech).

Tableau 4 – Superficies et taux de boisement des forêts anciennes par étage de végétation.

| Étage de végétation | Thermo-méditerranéen | Méso-méditerranéen | Supra-méditerranéen | Montagnard | Subalpin (oroméd.) | Total |
|---|----------------------|--------------------|---------------------|-------------|--------------------|----------------|
| Gradient altitudinal (m) | < 100 | 400-1 000 | 700-1 300 | 1 000-1 800 | 1 600-2 200 | |
| Surface boisée (ha) en 1866 | 756 | 73 945 | 31 725 | 45 079 | 2 842 | 154 347 |
| Surface actuelle des forêts anciennes (ha) | 104 | 35 692 | 17 195 | 26 628 | 466 | 80 085 |
| Taux de boisement actuel des forêts anciennes (%) | 0,3 | 5,8 | 17,1 | 28,9 | 1,7 | 9,2 |

forestier de cette microrégion apparaît comme étant resté relativement stable pendant 150 ans avec des châtaigneraies (châtaignier, *Castanea sativa* Mill.) qui ont été conservées, mais qui dépérissent fortement et sont recolonisées par les espèces spontanées (*Pinus pinaster* Aiton, *Quercus ilex*, *Quercus pubescens* Willd., *Ostrya carpinifolia* Scop., etc.).

Ce sont les forêts situées à l'étage montagnard qui ont conservé la plus importante part de leur couvert forestier au cours du dernier siècle. Cependant, ce chiffre peut être sous-évalué en fonction de la typologie choisie. En effet, les chiffres obtenus pour cet étage découlent en grande partie du choix typologique concernant l'exclusion des boisements lâches montagnards qui n'apparaissent pas sur la cartographie des forêts anciennes. Si l'on comptabilise ces derniers, le taux de forêts anciennes à cet étage apparaîtrait dès lors plus important. Ces forêts correspondent aux pinèdes du Tavignano, Restonica, Bavella, l'Ospedale, aux hêtraies (*Fagus sylvatica* L.) de Castagniccia, ainsi qu'aux hêtraies et pinèdes (pin laricio, *Pinus nigra* subsp. *laricio*) de Ghisoni, Incudine, Rospa-Sorba et du Niolu (figure 7).

Enfin, bien qu'ils ne couvrent qu'une surface relativement réduite, des peuplements anciens sont observés à l'étage subalpin dans sa partie inférieure. Ce sont principalement des sapinières (sapin blanc, *Abies alba* Mill.) (Gamisans, 1991) situées dans différentes localités : sur les communes de Cozzano et Palneca (Bocca di l'Usciolu) ainsi que sur le massif du Renoso.

Le tableau 5 met en évidence les principaux types de peuplements ayant conservé leur état boisé entre 1864-1866 et 2004. Ce sont majoritairement les pinèdes à laricio qui l'ont conservé ainsi que le hêtre. Ces résultats découlent directement de la place importante que prennent ces peuplements à l'étage montagnard. Les forêts anciennes sont également

constituées de peuplements de chênes verts et de pins maritimes, ce qui coïncide avec la présence de forêts anciennes dans l'étage du mésoméditerranéen. Par ailleurs, les peuplements de châtaigniers représentent une part non négligeable de la surface totale des forêts

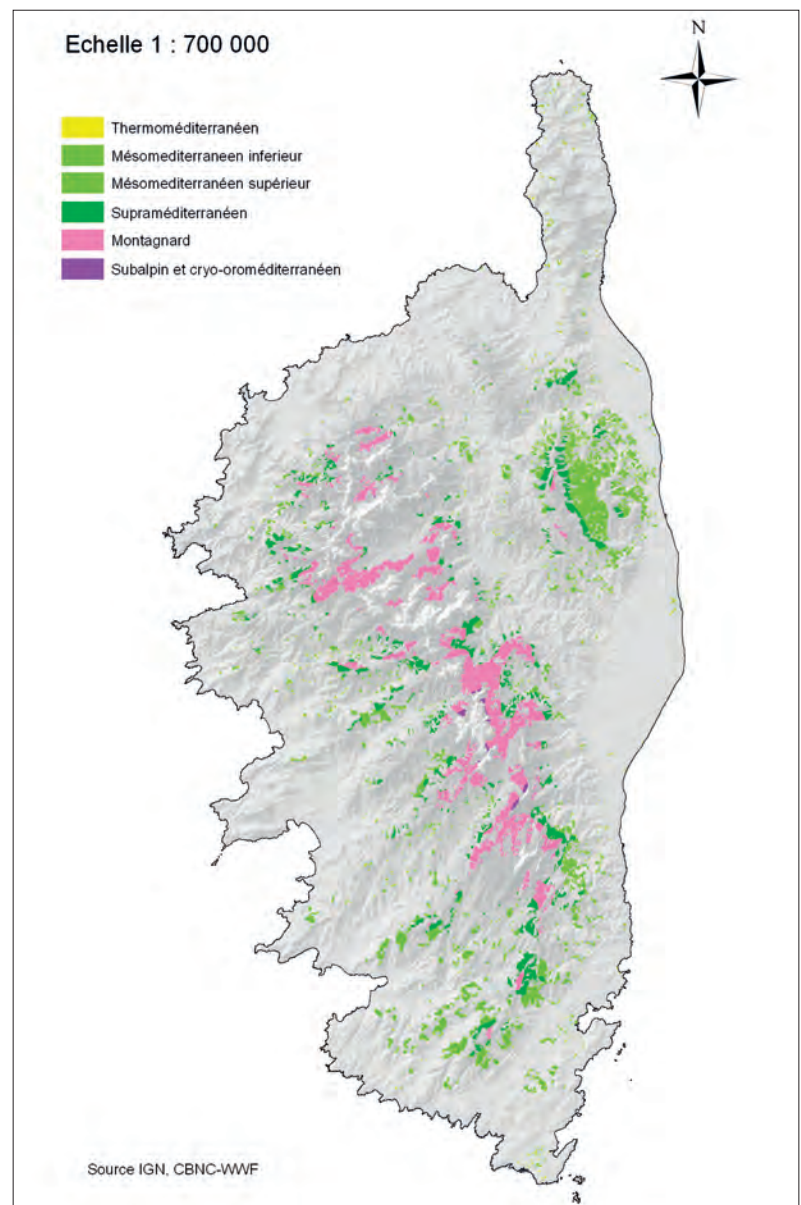


Figure 7 – Forêts présentes en 1864-1866 selon les étages de végétation.

anciennes. Le chêne-liège (*Quercus suber* L.) couvre une surface plus restreinte, de même que le sapin. Ce dernier, non répertorié dans les résultats de l'IFN, pourrait correspondre en partie à la dénomination de « conifères indifférenciés » (tableau 5).

Mais pourquoi s'occuper de l'ancienneté des forêts ? En France, certains auteurs (Dupouey *et al.* 2002 ; Augusto *et al.* 2003 ; Dupouey *et al.* 2007) ont montré qu'elle était un indicateur « de valeur patrimoniale », car elle permettait le maintien d'une flore et d'une faune particulière (Hermy *et al.* 1999 ; Naman *et al.* 2013). Les informations apportées par l'état-major nous donnent également des éléments plus ou moins directs sur la maturité des forêts. L'intérêt d'inventorier les forêts matures s'est développé assez récemment (Vallauri *et al.* 2009 ; Amandier 2013 ; Victoire 2013 ; Barthet 2014). Pour la Méditerranée, ces approches ont abouti au programme « forêts anciennes à haute valeur de conservation » (Mansourian *et al.* 2013), avec la notion de priorité de conservation. En Corse, les travaux en lien avec la flore et la végétation restent à développer.

Tableau 5 – Essences dominantes des forêts anciennes interprétées avec les données actuelles.

| | Surface (ha) | Taux relatif (%) |
|-----------------|--------------|------------------|
| Chêne-liège | 2 275 | 3 |
| Chêne vert | 13 447 | 17 |
| Feuillus indif. | 13 066 | 16 |
| Châtaignier | 4 409 | 6 |
| Hêtre | 7 817 | 10 |
| Forêt mixte | 1 954 | 2 |
| Pin maritime | 11 932 | 15 |
| Pin laricio | 18 763 | 23 |
| Conifère indif. | 6 423 | 8 |

Le paysage forestier actuel

La Corse est aujourd'hui la région de France dont le taux de boisement est le plus important (tableau 6) avec 58 % (Provence-Alpes-Côte d'Azur : 49 %). Le département de Corse-du-Sud a le taux de boisement le plus important (67 %), même si quelques départements méridionaux sont comparables (Var : 64 %, Alpes-Maritimes : 60 %, Alpes-de-Haute-Provence : 58 %, Landes : 60 %, Haute-Corse : 50 %). 80 % des forêts sont des forêts privées, pour 20 % publiques ; alors que l'on retrouve 53 % des forêts anciennes dans le domaine public (tableau 6). Ce taux reste malgré tout assez faible par rapport à d'autres localités en France (85 % à Gap-Charance par exemple, Gattus 2015). Ces résultats s'expliquent par la part très importante de forêt ancienne dans la région de Castagniccia, et dans une moindre mesure dans les régions de l'Ortolo, du Rizzanese et du Stabiacciu.

Les forêts récentes

Comme on l'a vu, le couvert forestier corse est aujourd'hui plus de trois fois plus élevé qu'il y a 150 ans. Les forêts récentes occuperaient donc environ 400 000 ha. Ce sont les régions du sud de la Corse qui sont majoritairement concernées par cette reconquête (figure 8). Ainsi, ce sont principalement les versants des vallées du Taravu, du Sartenais et du Fium'Orbu. On note également une importante part de forêt aujourd'hui dans le Cap Corse autrefois absente, témoignant de la déprise pastorale importante, même si les arbousiers de plus de 5 m sont comptabilisés par l'IGN depuis les derniers inventaires. L'étage mésoméditerranéen a été sujet à une forte recolonisation forestière. La majeure partie de ces zones a été colonisée par des espèces sclérophylles (37 % par le chêne vert, 8 % par le chêne-liège) et 23 % par des espèces caducifoliées indifférenciées (selon l'IGN, mais il s'agit principalement de chêne pubescent et de frêne à fleurs), comme c'est le cas dans le Fium'Orbu.

Tableau 6 – Quelques résultats de l'inventaire forestier pour la Corse (IGN, 2015) en comparaison avec les valeurs de forêt ancienne (pour 1 000 ha).

| | Surface forêts publiques (ha) | Surface forêts privées (ha) | Surface boisée totale (ha) | Taux de boisement (%) |
|----------------|-------------------------------|-----------------------------|----------------------------|-----------------------|
| | 1 000 | 1 000 | 1 000 | |
| Forêt actuelle | 102 ± 11 | 405 ± 21 | 507 ± 23 | 58 |
| Forêt ancienne | 43 | 37 | 80 | 9 |

La limite altitudinale haute des forêts

Il faut remarquer aussi que d'après la carte d'état-major, il existait une part non négligeable de forêts dans l'étage subalpin (et cryo-oroméditerranéen) à la fin du XIX^e siècle, de l'ordre de 2 800 hectares (tableau 4 ; figure 7). D'après Gamisans (1991), la limite des forêts se situe à la base de l'étage subalpin (1 600 mètres), avec

des peuplements de sapin (*Abies alba* Mill.), de sorbier des oiseleurs (*Sorbus aucuparia* subsp. *praemorsa* (Guss) Nyman.) et d'érable sycomore (*Acer pseudoplatanus* L.). L'hypothèse la plus probable est que les forêts étaient plus alticoles qu'actuellement (comme pour celle des Alpes et des Pyrénées, Davasse *et al.* 1996 ; Talon *et al.* 1998 ; Muller *et al.* 2006) et qu'elles ont brûlé depuis. Cette hypothèse se fonde sur le fait qu'aujourd'hui cette limite du subalpin voit le retour d'espèces forestières de ces taxons dû à la forte déprise pastorale en montagne depuis plusieurs décennies. Ces mouvements rapides de la limite sylvatique tiennent certainement plus des fluctuations de l'impact de l'homme sur le milieu (feu suivi du pâturage dans les estives) que du réchauffement climatique (Bodin *et al.* 2013). Des études pédoanthracologiques réalisées dans le Niolu (Thinon 1998), ont mis en évidence la trace dans les couches superficielles du sol de charbon de bois de pin laricio (non daté) jusqu'à 2 070 m d'altitude, ce qui pourrait apporter une première réponse à cette hypothèse. Les moyens techniques mis en œuvre lors du levé de la carte d'état-major peuvent également en être la cause (relevés par triangulation du dernier tronçonnage présent). Il apparaît sur la cartographie que certaines forêts auraient pu se situer à des altitudes très élevées (jusqu'à 2 200 m) et ce dans différentes localités. Il s'agit notamment de forêts qui auraient existées entre la vallée de la Restonica (entre le Capu a Chiostru et la Cima San Gavino – un exemple figure 9) et celle du Tavignano (Punta di Castelli). Ces zones très accidentées sont aujourd'hui constituées de parois rocheuses et de formations à aulne odorant (*Alnus alnobetula* subsp. *suaveolens*).

La recolonisation très récente d'essences post-pionnières comme le sorbier des oiseleurs et l'érable sycomore dans l'étage subalpin est liée à l'abandon des estives. Ces essences préparent probablement le retour du pin laricio (plutôt en adret) et du hêtre et du sapin (en ubac ou en zone à forte nébulosité). Cette reconquête ne sera peut-être pas possible partout, car dans bien des versants, les sols ont quasiment disparu. Au niveau de l'ensemble de l'île, la reconquête forestière est assez impressionnante, si en 150 ans, la surface forestière a été multipliée par trois, les dernières données d'inventaire (IFN 1976-1977 ; IFN 1987-1988 ; IFN 2003-2004 ; IGN 2013) font état d'un développement forestier exponentiel qui n'est pas dû, comme sur une grande partie du continent, aux effets des grands reboisements de

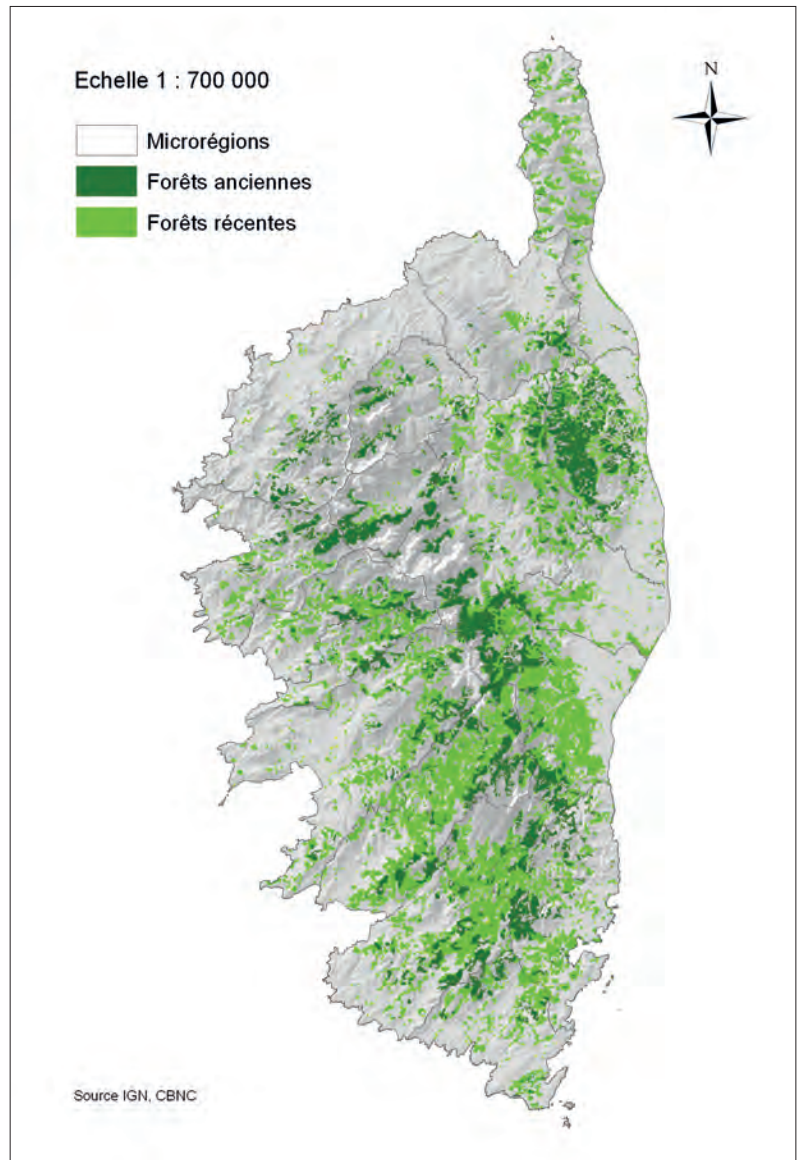


Figure 8 – Forêts anciennes et récentes dans le couvert forestier actuel (d'après l'état-major ; IFN 2003-2004 – forêts fermées).

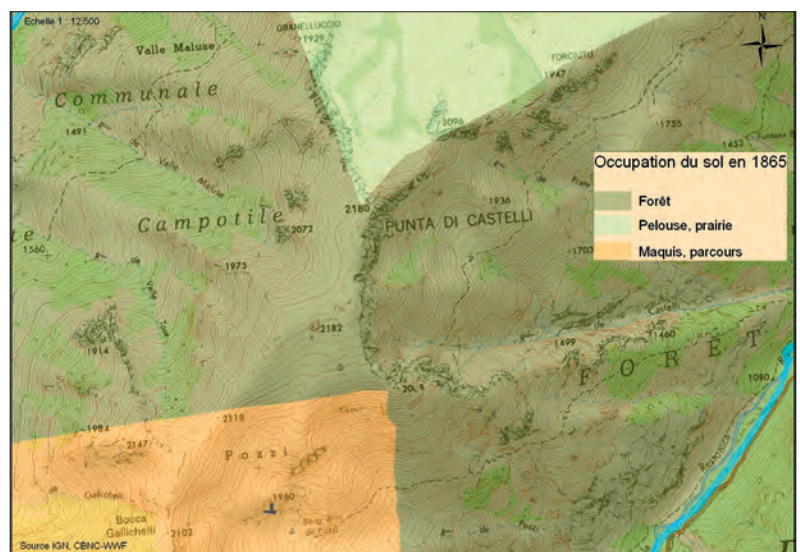


Figure 9 – Un exemple de la limite forestière alticole en 1865 entre les vallées de la Restonica et du Tavignano (Centre Corse).

dernière moitié du xx^e siècle (Pignard 2000). Avec 25 000 ha d'accroissement en surface tous les 10 ans, à la fin du siècle, nous serions à plus de 80 % de taux de boisement, sans parler de l'accroissement en volume des forêts.

Conclusion

Les cartes d'état-major nous apportent des informations précises de l'occupation du sol il y a 150 ans d'un territoire très ouvert avec près de 60 % de surfaces pacagées et 20 % cultivées. La moitié environ des forêts de l'époque a gardé un état boisé et nous les considérons donc comme des forêts dites « anciennes » (environ 80 000 ha aujourd'hui).

Leur analyse a montré une très forte réduction des parties littorales (étages thermoméditerranéen et mésoméditerranéen inférieur) et subalpines. Les parties plus centrales et hautes (étages mésoméditerranéen supérieur, supra-méditerranéen et montagnard) ont conservé le plus longtemps cet état boisé avec comme essences, le pin laricio, le chêne vert et le chêne pubescent.

Le minimum forestier pour la Corse se situerait un peu plus tardivement que sur le continent (1860-1870 au lieu de 1830-1840) et la limite altitudinale haute devait être probablement de 300-400 m au-dessus de celle d'aujourd'hui.

Remerciements

Nous tenons à remercier Magali Rossi (WWF), Carole Piazza, Stéphane Carles et Joseph Salvini (OEC) pour leur aide logistique, Guilhan Paradis pour sa relecture du manuscrit, Bénédicte Maisonneuve et Loïc Commagnac (IGN) pour la fourniture de données, Audrey Coreau pour la fourniture de la photographie de Venaco et Frédéric Médail (IMBE) pour ses encouragements à publier ce travail.

Le travail de numérisation et de géoréférencement de la carte d'état-major a été financé par le Conservatoire botanique national de la Corse (service de l'Office de l'environnement de la Corse) en coopération avec le WWF France dans le cadre du programme forêts anciennes à haute valeur de conservation du bassin méditerranéen (2010-2013). La version SIG au format .shp est mise à la disposition de tous sur le site <http://cbnc.oec.fr>.

Bibliographie

- Agreste, 2015. *L'utilisation du territoire en 2014. Teruti-Lucas*. Agreste, Ministère de l'Agriculture et de l'Alimentation, Paris, coll. « Chiffres et données », Série « Agriculture », n° 229, mars 2015 (<http://agreste.agriculture.gouv.fr/IMG/pdf/cd229bssef.pdf>).
- Amandier L., 2013. *Étude floristique et structurale de quelques forêts matures de Provence-Alpes-Côte d'Azur. Comparaison avec des forêts « ordinaires »*. CRPF-PACA, Marseille, 109 p.
- Arrighi P., (ed.) 1971. *Histoire de la Corse*. Privat, Toulouse, 454 p.
- Augusto L., Dupouey J.L. & Ranger J., 2003. Effects of trees species on understory vegetation and environmental conditions in temperate forests. *Ann. Sci. For.* 60: 823-831.
- Barthet T., 2014. *Recensement et caractérisation des forêts matures de Corse*. Mémoire de master de l'université de Bretagne-Occidentale, CBNC-OEC, Corte, 46 p. + annexes.
- Bodin J, Badeau V., Bruno E., Cluzeau C., Moisselin J.M., Walther G.R. & J.L. Dupouey, 2013. Shifts of forest species along an elevational gradient in Southeast France: climate change or stand maturation? *J. Veg. Sci.* 20: 269-283.
- Bourcet J., 1996. Aperçu sur deux siècles d'histoire forestière en Corse. *Rev. For. Fr.* 6: 563-580.
- Carcaillet C., Barakat H., Panaïotis C. & Loisel R., 1997. Fire and late-Holocene expansion of *Quercus ilex* and *Pinus pinaster* on Corsica. *J. Veg. Sci.* 8: 85-94.
- Cateau E., Larrieu L., Vallauri D., Savoie J.M., Touroult J. & Brustel H., 2015. Ancienneté et maturité : deux qualités complémentaires d'un écosystème forestier. *CR Biologies* 338: 58-73.
- Cervoni F., 1989. *Image de la Corse. 120 cartes de la Corse des origines à 1831*. Fondation de Corse, La Marge, Goussainville, 261 p.
- CTC – Collectivité territoriale de Corse, 2013. *Le livre blanc des assises du littoral*. Agence d'aménagement durable de planification et d'urbanisme de la Corse, Ajaccio, 176 p.
- CTC – Collectivité territoriale de Corse, 2013. *Le Plan de protection des forêts et des espaces naturels contre les incendies. Cahier II. Documents techniques et graphiques. 2013/2022*. CTC, Ajaccio, 106 p.
- CRPF – Centre régional de la propriété forestière, 2006. *Schéma régional de gestion sylvicole de Corse*. CRFP de Corse, Sarrola Carcopina, 98 p.
- Cinotti B., 1996. Évolution des surfaces boisées en France : proposition de reconstitution depuis le début du XIX^e siècle. *Rev. For. Fr.* XLVIII, 6: 547-562.
- Daubrée L., 1912. *Statistique et atlas des forêts de France*, t. I., *Ain-Lozère*, Imprimerie nationale, Paris, 387 p.
- Davasse B., Galop D., Rendu C., 1996. Paysages du Néolithique à nos jours dans les Pyrénées de l'est d'après l'écologie historique et l'archéologie pastorale. In: Burnouf J., Bravard J.-P., Chouquer G. (eds.), *La dynamique des paysages protohistoriques, antiques, médiévaux et modernes*. Actes des XVII^e rencontres internationales d'archéologie et d'histoire d'Antibes, Sophia-Antipolis 19-21 octobre 1996: 577-599.
- Dupouey J.L., Bachacou J., Cosserat R., Aberdam S., Vallauri D., Chappart G. & Corvisier de Villèle M.A., 2007. Vers la réalisation d'une carte

- géoréférencée des forêts anciennes de France. *Le Monde des Cartes* 191: 85-98.
- Dupouey J.L., Sciama D., Dambrine E. & Rameau J.C., 2002. La végétation des forêts anciennes. *Rev. For. Fr.* 54: 521-532.
- FAO, 2012. *FRA 2015. Termes et définitions*. FAO, Rome, 37 p. (<http://www.fao.org/docrep/017/ap862f/ap862f00.pdf>).
- Favre C., Granier E., Cosserat-Mangeot R., Bachacou J. & Dupouey J.L., 2012. *Digitalisation des cartes anciennes. Manuel pour la vectorisation de l'usage des sols et le géoréférencement des minutes 1/40 000 de la carte d'état-major*. Version 11.2, Inra, 41 p.
- Fontana J.P., 2004. Histoire de l'utilisation et de l'exploitation des forêts dans le bassin du Fangu. *Bull. Soc. Sc. Hist. et Nat. de la Corse*, 708-709: 87-178.
- Gamisans J., 1991. La végétation de la Corse. In: Jeanmonod, D., Burdet H.-M. (eds.), *Compléments au Prodrome de la flore de Corse. Annexe n°2*. Conservatoire et jardin botanique de la ville de Genève, Genève, 391 p.
- Gattus J.-C., 2015. *Inventaire et cartographie des forêts anciennes. Site Natura 2000 FR 9301511 « Dévoluy-Durbon-Charance-Champsaur »*. ONF, Aix-en-Provence, CNPF, Marseille, 53 p.
- Grel A., Heintz W. & Larrieu L., 2012. *Liste des thèmes reconnus sur les minutes de l'état-major en France au 11/2012*. Programme forêts anciennes, WWF, Dynafor, Inra, 12 p.
- Hermey M., Honnay O., Firbank L., Grashof-Bokdam C. & Lawesson J.E., 1999. An ecological comparison between ancient and other forest plant species of Europe, and the implication for forest conservation. *Biol. Conserv.*, 91 : 9-22.
- Institut national de la statistique et des études économiques, 2011. *Population par sexe et âge regroupé*. Document téléchargeable sur <https://www.insee.fr/fr/statistiques/zones/2046038?debut=0&q=Population+par+sexe+et+%C3%A2ge+regroup%C3%A9.&sommaire=2133030>.
- Institut géographique national, 2013. *Résultats d'inventaire forestier. Résultats standards (campagnes 2009 à 2013). Tome administratif : Corse*. 110 p. Document téléchargeable sur http://inventaire-forestier.ign.fr/spip/IMG/pdf/RES-RA-2013/RS_0913_RA_94.pdf.
- Inventaire forestier national, 1976-1977. *Départements de la Haute-Corse et de la Corse-du-Sud. Résultats de l'inventaire forestier*. Minist. de l'Agric. et Dévelop. Rural, IFN, Paris, 177 p.
- Inventaire forestier national, 1987-1988. *Départements de la Haute-Corse et de la Corse-du-Sud. Résultats du deuxième inventaire forestier*. Minist. de l'Agric. et Dévelop. Rural, IFN, Paris, 282 p.
- Inventaire forestier national, 2002-03. *Départements de la Haute-Corse et de la Corse-du-Sud. Résultats du troisième inventaire forestier*. Minist. de l'Agric. et Dévelop. Rural, IFN, Paris, 359 p.
- Inventaire forestier national, 2010. *La forêt française. Les résultats issus des campagnes d'inventaire 2005 à 2009. Les résultats pour la région Corse*. IFN, Château des Barres, 21 p.
- Leys B., Finsinger W. & Carcaillet C., 2014. Historical range of fire frequency is not Achilles' heel of the Corsican black pine ecosystem. *J. Ecol.* 102: 381-395.
- Luccioni P.J., 2007. *Tempi fà : arts et traditions populaires de Corse*. Albania (éd.), Ajaccio, 643 p.
- Mansourian S., Rossi M. & Vallauri D., 2013. *Ancient forests in the northern Mediterranean: Neglected high conservation value areas*. WWF France, Marseille, 80 p.
- Muller S., Nakagawa T., de Beaulieu J.-L., Court-Picon M., Fauquette S. & Genries A., 2006. Paléostructures de végétation à la limite supérieure des forêts dans les Alpes françaises internes. *C. R. Biologies* 329: 502-511.
- Musée de la Corse, 1997. *Mesure de l'île. Le plan terrier de la Corse 1770-1795*. Musée de la Corse/Collectivité territoriale de Corse, Corte/Ajaccio, 295 p.
- Naman S., Amandier L., Beaudesson P. & Laporte M., 2013. *Les plantes et l'ancienneté de l'état boisé*. Centre national de la propriété forestière, Paris, 31 p.
- Office national des forêts, 2006. *Contribution à la conduite des peuplements de pin laricio et habitats associés*, t. 1, *Patrimoine et Richesses*. ONF Corte, 249 p.
- Office national des forêts, 2010. *Schéma régional d'aménagement des forêts corses*. ONF, Corte, 315 p.
- Pignard G., 2000. Évolution récente des forêts françaises : surface, volume sur pied, productivité. *Rev. For. Fr.* LII NS: 27-36.
- Reille M., 1975. *Contribution pollenanalytique à l'histoire de la végétation tardiglaciaire et holocène de la montagne corse*. Thèse de doctorat, université Aix-Marseille III, 206 p.
- Reille M., 1984. Origine de la végétation actuelle de la Corse sud-orientale ; analyse pollinique de cinq marais côtiers. *Pollen et spores* 26(1): 43-60.
- Reille M., 1988a. Recherches pollenanalytiques sur le littoral occidental de Corse, région de Galéria : la place naturelle d'*Erica arborea* et de *Quercus ilex*. *Trav. Sci. Parc Nat. Régio. Rés. Nat. Corse* 18: 53-75.
- Reille M., 1988b. Recherches pollenanalytiques dans le Cap Corse : analyse pollinique du marais de Baccaggio. *Trav. Sci. Parc Nat. Régio. Rés. Nat. Corse* 18: 77-92.
- Reille M., 1988c. Analyse pollinique des premières carottes sous lacustres de lacs de haute altitude en Corse. *C.R. Acad. Sci. Paris* 306 (3): 617-620.
- Reille M., 1992. New pollen-analytical resarches in Corsica : the problem of *Quercus ilex* L. and *Erica arborea* L., the origin of *Pinus halepensis* Miller forests. *New Phytol.* 122: 359-378.
- Rota M.P. & Cancellieri J.A., 2001. *De la nature à l'histoire. Les forêts de la Corse*. A. Piazzola, Genova, 159 p.
- Salvaudon A., Hamel A., Grel A., Rossi M. & Vallauri D., 2013. *Notice de la carte des forêts anciennes du Parc naturel régional du Luberon (1/40 000), avec référence aux autres usages du sol*. PNRL/WWF, Marseille, 18 p.
- Talon B., Carcaillet C. & Thimon M., 1998. Études pédoanthracologiques des variations de la limite supérieure des arbres au cours de l'Holocène dans les Alpes françaises. *Géogr. Phys. Quatern.* 52(2): 195-208.
- Thimon, M., 1998. *Étude de l'aire potentielle du pin laricio en Corse. Approche pédoanthracologique. Programme Life de la CEE « Conservation des habitats naturels et des espèces végétales d'intérêt communautaire prioritaire de la Corse »*. IME, OEC, DIREN, Ajaccio, 38 p.
- Vallauri, D., Lorber, D., Peters, P. & Pimenta, R., 2009. *Contribution à l'analyse des forêts anciennes de Méditerranée. 2. Critères et indicateurs d'empreinte humaine*. WWF, Marseille, 62 p. + annexes.
- Varese P., 1997. *Les forêts de Pin laricio : éléments pour une gestion durable*, Office de l'environnement de la Corse, Corte, 85 p.

Vasseur J., 2014. *Inventaire de la flore spontanée et des végétations des vignobles de Corse*. Mémoire de master, sous la direction de Julie Reymann, université de Bretagne-Occidentale, CBNC-OEC, Corte, 35 p. + annexes.

Victoire C., 2013. *Évaluation et typologie des vieilles forêts dans les Pyrénées centrales. Phase 2 du projet « les vieilles forêts pyrénéennes de Midi-Pyrénées »*. Mémoire, Institut des sciences et industries du vivant et de l'environnement, Toulouse, 90 p.

Tableau 7 – Nomenclature de Grel *et al.* (2012) appliquée à la carte de Corse.

| Code Inra | Nature | Nombre de polygones | Surface (ha) |
|--------------|---|---------------------|----------------|
| 1 | Forêt | 2 695 | 147 432 |
| 2 | Vigne | 1 683 | 7 237 |
| 3 | Prairie | 252 | 3 588 |
| 4 | Étang, lac | 238 | 3 758 |
| 7 | Village | 18 375 | 2 237 |
| 9 | Prairie marécageuse | 17 | 152 |
| 11 | En plaine, culture En montagne, alpages ou rochers | 2 601 | 173 826 |
| 13 | Pâquis | 1 428 | 524 051 |
| 15 | Gravière | 13 | 24 |
| 16 | Gravière ? | 29 | 54 |
| 20 | Zone forestière marécageuse | 2 | 7 |
| 21 | Culture + chaume ou chaume seule | 1 | 2 |
| 27 | Pelouse, prairie pâturée ? | 2 | 438 |
| 28 | Rochers, falaises, éboulis | 4 | 112 |
| 31 | Rochers, falaises, éboulis | 2 | 40 |
| 32 | Rivière | 86 | 4 601 |
| 38 | Marais | 58 | 329 |
| 43 | Dune | 5 | 233 |
| 48 | Pâquis, pâture marécageuse | 2 | 48 |
| 49 | Culture marécageuse | 1 | 11 |
| 51 | Plage | 7 | 90 |
| 52 | Plage | 51 | 633 |
| 55 | Gravière | 1 | 27 |
| 56 | Gravière pâturée | 14 | 44 |
| 57 | Forêt pâturée | 29 | 6 380 |
| Total | | 27 596 | 875 355 |

Tableau 8 – Étiquetage issu du regroupement de la nomenclature (effectué par les auteurs).

| Code Inra | Nature | Nombre de polygones | Surface (ha) |
|-------------------|-----------------------------|---------------------|----------------|
| 1 ; 20 ; 57 | Forêt | 2 726 | 153 819 |
| 2 | Vigne | 1 683 | 7 237 |
| 3 ; 27 | Pelouse et prairie | 254 | 4 026 |
| 4 | Étang, lac | 238 | 3 758 |
| 7 | Village, hameau, habitation | 18 375 | 2 237 |
| 9 ; 48 ; 49 | Prairie marécageuse | 20 | 211 |
| 11 ; 21 | Culture ou alpage | 2 602 | 173 828 |
| 13 | Maquis, parcours | 1 428 | 524 051 |
| 15 ; 16 ; 55 ; 56 | Gravière | 56 | 122 |
| 28 ; 31 | Rochers et parois rocheuses | 6 | 152 |
| 32 | Rivière | 86 | 4 601 |
| 38 | Marais | 59 | 356 |
| 43 ; 51 ; 52 | Dune et plage | 63 | 956 |
| Total | | 27 596 | 875 355 |

Annexe

Regroupement et simplification de la nomenclature cartographique

Nous avons choisi d'expliquer quelques modifications que nous avons effectuées dans la table attributaire à partir du fichier que nous avons reçu de l'Inra (tableau 7).

Forêt : forêts, zones forestières marécageuses, forêts pâturées. Les deux zones forestières marécageuses correspondent certainement à des aulnaies marécageuses de l'étang de Biguglia (7 ha) ; les autres cartographes n'ont pas fait ce genre de distinction. Il en est de même pour les forêts pâturées (6 380 ha), thème décrit uniquement dans l'Ortolo, le Sartenais et le bas Taravo donc dans la partie sud-ouest de la Corse. Quand on connaît le pâturage très important qu'il existe dans la moitié nord de la Corse, on ne peut attribuer cette distinction qu'à une appréciation relative du pâturage en forêt.

Vigne : ce poste nomenclatural n'a pas été modifié.

Prairie : prairies, pelouses et prairies pâturées. Nous avons rapproché les deux formations (27) à « pelouses et prairies pâturées » aux « prairies » (3) qui correspondent à des situations localisées dans la vallée du Tavignano (plateau d'Alzu et bergeries de la Borba). Ces pelouses de montagne en estive ne sont pas rares dans l'ensemble de la Corse.

Prairies, pâquis et pâtures marécageuses : nous avons rapproché toutes les formations marécageuses. Les trois polygones « pâquis et pâtures marécageuses » et « cultures marécageuses » sont tous localisés à l'embouchure du Tavignano.

Culture ou alpage : culture en plaine, en montagne, alpage ou rochers. Nous avons rapproché l'unique polygone (21) « Culture + chaume, ou chaume seule ? » du reste des autres cultures (11).

Dunes et plages

Rivières, étangs, lacs

Graviers : gravières, gravières pâturées, gravières (?).

Pâquis : pâquis, pâtures marécageuses, pelouses et prairies pâturées.

Village

Autres : Éboulis rocheux, marais.

Dans un deuxième temps, nous avons étiqueté les thèmes cartographiques en appliquant des regroupements de la nomenclature de Favre *et al.* (2012) pour simplifier la discussion (tableau 8). Ce regroupement dans la table attributaire ne se voit qu'au niveau des étiquettes, les codes originels y figurent toujours.

Conservation status of the vegetation of Sacred Natural Sites in north-western Morocco

État de conservation de la végétation des sites naturels sacrés au nord-ouest du Maroc

Holger JÄCKLE

University of Freiburg, Department of Geobotany
Faculty of Biology, Schänzlestraße 1, D-79104 Freiburg, Germany
E-mail: holger.jaeckle@biologie.uni-freiburg.de

Received: 1 July, 2017; First decision: 11 July, 2017; Revised: 17 July, 2017;
Second decision: 30 July, 2017; Revised: 15 Aug., 2017; Accepted: 10 Sept., 2017

Abstract

Sacred Natural Sites (SNS) are known to be refuges for near-natural forests in otherwise degraded landscapes. To evaluate the conservation status of the SNS in north-western Morocco, the study area comprising approximately 7.300km² was subdivided into four ecoregions. In each ecoregion, two landscape sections with 36km² each were selected. Within these landscape sections the vegetation of 86 SNS was mapped based on habitat types defined by the vertical structure of the vegetation, the composition of growth forms and the dominant species. The naturalness of the habitat types was then classified and the overall naturalness of the vegetation of the SNS assessed. In most cases, SNS carry vegetation mosaics with a wide range of naturalness. Near-natural vegetation and semi-natural vegetation covers less than 50% of the surface of the SNS mapped, near-natural forests are restricted to certain ecoregions. In total, greater conservation effort is necessary to ensure the conservation of the near-natural vegetation on SNS in north-western Morocco.

Keywords: Marabut, Tangier peninsula, habitat type, vegetation mosaic, Mediterranean forest, naturalness.

Résumé

Les sites naturels sacrés (en Anglais : SNS) constituent des refuges pour une végétation bien conservée au sein de paysages dégradés. Pour estimer l'état de conservation des SNS au Nord-Ouest du Maroc, la zone d'étude d'environ 7 300 km² a été sous-divisée en quatre écorégions. Dans chaque écorégion, deux périmètres de 36 km² chacun ont été sélectionnés. À l'intérieur de ces périmètres, la végétation de 86 SNS a été cartographiée. Cette cartographie est basée sur des habitats définis par la structure verticale de la végétation, la combinaison des types biologiques et des espèces dominantes. Ensuite, la naturalité de la végétation a été évaluée et a permis de classer ces SNS. Dans la plupart des SNS, la végétation est une mosaïque exprimant de grandes différences de naturalité. La végétation proche du climax et les types de végétation semi-naturelle couvrent moins de 50 % de la surface des SNS étudiés. Les forêts quasi naturelles restent restreintes à des régions particulières. En général, un plus grand effort de protection est nécessaire pour assurer la conservation à long terme des forêts intactes au nord-ouest du Maroc.

Mots clés : marabout, péninsule tingitane, biotope, mosaïque, forêt méditerranéenne, naturalité.

Introduction

Sacred Natural Sites (SNS) are defined as “areas of land or water having special spiritual significance to peoples and communities” (Wild & McLeod 2008). Due to the spiritual meaning of these localities, the vegetation of SNS is often protected so that in addition to their spiritual significance, SNS generally also have high ecological value (Bhagwat & Rutte 2006). Small forest patches in intensely managed landscapes can be particularly important in providing ecosystem services, such as pollination, water regulation or erosion control (Decocq *et al.* 2016). These services are becoming increasingly important as landuse pressure rises in the surroundings of SNS. In degraded landscapes, SNS can also serve as refuges for many plant or animal species (Dudley *et al.* 2009; Wild & McLeod 2008).

In Morocco, the landscape is affected by a general trend of degradation (Barbero *et al.* 1990; Benabid 1995; Chabbi 1994; Moore *et al.* 1998; Rejdali 2005); well-preserved forests are rare (Benabid 1984; Benabid 1995; Quézel & Barbero 1990). However, in a broad scale analysis which compared forest inside and outside of SNS, Frosch & Deil (2011) found the forest vegetation inside the SNS was in better condition.

Deil *et al.* (2009), as well as Frosch *et al.* (2016), described severe disturbances (e.g. fire, logging, pollarding, grazing, cork harvesting, impact by pilgrimages and burial activities) from SNS in northern Morocco, resulting in vegetation mosaics with notable areas of non-forest vegetation. These results show that SNS do not automatically contain primeval (old-growth) forest simply because of their sacredness. Rather, the condition of the vegetation of SNS varies over a wide range. Thus, further information on the spatial extent of the forests respectively secondary vegetation and on the degree of degradation is needed. Otherwise, the conservation status of the vegetation of the SNS remains unclear. The aim of this study is to provide a detailed evaluation of the conservation status of the vegetation of SNS in north-western Morocco. As a measure of the conservation status, the naturalness of the vegetation according to Ellenberg (1963) is used. It is expected that vegetation will have a wide range of naturalness, resulting in diverse vegetation mosaics on the SNS. Varying landuse intensities in the

different landscapes probably lead to differing naturalness of the vegetation of the SNS.

The following questions are addressed:

- Which habitat types occur on SNS and how natural are they?
- How natural is the overall plant cover on SNS and are SNS with quasi-natural vegetation restricted to specific ecoregions?
- Are SNS homogeneous concerning naturalness or are they vegetation mosaics?

To answer these questions the naturalness of the different vegetation types present on SNS and their extent are identified and the naturalness of the vegetation on SNS is described on patch and landscape scale. On this basis the conservation value and the level of endangerment of the SNS vegetation as well as needs for conservation actions are discussed.

Methods

Study area, landscape sections and selection of SNS

The study was conducted on the Tangier Peninsula in north-western Morocco. It stretches from the Atlantic coast in the West to the foot of the calcareous chain of the Western Rif Mountains (figure 1). The sacred sites (burial places of muslim saints and muslim cemeteries) were sampled within eight landscape sections of 36km² each. These landscape sections were chosen applying a pre-stratified random sampling procedure. For this, the study area was subdivided into four homogeneous strata (ecoregions) concerning geology (generalized from Suter (1980)) and climate (Benabid 1984). Two corresponding landscape sections per ecoregion were chosen randomly (D and E were originally selected as belonging to different ecoregions, however, the field survey showed that they are very similar concerning underlying substrate and climate and thus they were finally treated as corresponding landscape sections). Within seven landscape sections, all sacred sites occurring there were analyzed; in section D, an area of unusual high density of sacred sites, only 50% of the present sacred sites were studied after a random selection. For more detailed information about the selection of the study sites, see Deil *et al.* (2009). The study area and the locations of the landscape sections are shown in figure 1, characteristics of the landscape sections are given in table 1.

The potential natural vegetation in the study area is forest (Emberger 1939; Benabid 1984), except for exceptional site conditions, such as rock outcrops or temporary ponds. However, Jäckle *et al.* (2013) showed that SNS are rare on places with such extreme edaphic conditions. Thus, on basic soils at lower altitudes *Olea europaea*-forests are regarded as natural vegetation (landscape section B1 and B2). *Quercus suber*-forests are the climax on sandstone and siliceous sands (A1, A2, C1, C2). On more humid site conditions in these *Quercus suber*-forests, *Quercus canariensis* can be co-dominant. On marls, *Quercus rotundifolia* would be the dominant tree species at higher altitudes (Valdés *et al.* 2002).

Data collection

One hundred and five (105) sacred sites were visited (Appendix 1). Of these, 86 were large enough to preserve vegetation around the Marabout building and thus are SNS. On these SNS vegetation patches (homogeneous concerning vertical structure and dominant species) of at least 100m² were mapped. Afterwards, each mapped patch was described estimating the cover of growth forms and noting the dominant species per height class. The description of these patches followed the phytocoenological record of Küchler (1966, 1988). Cover of growth forms was estimated in seven categories given in table 2, seven height classes given in table 3.

The following growth forms were used to classify vegetation: trees (*Quercus sp.*, *Olea europaea*, *Phillyrea latifolia*, *P. angustifolia*, *Fraxinus angustifolia*, *Arbutus unedo*), evergreen shrubs, deciduous shrubs, needle-leaved shrubs, palms, perennial herbs, perennial graminoids, therophytic herbs, therophytic graminoids, lianas, planted or subsponaneous non-native trees or shrubs (*Opuntia sp.*, *Myoporum sp.*, *Eucalyptus sp.*).

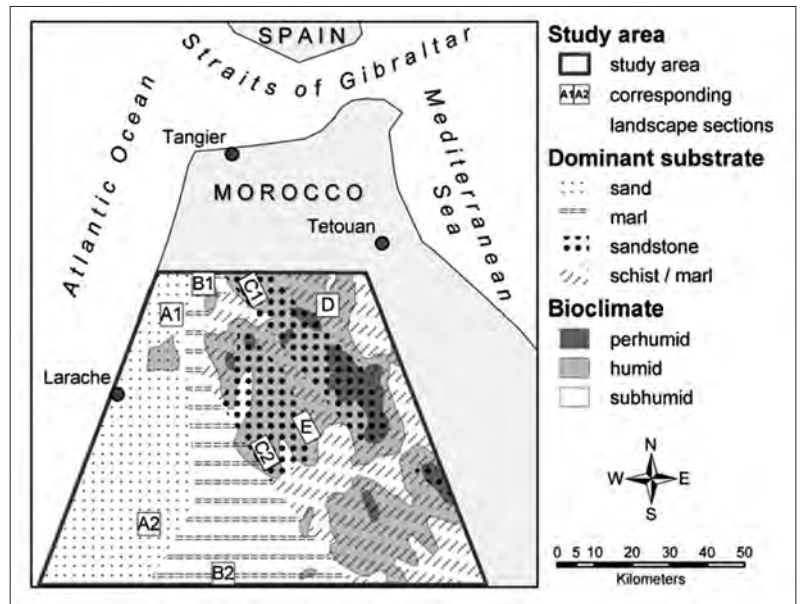


Figure 1 – Study area: delimitation, bedrock strata, climatic differentiation and location of the selected landscape sections.

Table 1 – Characteristics of the ecoregions and landscape sections.

| Ecoregion/ Dominant substrate | Landscape section | Altitude (m) | Dominant landuse | No of sacred sites visited | No of SNS mapped |
|--|----------------------|-----------------|--|-------------------------------------|------------------------|
| Subhumid coastal plain/ sand | A1 | 40 – 200 | Cropland and shrubland; emphasis on cropland | 16 | 13 |
| | A2 | 40 – 200 | Cropland and evergreen forest; forests mainly <i>Eucalyptus</i> -plantations, few <i>Quercus suber</i> - forests | 4 | 4 |
| Subhumid marly hills/ marl | B1 | 10 – 185 | Arable land; partly with scattered shrubs and fruit-tree plantations | 14 | 9 |
| | B2 | 90 – 350 | | 13 | 9 |
| Humid mountain chain/ sandstone | C1 | 120 – 920 | <i>Quercus suber</i> -forests, maquis and pastures | 11 | 10 |
| | C2 | 140 – 790 | | 10 | 8 |
| Humid hills/ schist, marl | D | 150 – 860 | Shrubland and pastures; few <i>Quercus suber</i> - forests, cropland or fruit- tree plantations | 12 (of 24) | 11 |
| | E | 160 – 780 | | 25 | 22 |

Table 2 – Cover categories.

| Cover categories | Definitions |
|------------------|-------------|
| a | 0 – 1% |
| b | > 1 – 5% |
| r1 | > 5 – 10% |
| r2 | > 10 – 25% |
| p | > 25 – 50% |
| i | > 50 – 75% |
| c | > 75 – 100% |

Table 3 – Height classes.

| Layers | Height classes | Definitions |
|-------------|----------------|--------------|
| Tree layer | T1 | > 15m |
| | T2 | > 10 – 15m |
| | T3 | > 5 – 10m |
| Shrub layer | S1 | > 2.5 – 5m |
| | S2 | > 0.5 – 2.5m |
| Herb layer | H1 | > 0.1 – 0.5m |
| | H2 | 0 – 0.1m |

Using the phytocoenological record, the same tree species for example can occur in the three distinguished tree layers, as well as in the two shrub or herb layers. Tree species occurring in the herb layer can either represent generative regeneration when seedlings or saplings or a degradation stage when resprouts after extreme browsing, grazing, cleaning or fire. Tree species occurring in the shrub layer can be an indicator for degradation through coppicing, for example, or mark progressive succession. In total 355 vegetation patches were mapped and described.

Classification of habitat types

From these mapped vegetation patches habitat types were derived in four steps as shown in figure 2.

In the first step, **physiognomic types** were classified numerically for each layer (tree-, shrub- and herb-layer). Therefore, for each layer a similarity metric developed by De Cáceres *et al.* (2013) was calculated based on the growth form composition of the corresponding height classes. Based on these similarity tables, the physiognomic types

were developed for each layer using PAM (Kaufman & Rousseuw 1990). Some patches with an unsatisfying numerical classification were regrouped manually. For the statistical analyses, the statistical environment R (R Core Team 2014) was used.

In the second step, the dominating species or species combinations were added to these physiognomic types. The combination of physiognomic type and dominating species are called **layer-subtype**.

In the third step, layer-subtypes were grouped to **layertypes**. In the tree and shrub layer, the layertypes mainly indicate similar levels of disturbance. In the herb layer, additionally ecological and phytosociological indication values of the dominating species (Rivas-Martinez *et al.* 2002) were used.

In the fourth step, the three layertypes per mapped vegetation patch (one for each layer) were combined and **habitat types** were developed by grouping vegetation patches with a similar composition of layertypes.

Consequently, the resulting habitat types are a combination of structure and floristic dominance with an emphasis on the vertical vegetation structure.

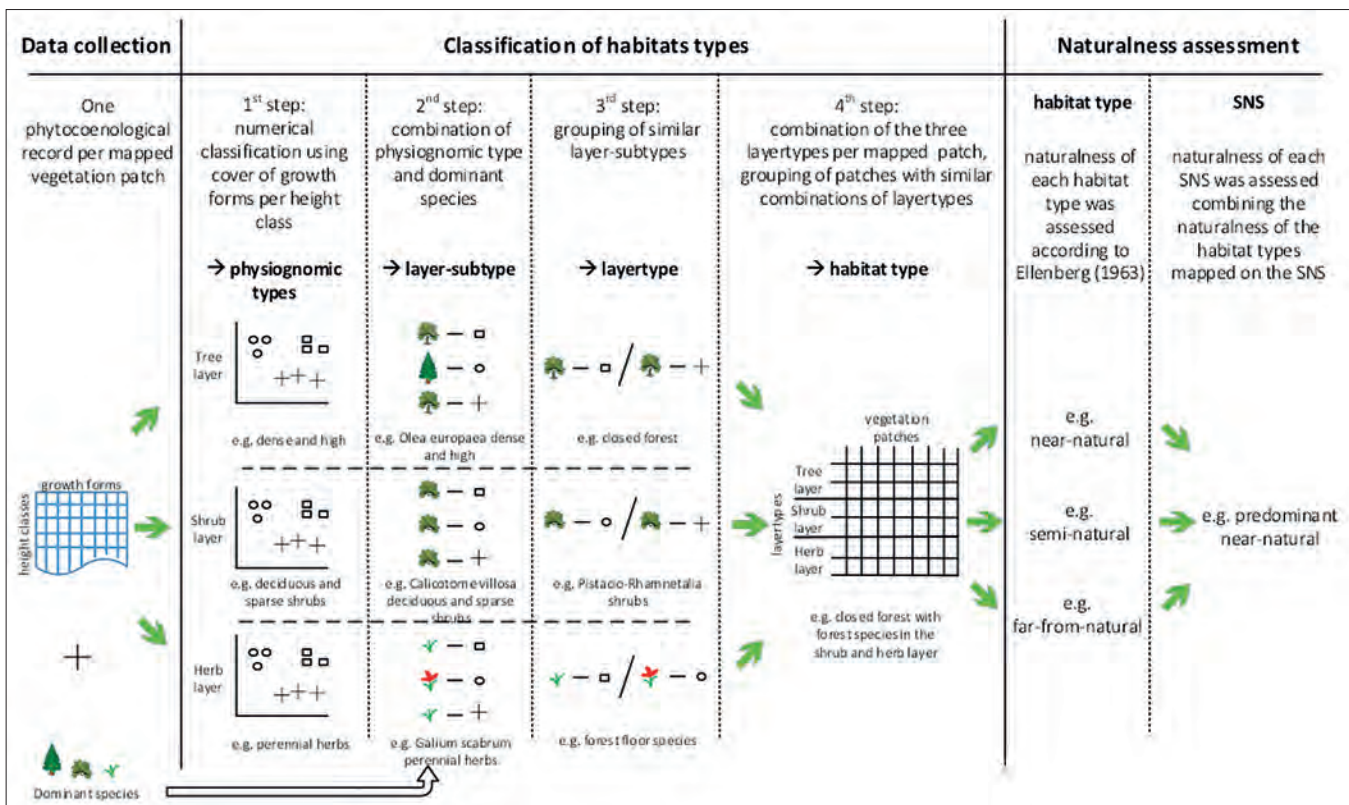


Figure 2 – Methodological steps of data collection, classification of habitats and naturalness assessment.

Naturalness assessment of habitat types

In this study naturalness is used in the sense of Winter (2012): “the similarity of a current ecosystem state to its natural state”. Regarding site conditions, closed forests with forest-climate specific species in the understorey were assumed to be the natural vegetation on all SNS studied.

The naturalness of the habitat types was assessed using the ordination scale of eight categories developed by Ellenberg (1963). Naturalness categories and their definitions are shown in table 4, the assignment of the naturalness categories to the habitat types is shown in table 5.

Naturalness assessment of SNS

The naturalness of the area of the SNS as a whole was assessed using the naturalness of the habitat types mapped on the SNS. Sites with $\geq 75\%$ of the area covered by vegetation of a single naturalness category were assigned to the appropriate category. The other sites were assigned to the most abundant naturalness category and the term “predominant” was used.

Results

Habitat types occurring on SNS and their naturalness

The classification process resulted in 20 habitat types. These habitat types and their naturalness value are presented in table 5. Descriptions and illustrations of the habitat types are given in Appendix 2 and 3.

The area covered by the different habitat types shows a distribution with three peaks (figure 3).

The peak on the left (habitat type 3) represents closed forest without shrublayer and a moderately disturbed ground layer. Although intact near-natural forests (habitat type 1) are still present, they only play a minor role on the SNS. The second peak (habitat types 10 to 14) shows that large areas of the SNS are covered by different types of shrubland with or without tree species. The third peak (habitat type 17) represents the large area covered by non-nitrified therophyte communities.

Table 4 – Naturalness categories.

| Naturalness category | Definition |
|-------------------------|--|
| 1 Primeval | Untouched by man |
| 2 Natural | Seldom visited by man and cattle |
| 3 Near-natural | Structure, growth form and species-composition only slightly altered |
| 4 Semi-natural | Structure and/or species-composition altered |
| 5 Semi-far-from-natural | Formation-type altered but woody vegetation still dominant |
| 6 Far-from-natural | Formation-type far from potential natural vegetation but perennials or non-nitrotytic therophytes still dominant |
| 7 Non-natural | Nitrophilous and ruderal short-lived pioneer-communities or species belonging to another flora |
| 8 Artificial | Species belonging to another flora on artificial soils |

These 20 habitat types represent a degradation series from near-natural forest with a more or less closed canopy and forest specific species in the shrub- and herb-layer to sparse vegetation with less than 30% total vegetation cover or patches dominated by planted or sub-spontaneous non-native tree or shrub species. The most natural categories “primeval” and “natural” were not found on the SNS as well as the least natural category “artificial”.

Restriction of habitat types to different landscape sections

Differences in the composition of habitat types among the landscape sections are shown in table 6.

Forest patches occur mainly in the eastern part of the study area in the landscape sections C1, C2, D and E. Very well conserved forest patches were found exclusively in the landscape sections D and E. In landscape sections B1 and B2 forests are rare and, if present, they are overaged and with a nitrified herb layer. In landscape sections A1 and A2 the few forests are also overaged and without regeneration in most cases.

Successional stages of forests occur predominantly in landscape section A1 and, to a minor extent, in the landscape sections C1 and D. In landscape section A1, these patches are often consisting of stump sprouts of *Olea europaea*, in C1 and D, they are dominated by *Quercus*-species.

Shrublands with Pistacio-Rhamnietalia shrubs occur in all landscape sections: *Erica arborea*-shrubland is restricted to the higher parts of the study area (C1, C2, D and E). Shrublands dominated by *Pistacia lentiscus* occur in almost all landscape sections, but are replaced

Table 5 – Synoptic table showing habitat types, their naturalness value and their composition of layertypes (constancy categories used are: r: ≤ 5%, +: > 5-10%, I: > 10-20%, II: > 20-40%, III: > 40-60%, IV: > 60-80%, V: > 80%, superscripted numbers show mean cover values).

| Habitat type No | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 | 19 | 20 |
|-------------------------------------|----|------------------|-------------------|------------------|-----------------|------------------|------------------|------------------|------------------|-------------------|-------------------|------------------|------------------|-----------------|------------------|------------------|-------------------|------------------|------------------|------------------|
| Number of vegetation patches | 19 | 9 | 55 | 9 | 6 | 8 | 14 | 8 | 5 | 18 | 20 | 49 | 20 | 39 | 10 | 5 | 46 | 7 | 6 | 2 |
| Naturalness categories | 3 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 | 5 | 5 | 5 | 5 | 6 | 6 | 6 | 7 | 7 | 7 |
| Tree layer | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Closed | | V ⁷⁴ | V ⁶⁵ | V ⁷⁷ | V ⁸² | V ⁶¹ | | | | | | | | | | | | | | |
| Open | | | | | | V ³⁹ | V ³⁸ | V ³⁷ | | | | | | | | | | | | |
| Sparse | | | | | | | | | V ¹⁸ | V ¹⁶ | I ⁶ | II ³ | I ⁴ | II ⁶ | + ¹ | | I ⁵ | | II ⁴ | |
| None | | | | | | | | | | | IV ⁰ | III ⁰ | V ⁰ | IV ⁰ | V ⁰ | V ⁰ | V ⁰ | V ⁰ | IV ⁰ | III ⁰ |
| Non-native | | | | | | | | | | | r ² | | | | | | | | | III ³ |
| Shrub layer | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Tree species | | II ⁴⁸ | II ⁴⁸ | II ¹³ | I ⁹ | | II ⁵⁵ | II ⁵² | II ¹⁴ | II ⁹⁴ | II ⁵³ | V ⁸¹ | + ⁰ | r ⁴ | + ²¹ | I ¹⁹ | I ³⁰ | + ⁹ | I ⁸ | |
| Pistacio-Rhamnetalia shrubs | | IV ⁵⁵ | IV ³⁷ | II ¹² | | I ¹ | IV ⁶³ | IV ⁵⁶ | II ¹¹ | III ⁹⁵ | III ⁷³ | | V ⁸² | | I ¹⁵ | + ⁷ | | r ⁵ | | |
| Cisto-Lavanduletea shrubs | | | | r ¹³ | | IV ⁴⁴ | | | II ¹⁰ | | | | | | II ⁴⁹ | | | | | |
| <i>Chamaerops humilis</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | III ³⁰ | r ¹⁷ | | |
| <i>Pteridium aquilinum</i> | | | | r ¹⁹ | | | | | | | | | | | | II ²⁵ | | r ³⁸ | | |
| Sparse | | | | + ³ | I ³ | | | | | | I ⁸ | | | II ⁵ | I ¹⁴ | + ⁴ | | II ¹⁰ | III ⁴ | |
| None or very sparse | | | | II ⁰ | IV ⁰ | I ⁰ | | | II ⁰ | | + ⁰ | | + ¹ | I ¹ | II ¹ | I ⁰ | I ⁰ | III ⁰ | III ⁰ | V ⁰ |
| Non-native | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | V ⁹⁰ |
| Herb layer | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Forest floor species | | V ¹³ | | II ²³ | | V ⁸ | | | V ²¹ | | II ³⁵ | II ⁹ | | | | | | | | |
| Pistacio-Rhamnetalia shrubs | | | II ²² | + ²² | | | I ²⁴ | I ⁶⁵ | | I ⁴² | + ¹² | II ⁴⁹ | | + ²⁰ | | | | | | |
| <i>Chamaerops humilis</i> | | | | r ¹⁰⁹ | | | | | | | + ⁶⁶ | | V ⁷⁵ | | | | | | | |
| Cisto-Lavanduletea shrubs | | | III ³⁴ | r ¹⁸ | | V ³⁸ | | II ¹⁷ | I ²⁸ | | II ³³ | I ⁴⁷ | II ²⁹ | V ⁶⁸ | | | | | | |
| Forest edge species | | | | II ⁵³ | | | | I ¹⁹ | I ¹¹⁴ | | I ¹⁶ | r ³ | I ¹⁰ | | | | | | | |
| Perennials | | | | | | | | I ¹⁰ | | | | | r ¹² | | | | II ⁸¹ | | | III ⁸ |
| <i>Pteridium aquilinum</i> | | | | | | | | | | | + ¹⁷ | | | | | | III ⁷⁴ | | | |
| <i>Asphodelus ramosus</i> | | | | | | | | | | | r ⁵² | | r ⁷⁴ | | | V ⁷² | | | | |
| Non or subnitrophytic therophytes | | II ⁵⁷ | II ⁴⁵ | | | | | I ⁶⁰ | IV ⁵³ | | II ⁶⁶ | I ⁵⁰ | I ²⁰ | + ³⁴ | + ¹³ | | | V ⁷⁴ | | V ¹³ |
| Nitrophytic therophytes | | | | | V ⁵⁴ | | | + ⁵⁵ | | | + ⁵³ | | r ⁸ | | | | | | V ⁶² | I ⁹ |
| Non-native | | | | | | | | | | | | r ¹² | | | | | | | | III ⁵ |

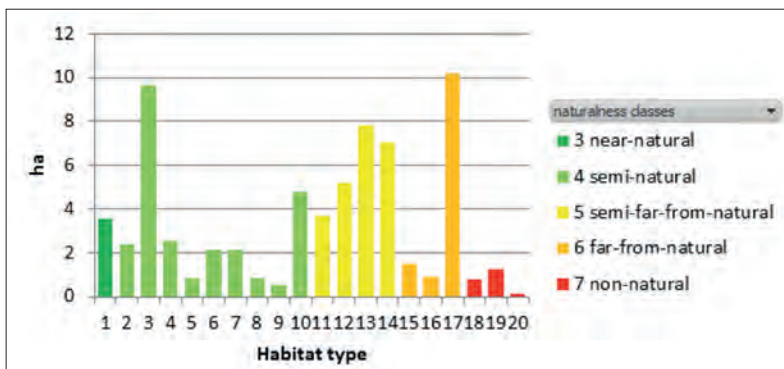


Figure 3 – Area covered by habitat types.

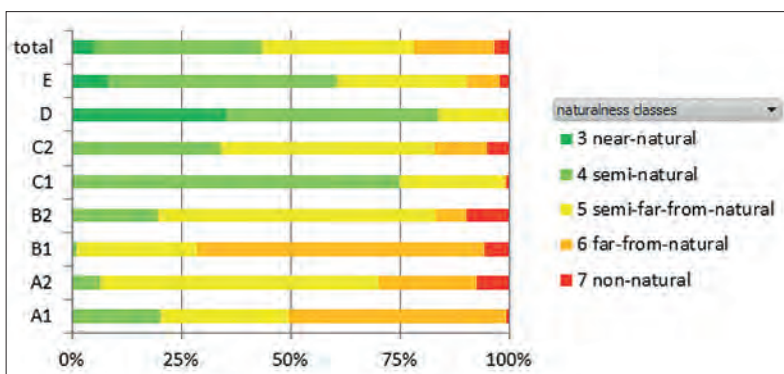


Figure 4 – Pattern of naturalness in the different landscape sections.

by low *Chamaerops humilis*-shrublands in the hilly lowlands dominated by marls (B1 & B2). Vegetation dominated by *Asphodelus ramosus* is restricted to the marly lowlands.

The Cisto-Lavanduletea shrublands occur mainly in the mid-altitude landscape sections C1, C2, D and E, facilitated by fires, grazing and acidic substrate. They are rare in the sandy coastal plains (A1, A2) and almost absent in the marly area (B1, B2).

The less natural habitat types occur all over the study area.

Overall naturalness of the vegetation on SNS and differences among the landscape sections

The overall naturalness of the vegetation on the SNS and in the different landscape sections is shown in figure 4.

Most of the vegetation on SNS underlies a moderate to strong anthropogenic influence. Over 50% of the vegetation is semi-far-from

Table 6 – Number of vegetation patches of the habitat types occurring in the different landscape sections.

| Habitat | | Landscape sections | | | | | | | | Total |
|---|-------------------------|--------------------|-----|-----|------|------|-----|-----|------|-------|
| No | Type | A1 | A2 | B1 | B2 | C1 | C2 | D* | E | |
| 1 | ClosedForestNatural | | | | | | | 14 | 5 | 19 |
| 2 | ClosedForestShrub | | | | | 5 | 1 | 1 | 2 | 9 |
| 3 | ClosedForestNoShrub | 6 | 1 | | | 9 | 7 | 23 | 9 | 55 |
| 4 | ClosedForestNitro | 3 | | 2 | 1 | | 1 | | 2 | 9 |
| 5 | ClosedForestCistus | | | | | 4 | 1 | | 1 | 6 |
| 6 | OpenForestNatural | | | | | 3 | | 4 | 1 | 8 |
| 7 | OpenForestShrub | 3 | 1 | | | 2 | | 4 | 4 | 14 |
| 8 | OpenForestNoShrub | 1 | | | | 1 | | 1 | 5 | 8 |
| 9 | SparseForestNatural | | | | | 1 | | | 4 | 5 |
| 10 | SparseForestLessNatural | 4 | | | | 3 | | 2 | 9 | 18 |
| 11 | Succession | 14 | | 1 | | 1 | | 3 | 1 | 20 |
| 12 | ShrubPistacio | 3 | 2 | | 1 | 5 | 4 | 13 | 21 | 49 |
| 13 | Chamaerops | 1 | | 8 | 11 | | | | | 20 |
| 14 | ShrubCistus | 3 | 5 | | 1 | 12 | 6 | 1 | 11 | 39 |
| 15 | Pteridium | 4 | 2 | 2 | | | | | 2 | 10 |
| 16 | Asphodelus | 1 | | 2 | 2 | | | | | 5 |
| 17 | Therophytes | 21 | 4 | 8 | 2 | 1 | 2 | 1 | 7 | 46 |
| 18 | TherophytesNitro | 1 | | 1 | 1 | | 1 | | 3 | 7 |
| 19 | Sparse | | 1 | | 1 | 1 | 2 | | 1 | 6 |
| 20 | NonNative | | 1 | | 1 | | | | | 2 |
| Total number of vegetation patches | | 65 | 17 | 24 | 21 | 48 | 25 | 67 | 88 | 355 |
| Total area of mapped vegetation patches (ha) | | 13.2 | 3.5 | 4.5 | 10.7 | 12.6 | 3.3 | 7.2 | 13.0 | 68 |

* In landscape section D only 50% of the present SNS were studied.

natural or even less natural. Near-natural vegetation is very rare (less than 10%). Natural or pristine vegetation was not found on the SNS. Near-natural vegetation occurs almost exclusively in landscape section D. Only on the SNS in the sections D, E and C1 the more natural vegetation prevails. In the other landscape sections more culturally influenced vegetation dominates.

Vegetation mosaics and naturalness of individual SNS

The vegetation mosaics present on the SNS are shown in table 7. The combination of the therein given relative percentage values, showing the proportion of the different habitat types on the total area of the SNS, and the information on the size of the SNS given in Appendix 1 can be used as starting point for an assessment of the development of the vegetation of SNS in the future.

The SNS can be covered by vegetation of a single habitat type. In most cases, however, they are composed by a mosaic of different habitats (with a maximum of eight). The range of naturalness on the SNS is high, patches of forest often occur together with patches of shrubland and herbaceous vegetation. However, near-natural forest patches occur exclusively on SNS that are classified at least predominant semi-natural in their overall plant cover. According to their composition of habitat types the SNS can be grouped into the following naturalness categories.

Near-natural and predominant near-natural SNS (table 7, row No 1-7)

With four near-natural and three predominant near-natural SNS, only seven SNS (8%) are dominated by near-natural vegetation. Even on most of these most natural SNS a certain degree of degradation is present indicated by patches of open forest or shrubland. Cork removal or pollarding is practiced on these SNS as well as shrub removal for burying

Table 7 – Vegetation mosaics of the SNS.

Values are relative percentage values showing the proportion of the different habitat types on the total area of the SNS.

Habitat types occurring on a SNS with a relative percentage value smaller than 0.05 are indicated with 0.

Sites are arranged according to decreasing naturalness. Sacred site numbers correspond to the sacred site number in the Appendix.

| Naturalness of the SNS as a whole | Rows No | Sacred Site No | Habitat type | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|-----------------------------------|---------|----------------|---------------------|-------------------|---------------------|-------------------|--------------------|-------------------|-----------------|-------------------|---------------------|-------------------------|------------|---------------|------------|-------------|-----------|------------|-------------|------------------|--------|-----------|--|
| | | | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 | 19 | 20 | |
| | | | ClosedForestNatural | ClosedForestShrub | ClosedForestNoShrub | ClosedForestNitro | ClosedForestCistus | OpenForestNatural | OpenForestShrub | OpenForestNoShrub | SparseForestNatural | SparseForestLessNatural | Succession | ShrubPistacio | Chamaerops | ShrubCistus | Pteridium | Asphodelus | Therophytes | TherophytesNitro | Sparse | NonNative | |
| Near-natural | 1 | 69 | 1 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | 2 | 71 | 1 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | 3 | 73 | .8 | 0 | | | | | | | | | | .1 | | | | | | | | | |
| | 4 | 83 | .9 | | | | | | | | | | | | | .1 | | | | | | | |
| Predominant near-natural | 5 | 70 | .7 | | | | | | | | | | .2 | .1 | | | | | | | | | |
| | 6 | 72 | .5 | .4 | | | 0 | | | | | | | .1 | | | | | | | | | |
| | 7 | 102 | .6 | 0 | | | | | | | .2 | | | | | .2 | | | | | | | |
| Semi-natural | 8 | 8 | | | | 1 | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | 9 | 9 | | .3 | .1 | | | .4 | | | | | | | | | | | .2 | | | | |
| | 10 | 29 | | | | 1 | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | 11 | 62 | | .4 | .4 | | | | | | | | | .2 | | | | | | | | | |
| | 12 | 74 | | | .7 | | .1 | | | | | | | .2 | | | | | | | | | |
| | 13 | 75 | .2 | .4 | .3 | | | .1 | | | | | | | | | | | | | | | |
| | 14 | 78 | | | .6 | | | | | | | | .1 | .1 | | | | | .1 | | | | |
| | 15 | 81 | | | | | | | | .5 | .5 | | | | | | | | | .1 | | | |
| | 16 | 82 | | | | | | | | | | | .9 | | | | | | | .1 | | | |
| | 17 | 86 | | .3 | .6 | | | | | | .1 | | | | | | | | | | | | |
| | 18 | 88 | | | | | | 1 | | | | | | | | | | | | | | | |
| | 19 | 48 | | | | | .9 | | | | | | | | | .1 | | | | | | | |
| | 20 | 50 | | | .8 | | | .1 | | | | 0 | | | | .1 | | | | | | 0 | |
| | 21 | 51 | | .2 | .8 | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | 22 | 54 | | 1 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 23 | 58 | | | .1 | | .3 | | | | .2 | .1 | | | | .2 | | | | | | | | |
| Predominant semi-natural | 24 | 5 | | .2 | | | | | | .2 | | | .3 | | | | | .1 | .2 | | | | |
| | 25 | 6 | | | | | | .5 | | | | .2 | .1 | | | | | | .2 | | | | |
| | 26 | 15 | | .1 | | | | | | | | .6 | .2 | | | | | | .1 | | | | |
| | 27 | 36 | | | .5 | | | | | | | | | | .3 | | | | | 0 | .2 | 0 | |
| | 28 | 66 | | .6 | | | | | | | | | | | | .4 | | | | | | | |
| | 29 | 76 | .3 | | .5 | | .1 | 0 | | | | | .1 | .1 | | | | | | | | | |
| | 30 | 77 | .3 | | .3 | | .2 | | | | | | .1 | .1 | | | | | | | | | |
| | 31 | 80 | .3 | | .1 | | | .3 | .1 | | .1 | | | .2 | | 0 | | | | | | | |
| | 32 | 87 | | | .6 | | | | | | | | | .3 | | | | | | | | .1 | |
| | 33 | 95 | | | .1 | | | 0 | .1 | .2 | .2 | | .1 | .1 | | .2 | | | .1 | | | | |
| | 34 | 96 | .1 | | 0 | | | | .1 | | .4 | | .2 | .2 | | .2 | | | | 0 | | | |
| | 35 | 98 | | | .6 | | | | | | | 0 | | .2 | | | | | .2 | | | | |
| | 36 | 99 | .1 | .6 | | | | | | | | | | .3 | | | | | | | | | |
| | 37 | 103 | .1 | | | | | | | | | | .7 | | | .1 | | | .1 | | | | |
| | 38 | 105 | | | | | | | .6 | | | | | .4 | | | | | | | | | |
| | 39 | 53 | | .3 | | | .3 | 0 | | | | | .1 | .1 | | .1 | | | | | | | |
| | 40 | 55 | | .5 | | | | .2 | | | | | | 0 | | .2 | | | | | | | |
| | 41 | 57 | | | 0 | | | | | | | | .5 | | | .5 | | | .1 | | | | |

| Naturalness of the SNS as a whole | Rows No | Sacred Site No | Habitat type | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|-----------------------------------|------------------------------|----------------|---------------------|-------------------|---------------------|-------------------|--------------------|-------------------|-----------------|-------------------|---------------------|-------------------------|------------|---------------|------------|-------------|-----------|------------|-------------|------------------|--------|-----------|
| | | | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 | 19 | 20 |
| | | | ClosedForestNatural | ClosedForestShrub | ClosedForestNoShrub | ClosedForestNitro | ClosedForestCistus | OpenForestNatural | OpenForestShrub | OpenForestNoShrub | SparseForestNatural | SparseForestLessNatural | Succession | ShrubPistacio | Chamaerops | ShrubCistus | Pteridium | Asphodelus | Therophytes | TherophytesNitro | Sparse | NonNative |
| Predominant semi-far-from-natural | 42 | 1 | | | | | | | | | | .6 | | | | | | .4 | 0 | | | |
| | 43 | 16 | | | | | | .3 | | | | .2 | .2 | .1 | .3 | | | | | | | |
| | 44 | 17 | | | | | | | | | | | | .6 | | | .4 | | | | | |
| | 45 | 26 | | | | | | | | | | | .7 | | | .1 | | .2 | | | | |
| | 46 | 68 | | | .3 | | | | | | | 0 | | .7 | | | | | | | | |
| | 47 | 93 | | | | | | | .1 | | .2 | .3 | .3 | | | | | | | | | |
| | 48 | 104 | | | | | .4 | | | | | | .6 | | | | | | | | | |
| | 49 | 56 | | | .2 | | .2 | | | .1 | | | .6 | | | | | | | | | |
| Semi-far-from-natural | 50 | 20 | | | .1 | | | | | | | | | .9 | | | | | | | | |
| | 51 | 31 | | | | | | | | | | .3 | | .7 | | | | | | | | |
| | 52 | 32 | | | | | | | | | | | .8 | | | | .2 | | | | | |
| | 53 | 35 | | | | | | | | | | | 1 | | | | | | | | | |
| | 54 | 37 | | | | | | | | | | | 1 | | | | | | | | | |
| | 55 | 40 | | | | | | | | | | .1 | .8 | | | | | .1 | | | | |
| | 56 | 41 | | | | | | | | | | | 1 | | | | | | | | | |
| | 57 | 45 | | | | | | | | | | | 1 | | | | | | | | | |
| | 58 | 46 | | | | | | | | | | | .9 | .1 | | | | | | | | |
| | 59 | 67 | | | | | .1 | | | | | | | .9 | | | | | | | | |
| | 60 | 84 | | | | | | | | | | | | 1 | | | | | | | | |
| | 61 | 92 | | | | | | | 0 | | | .8 | | | | | | .1 | | | | |
| | 62 | 94 | | | | .1 | .1 | | | | .1 | .6 | .1 | | | | | | | | | |
| | 63 | 101 | | | .2 | | | | | | | | | .8 | | | | | | | | |
| | 64 | 49 | | | | | | | | | | | | 1 | | | | | | | | |
| | Predominant far-from-natural | 65 | 2 | | | .1 | | | | | | .2 | | | | | | .7 | | | | |
| 66 | | 10 | | | 0 | | | | | | .3 | | .1 | .2 | .4 | | | | | | | |
| 67 | | 18 | | | | | | .2 | | | | .4 | | .4 | .1 | | | | | | | |
| 68 | | 100 | | | | | | | | | | .5 | | .1 | .5 | | | | | | | |
| 69 | | 60 | | | | | | | | | | | | | .7 | | | | .3 | | | |
| 70 | | 64 | | | 0 | | | | | | | .4 | | | .6 | | | | | | | |
| 71 | | 90 | | | | .4 | | | | | 0 | | | .6 | | | | | | | | |
| Far-from-natural | 72 | 4 | | | | | | | | .1 | 0 | 0 | | | 0 | | .8 | | | | | |
| | 73 | 11 | | | | | | | | | | | | | | | 1 | | | | | |
| | 74 | 12 | | | | | | | | | | | | | | | 1 | | | | | |
| | 75 | 13 | | | | | | | | | | | | | .8 | | .2 | | | | | |
| | 76 | 23 | | | | | | | | | | | | | .5 | .5 | | | | | | |
| | 77 | 24 | | | | | | | | | | | .2 | | | | .8 | | | | | |
| | 78 | 25 | | | 0 | | | | | | | | | | .3 | | .7 | | | | | |
| | 79 | 27 | | | | | | | | | | | | | | | 1 | | | | | |
| | 80 | 28 | | | | | | | | | | | | | | | 1 | | | | | |
| | 81 | 39 | | | | | | | | | | | | | | .2 | .8 | | | | | |
| | 82 | 43 | | | | | | | | | | | | | | 1 | | | | | | |
| Predominant non-natural | 83 | 19 | | | | | | | | | | | | | | .3 | | .5 | .1 | | | |
| | 84 | 61 | | | .3 | | | | | | | .1 | | | | | .7 | | | | | |
| | 85 | 63 | | | .3 | | | | | | | | .2 | | | | | .6 | | | | |
| | 86 | 91 | | | | | | | | | | | .5 | | | | | .5 | | | | |

activities. Grazing was not observed on these SNS, logging only exceptionally. However, the mentioned anthropo-zoogenic impacts are only moderate, consequently, far-from-natural vegetation or even non-natural vegetation does not occur on these SNS.

Semi-natural and predominant semi-natural SNS (row No 8-41)

On these 34 SNS (40%), the influence of the various disturbances and thus the number of habitat types is higher. The habitat types often range over the whole scale of naturalness. However, closed forest communities still play an important role although they are already disturbed in most cases. Patches of near-natural forest still occur on some of these SNS but only to a minor extent.

Semi-far-from-natural and predominant semi-far-from-natural SNS (row No 42-64)

On these 23 SNS (27%), the more culturally influenced habitat types prevail. The SNS are dominated by shrubland of the *Pistacio-Rhamnetalia* in most cases, often accompanied by small patches of forest or herb communities.

Far-from-natural and predominant far-from-natural SNS (row No 65-82)

On five of the seven (8%) predominant far-from-natural SNS, still forest patches with a degraded understorey occur. Thus, on these SNS a progressive succession to natural forest is still possible if clearing or grazing pressure will be reduced.

Far-from-natural SNS (12%) are often dominated by perennial or therophytic herbaceous communities which are only exceptionally accompanied by small patches of shrubland.

Predominant non-natural SNS (row No 83-86)

On these 4 SNS (5%), the whole surface is heavily trampled and the vegetation is dominated by nitrified therophyte communities or sparse vegetation.

Non-natural SNS were not found. However, from the 105 studied sacred sites, 19 (18%) had no surrounding vegetated area.

Discussion

In the present study, the vegetation of SNS in northern Morocco was classified according to vertical and horizontal structure, growth forms and dominant species. In total, 20 different habitat types were described. The naturalness of these habitat types was categorized and the overall naturalness of 86 SNS was classified. The degree of naturalness in relation to different ecoregions was analyzed at the landscape level.

Habitat types on SNS in northern Morocco

For the purpose of this study, no adequate habitat classification system was available. Fennane (2006) proposed an outline of a classification system for Morocco based on physiognomic characters of the vegetation, but this scheme does not take into consideration the understorey vegetation, which is an important indicator for more subtle vegetation changes and degradation processes such as therophytisation (see Frosch 2010 for details). Other systems built for large-scale vegetation mapping also do not allow a differentiation of forests according to the degradation of the understorey (e.g. Davies *et al.* 2004). The phytosociological system with its detailed plant communities (Rivas-Martínez *et al.* 2002) would fulfil such requirements but is not yet elaborated sufficiently for northern Morocco especially for the non-forest vegetation. Furthermore, mapping of vegetation types based on phytosociological units would have been too extensive. Thus, for this study, a consistent system of habitat types had to be developed. Although classification is always an arbitrary compromise between the level of detail and generalization, the habitat types developed in the present study allow an analysis at the landscape scale as well as the identification of degradation processes occurring otherwise unnoticed under a closed canopy.

Naturalness of the SNS and spatial differences

In the intensively used northern Moroccan landscape, natural and near-natural vegetation patches are rare and the remaining elements are therefore of high ecological value. Thus, the identification and protection of the

most natural vegetation on SNS is of major importance.

As described above, the applied naturalness scheme allows a detailed assessment of the naturalness of the vegetation on SNS. The results of the present study show clearly that the naturalness of most SNS in the study area is only moderate. Natural or even primeval vegetation is lacking completely and near-natural vegetation is sparse. Large areas of SNS are covered by semi-far-from and far-from-natural vegetation.

Since the potential natural vegetation on all SNS in the study area is forest, the identified spatial differences in the naturalness of the vegetation on the SNS have to be attributed to differing utilization intensities on the SNS within the study area. Reasons for this spatial difference in utilization practices must remain unexplained. Possible reasons could be clanship of the residents or the generally lower landuse pressure through lower population densities or more remote landscape sections at mid altitude (Taïqui *et al.* 2009). However, the wide range of naturalness on individual SNS as well as between SNS within a landscape section indicates that there are strong individual factors present. Behind the overwhelming influence of the anthropo-zoogenous impacts the differentiating effects of abiotic factors, although present, almost disappear.

Vegetation mosaics on SNS in northern Morocco

The often not further reflected assumption, that SNS are virgin forests respectively represent remnants of former widespread climax vegetation, was put into question in the last few years (Sheridan 2008). For many sub-saharan African countries an ongoing degradation of sacred site vegetation was mentioned recently (e.g. Campbell 2005; Siebert 2008; Juhé-Beaulaton 2010; Kokou & Kokutse 2010; Liberski-Bagnoud *et al.* 2010; Fournier 2011; Desissa Daye & Healey 2015). For Morocco, studies proved that some SNS contain well-preserved forests (Sauvage 1961; Benabid 1984; Quézel & Barbero 1990; Frosch & Deil 2011). This could be confirmed in this study: four SNS could be classified as near-natural and another three SNS as predominantly near-natural. On the other hand, a medium to strong degradation of many sites could be stated as well, confirming the preliminary or

non-quantified statements of Deil *et al.* (2009) and Frosch & Deil (2011).

In the present study it could be shown that different disturbance regimes with different effects on the vegetation are present on the SNS in Northern Morocco.

Moderate small-area disturbances, such as pollarding of some trees or removal of parts of the underbrush lead to a vegetation mosaic with low or no contrast in naturalness. In such cases the near-natural forest patch is at most accompanied by a small patch of semi-natural forest or surrounded by a mantle community. The total vegetation surrounding the Marabout can be considered as near-natural, but the study shows that such sites are very rare (except for landscape section D).

Moderate human impact such as grazing or shrub removal on larger parts or on the whole SNS leads in short-term to SNS with a high cover of semi-natural forests. Most of the forest patches on the SNS on the Tangier Peninsula suffer from a considerable degradation of the understorey. Forest specific herbs and seedlings or saplings of the potential tree species are replaced by nitrophilous therophyte communities (therophytisation, see Frosch 2010) or, when fire is applied for clearing or occurs naturally, the understorey is invaded by heath and rockrose vegetation (especially the genus *Cistus*). In many cases the shrub layer is removed either for easier cork extraction or by burying activities. In the long term vanishing of these forest patches through over-aging of the trees and missing regeneration can be the consequence of such human activities.

Strong, but small-scale disturbances, such as fire or logging, on a part of the SNS result in a vegetation mosaic with a high contrast in naturalness between the habitat types. Natural or semi-natural forest patches are accompanied by shrubland or herbaceous communities. Due to the small extent of the disturbances these SNS are still classified as near-natural or at least semi-natural.

Strong disturbances on larger areas lead to SNS that are semi-far-from-natural, far-from-natural or even non-natural. These SNS are dominated by shrubland or herbaceous communities. Forest patches are rare and often degraded. Succession towards forest is prevented by the lack of fruiting trees nearby or through intense pasturing. This disturbance regime is most common in the study area.

Another degradation process taking place in the study area is the reduction of the area

of the SNS. Although this process could not be proved with the applied study design, the presences of Sacred Sites without surrounding vegetation as well as the observed clearing of forest on SNS for agricultural use are indicators for past and actually ongoing reduction of SNS surface.

Because of this high diversity of degradation processes, repetitive mosaics as intended and proposed by Deil *et al.* (2005) exemplarily for two SNS could not be identified. However, the vegetation mosaics documented in the present study can serve as a base for future assessments of the development of the vegetation, possibly in the framework of a monitoring programme.

Need for conservation action

According to Berg *et al.* (2014) the combination of level of endangerment (current status, past trend and prognosis) and conservation value (relevance for species conservation, degree of naturalness and global relevance) of a plant community determines its priority for conservation efforts (“need for action”). Primary and high need for action is stated for endangered or critically endangered plant communities with highest or high conservation value. For plant communities with lower conservation values or levels of endangerment only moderate or no need for action is necessary.

Because of missing data the detailed point-based rating system proposed by Berg *et al.* (2014) cannot be applied here. Nevertheless, the level of endangerment and conservation value of the plant communities of the SNS in northern morocco can be estimated.

Most plant communities, for example *Cistus*-shrublands or therophyte-communities, are of low conservation value since they are only semi-far-from-natural or even less natural. These culturally influenced communities are abundant in the Mediterranean region (Tomaselli 1981). Relevance for species conservation is generally low on SNS in northern Morocco except for mesophilous forest species (Frosch *et al.* 2016). Thus for these plant communities the need for action is only moderate or low.

A priority for action should be the semi-natural vegetation on the SNS. Although currently semi-natural forests are still abundant on SNS, considering the currently low proportion of forest in the Mediterranean landscapes and the past trend of increasing degradation (Bijaber & Ahlafi 2005, Rejdali 2005, Nsibi *et al.* 2006), the prognosis for these habitat types

has to be negative. Thus the level of endangerment is high. Due to the moderate to high naturalness values and the global relevance their conservation value is high as well.

The highest priority for action is the near-natural forest vegetation found on the SNS. Near-natural thermomediterranean forests are very rare (Frosch & Deil 2011), the past trend as well as the prognosis are probably negative. Their conservation value is high due to their high naturalness and their global relevance, particularly regarding the long time needed for restauration of such vegetation types and the related well developed soil profiles.

Conclusions

Due to their spiritual value, Sacred Sites in Morocco were and are still able to protect vegetation in their surroundings. Without such SNS, forests with high conservation value would have probably already vanished totally from the northern Moroccan lowlands. Although thousands of SNS exist in Morocco (Jäckle *et al.* 2013), the results show that the protective power of SNS is not strong enough to guarantee the conservation of primeval forests and natural processes or near-natural forests to a notable extent. Thus, the protection of vegetation with high or very high conservation priority needs a variety of methods: e.g. legally protected areas (Dorm-Adzobou *et al.* 1991), possibly with most natural SNS as nuclei, community forest reserves (Alden Wily 2008), installation of buffer zones around SNS (Schaaf 2003), implementation of grazing concepts with temporary exclosures to facilitate natural regeneration (Wassie *et al.* 2009), payments for ecosystem services provided by the SNS, information of the local community about their ecological treasure (Byers *et al.* 2001) etc. Furthermore, a monitoring programme is necessary to discover progressive succession, respectively negative trends (further degradation, reduction of the size of SNS etc.).

Acknowledgements

Sincere thanks are given to the people living in the study area for their great hospitality and the local authorities for their permission to enter their sacred sites and cemeteries. Furthermore, I thank my colleague Birgit Frosch and the

leader of the research project Prof. Ulrich Deil for their support and Eva Korn-Allan, Charles Nock and Allal Mhmadi for the linguistic correction of the text. Financial support by the German Research Foundation (DFG) and the German Federal Ministry of Economic Cooperation and Development (BMZ) is greatly acknowledged (Az. DE 402/6 -1,2).

References

- Alden Wily L., 2008. Are sacred groves in subsaharan Africa safe? The legal status of forest. In: Sheridan M.J. & Nyamweru C. (eds.), *African sacred groves. Ecological dynamics and social change*. James Currey, Oxford: 207-220.
- Barbero M., Bonin G., Loisel R. & Quézel P., 1990. Changes and disturbances of forest ecosystems caused by human activities in the western part of the Mediterranean basin. *Vegetatio* 87: 151-173.
- Benabid A., 1984. Étude phytocéologique des peuplements forestiers et préforestiers du Rif centro-occidental (Maroc). *Trav. Inst. Sci. Sér. Bot.* 34: 1-64.
- Benabid A., 1995. Les problèmes de préservation des écosystèmes forestiers marocains en rapport avec le développement socio-économique. In: Bencherifa A. & Swearingen W.D. (eds.), *L'Afrique du nord face aux menaces écologiques*. Université Mohammed V, Publications de la faculté des Lettres et Sciences Humaines, Rabat: 109-124.
- Berg C., Abdank A., Isermann M., Jansen F., Timmermann T. & Dengler J., 2014. Red Lists and conservation prioritization of plant communities. A methodological framework. *Applied Vegetation Science* 17: 504-515.
- Bhagwat S.A. & Rutte C., 2006. Sacred groves: potential for biodiversity management. *Frontiers in Ecology and the Environment* 4(10): 519-524.
- Bijaber N., Ahlafi Z., 2005. Projet FORMA : Études détaillées pour la cartographie des changements dans le cadre de l'Inventaire forestier national, *Geo Observateur* 14: 13-21.
- Byers B.A., Cunliffe R.N. & Hudak A.T., 2001. Linking the conservation of culture and nature: A case study of sacred forests in Zimbabwe. *Human Ecology* 29(2): 187-218.
- Campbell M., 2005. Sacred groves for forest conservation in Ghana's coastal savannas: assessing ecological and social dimensions. *Singapore Journal of Tropical Geography* 26(2): 151-169.
- Chabbi A., 1994. *Conditions écologiques et dynamiques de la végétation des basses montagnes du Rif occidental au Maroc*. Thèse de doctorat en biogéographie, université Michel de Montaigne, Bordeaux, 534 p.
- Davies C.E., Moss D. & Hill M.O., 2004. *EUNIS habitat classification revised 2004*. Report to European Environment Agency and European Topic Centre on Nature Protection and Biodiversity, 307 p.
- De Cáceres M., Legendre P. & He F., 2013. Dissimilarity measurements and the size structure of ecological communities. *Methods in Ecology and Evolution* 4: 1167-1177.
- Decocq G., Andrieu E., Brunet J., Chabrierie O., De Frenne P., De Smedt P., Deconchat M., Diekmann M., Ehrmann S., Giffard B., Gorriz Mifsud E., Hansen K., Hermy M., Kolb A., Lenoir J., Lüra J., Moldan F., Prokofieva I., Rosenqvist L., Varela E., Valdés A., Verheyen K. & Wulf M., 2016. Ecosystem services from small forest patches in agricultural landscapes. *Curr. Forestry Rep.* 2: 30-44.
- Deil U., Culmsee H. & Berriane M., 2005. Sacred groves in Morocco. A society's conservation of nature for spiritual reasons. *Silva Carelica* 49: 185-201.
- Deil U., Frosch B., Jäckle H., Mhamdi A. & Achhal A., 2009. A geobotanical analysis of forest patches on sacred sites in Northern Morocco. *Berichte der Reinhold-Tüxen-Gesellschaft* 21: 174-195.
- Desissa Daye D. & Healey J.R., 2015. Impacts of land-use change on sacred forests at the landscape scale. *Global Ecology and Conservation* 3: 349-358.
- Dorm-Adzobu C., Ampadu-Agyei O. & Veit P.G., 1991. *Religious beliefs and environmental protection: The Malshegu sacred grove in northern Ghana*. World Resources Institute/African Center for Technology Studies, Washington/Nairobi, 38 p.
- Dudley N., Higgins-Zogib L. & Mansourian S., 2009. The links between protected areas, faiths, and Sacred Natural Sites. *Conserv. Biol.* 23: 568-577.
- Ellenberg H., 1963. *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in kausaler, dynamischer und historischer Sicht*. Ulmer, Stuttgart, 943 p.
- Emberger L., 1939. Aperçu général sur la végétation du Maroc. Commentaire de la carte phytogéographique du Maroc 1: 1500000. *Veröff. Geobot. Inst. Rübel Zürich* 14: 40-157.
- Fennane M., 2006. Esquisse des bases d'une typologie des habitats au Maroc. *Bulletin de l'institut scientifique* 28: 1-5.
- Fournier A., 2011. Consequences of wooded shrine rituals on vegetation conservation in West Africa: A case study from the Bwaba cultural area (West Burkina Faso). *Biodivers. Conser.* 20: 1895-1910.
- Frosch B. & Deil U., 2011. Forest vegetation on sacred sites of the Tangier Peninsula (NW Morocco) – discussed in a SW-Mediterranean context. *Phytocoenologia* 41(3): 153-181.
- Frosch B., Jäckle H., Mhamdi A., Achhal El Kadmiri A., Rudner M. & Deil U., 2016. Sacred sites in north-western Morocco. Naturalness of their vegetation and conservation value for vulnerable plant species. *Feddes Repertorium* 127: 83-103.
- Frosch B., 2010. Characteristics of the vegetation of tree stands on sacred sites in comparison to well-preserved forests in northwestern Morocco. *Ecologia mediterranea* 36: 83-95.
- Jäckle, H., Rudner M. & Deil U., 2013. Density, spatial pattern and relief features of Sacred Sites in northern Morocco. *Landscape Online* 32: 1-16.
- Juhé-Beaulaton D. (ed.), 2010. *Forêts sacrées et sanctuaires boisés. Des créations culturelles et biologiques (Burkina Faso, Togo, Bénin)*. Karthala, Paris, 280 p.
- Kaufman L. & Rousseuw P., 1990. *Finding groups in data: An introduction to cluster*. Wiley, New York, 342 p.
- Kokou K. & Kokutse A.D., 2010. Des forêts sacrées dans une région littorale très anthropisée du sud Bénin et Togo (Afrique de l'Ouest). In: Juhé-Beaulaton D. (ed.), *Forêts sacrées et sanctuaires boisés. Des créations culturelles et biologiques (Burkina Faso, Togo, Bénin)*. Karthala, Paris: 91-122.

- Küchler A.W., 1966. Analyzing the physiognomy and structure of vegetation. *Annals of the Association of American Geographers* 56: 112-127.
- Küchler A.W., 1988. A physiognomic and structural analysis of vegetation. In: Küchler A.W. & Zonneveld I.S. (eds.), *Vegetation mapping*. Springer Netherlands, Dordrecht: 37-50.
- Liberski-Bagnoud D., Fournier A. & Nignan S., 2010. Les "bois sacrés", faits et illusions. À propos des sanctuaires boisés Kasena (Burkina Faso). In: Juhé-Beaulaton D. (ed.), *Forêts sacrées et sanctuaires boisés. Des créations culturelles et biologiques (Burkina Faso, Togo, Bénin)*. Karthala, Paris: 59-90.
- Moore H.M., Fox H.R., Harrouni M.C. & El Alami A., 1998. Environmental challenges in the Rif mountains, northern Morocco. *Environ. Conserv.* 25: 354-365.
- Nsibi R., Souayah N., Khouja L.M., Khaldi A. & Bouzid S., 2006. Impacts des facteurs biotiques et abiotiques sur la dégradation de subéraie tunisienne. *Geo-Eco-Trop* 30(1): 25-34.
- Quézel P. & Barbero M., 1990. Les forêts méditerranéennes : problèmes posés par leur signification historique, écologique et leur conservation. *Acta Botanica Malacitana* 15: 145-178.
- R Core Team, 2014. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna (<http://www.R-project.org/>).
- Rejdali M., 2005. Forest cover changes in the Maghreb countries with special reference to Morocco. In: Mazzoleni S., di Pasquale G., Mulligan M., di Martino P. & Rego F. (eds.), *Recent dynamics of the Mediterranean vegetation and landscape*. Wiley, Chichester: 23-31.
- Rivas-Martínez S., Díaz T.E., Fernández-González F., Izco J., Loidi J., Lousá M. & Penas A., 2002. Vascular plant communities of Spain and Portugal. Addenda to the Syntaxonomical checklist of 2001. *Itinera Geobot.* 15: 5-922.
- Sauvage C., 1961. Recherches géobotaniques sur les subéraies marocaines. *Travaux de l'Institut scientifique chérifien: Série botanique* 21, 462 p.
- Schaaf T., 2003. UNESCO's Experience with the protection of Sacred Natural Sites for biodiversity conservation. In: Schaaf T. & Lee C. (eds.), *The importance of Sacred Natural Sites for biological conservation*. UNESCO, Paris: 13-20.
- Sheridan M.J., 2008. The dynamics of Africa sacred groves. In: Sheridan M.J. & Nyamweru C. (eds.), *African sacred groves. Ecological dynamics and social change*. James Currey, Oxford: 9-41.
- Siebert U., 2008. Are sacred forests in northern Benin 'Traditional Conservation Areas'? In: Sheridan M.J. & Nyamweru C. (eds.), *African sacred groves. Ecological dynamics and social change*. James Currey, Oxford: 164-177.
- Suter G., 1980. *Carte géologique de la chaîne rifaine, échelle 1/500 000. Notes et mémoires du service géologique du Maroc 245a*. Service géologique du Maroc, Rabat.
- Taïqui L., Bensalah H. & Seva E., 2009. La conservation des sites naturels sacrés au Maroc : est-elle incompatible avec le développement socio-économique ? *Mediterranea* 20: 7-46.
- Tomaselli R., 1981. Main physiognomic types and geographic distribution of shrub systems related to mediterranean climates. In: di Castri F., Goodall D.W. & Specht R.L. (eds.), *Mediterranean-type shrublands*. Elsevier, Amsterdam: 95-106.
- Valdés B., Rejdali M., Achhal El Kadmiri A., Jury S.L. & Montserrat J.M. (eds.), 2002. *Catalogue des plantes vasculaires du Nord du Maroc, incluant des clés d'identification*. CSIC, Madrid, 1007 p.
- Wassie A., Sterck F.J., Tekelay D. & Bongers F., 2009. Effects of livestock exclusion on tree regeneration in church forests in Ethiopia. *Forest Ecol. Manag.* 257: 765-772.
- Wild R. & McLeod C. (eds.), 2008. *Sacred Natural Sites. Guidelines for protected area managers*. IUCN, Gland, 109 p.
- Winter S., 2012. Forest naturalness assessment as a component of biodiversity monitoring and conservation management. *Forestry* 85: 293-304.

Appendix

Appendix 1 – Studied sacred sites

| Sacred site number | Sacred site name | Landscape section | North (GCS Merchich) | East (GCS Merchich) | Altitude (m) | Spatial extent (m ²) | Date |
|--------------------|---|-------------------|----------------------|---------------------|--------------|----------------------------------|------------|
| 1 | Sidi Mesbahi | A1 | 35,38961 | -5,99375 | 117 | 21601 | 25/05/2008 |
| 2 | Sidi Bouknadel | A1 | 35,37188 | -5,96132 | 96 | 12440 | 29/05/2008 |
| 3 | Lalla Ghoza | A1 | 35,37843 | -5,96995 | 169 | 0 | 23/04/2008 |
| 4 | Sidi Marbouh | A1 | 35,3821 | -5,9705 | 174 | 36133 | 08/05/2008 |
| 5 | Sidi Lghazi & Lalla Rahma | A1 | 35,40325 | -6,01498 | 116 | 9861 | 16/05/2008 |
| 6 | Sidi Mamaar | A1 | 35,40557 | -6,01514 | 117 | 3948 | 18/05/2008 |
| 7 | Sidi Hajd | A1 | 35,38985 | -6,01004 | 118 | 0 | 23/04/2008 |
| 8 | Sidi Chafi | A1 | 35,39259 | -5,98787 | 131 | 788 | 09/05/2008 |
| 9 | Sidi Benouar | A1 | 35,3912 | -5,95587 | 140 | 6754 | 29/05/2008 |
| 10 | Sidi Abdellah, Lalla Radia, Lalla Hbaba | A1 | 35,38828 | -5,98525 | 144 | 15922 | 09/05/2008 |
| 11 | Sidi Tayeb | A1 | 35,39421 | -5,98842 | 111 | 513 | 09/05/2008 |
| 12 | Sidi Mohammed ben Kacem | A1 | 35,39952 | -5,99336 | 119 | 472 | 10/05/2008 |
| 13 | Sidi Oulayl | A1 | 35,39752 | -6,01307 | 121 | 752 | 15/05/2008 |
| 14 | Lalla Rouayda | A1 | 35,404 | -6,01 | 123 | 0 | 10/05/2008 |
| 15 | Moulay Idriss & Sidi Chhbib | A1 | 35,4049 | -6,01507 | 112 | 7446 | 22/05/2008 |
| 16 | Cimetière Oulad-el-Arbi | A1 | 35,38893 | -6,00722 | 147 | 15165 | 25/05/2008 |
| 17 | Sidi Fraj | A2 | 34,91897 | -6,07609 | 153 | 10036 | 25/03/2008 |
| 18 | Sidi Mohamed Cherif | A2 | 34,91251 | -6,01957 | 159 | 5669 | 26/03/2008 |
| 19 | Sidi Boudouma | A2 | 34,88838 | -6,07503 | 78 | 3973 | 26/03/2008 |
| 20 | Sidi Berrisoul | A2 | 34,88372 | -6,07235 | 61 | 15686 | 26/03/2008 |
| 21 | Sidi Ahmed Bouhali | B1 | 35,4485259 | -5,908558 | 114 | 0 | 26/05/2009 |
| 22 | Sidi Mohammed ben Ali | B1 | 35,46002678 | -5,88098982 | 114 | 0 | 31/05/2009 |
| 23 | - | B1 | 35,45039 | -5,85729 | 116 | 2936 | 31/05/2009 |
| 24 | Sidi bou Mjid | B1 | 35,454274 | -5,864206 | 113 | 7250 | 28/05/2009 |
| 25 | Mohammed Cherif | B1 | 35,463826 | -5,866834 | 167 | 13009 | 28/05/2009 |
| 26 | Sidi el Mokhfi | B1 | 35,4891816 | -5,8645187 | 38 | 11164 | 27/05/2009 |
| 27 | Sidi Regregi | B1 | 35,477887 | -5,880085 | 133 | 4835 | 26/05/2009 |
| 28 | - | B1 | 35,46952681 | -5,9089001 | 83 | 2097 | 26/05/2009 |
| 29 | - | B1 | 35,45924365 | -5,86345 | 98 | 307 | 28/05/2009 |
| 30 | Moulay Abdessalam | B1 | 35,463944 | -5,868577 | 170 | 0 | 28/05/2009 |
| 31 | Sidi Sabir | B1 | 35,457409 | -5,848969 | 89 | 1927 | 01/06/2009 |
| 32 | Sidi el Mansour | B1 | 35,482637 | -5,855304 | 59 | 1751 | 01/06/2009 |
| 33 | Mohammed el Mouden | B1 | 35,468711 | -5,910368 | 99 | 0 | 26/05/2009 |
| 34 | Oulad el Bakal | B1 | 35,473389 | -5,911793 | 99 | 0 | 26/05/2009 |
| 35 | Sidi Ahmed | B2 | 34,805 | -5,83104 | 242 | 13813 | 02/04/2008 |
| 36 | Sidi Amour Al Hadi | B2 | 34,78078 | -5,84552 | 231 | 46469 | 29/03/2008 |
| 37 | Sidi Aamer | B2 | 34,78259 | -5,84895 | 330 | 2870 | 05/04/2008 |
| 38 | Lalla Aycha | B2 | 34,76104 | -5,83103 | 100 | 0 | 01/04/2008 |
| 39 | Sidi Salam | B2 | 34,79808 | -5,81986 | 254 | 1566 | 02/04/2008 |
| 40 | Sidi Boubkar Al Majdoub | B2 | 34,77682 | -5,81684 | 183 | 10961 | 05/04/2008 |
| 41 | Sidi Mohamed Ben Ali | B2 | 34,77619 | -5,80645 | 181 | 11542 | 03/04/2008 |
| 42 | Sidi M'barek | B2 | 34,76014 | -5,80204 | 231 | 0 | 03/04/2008 |
| 43 | Moulay Laarby | B2 | 34,75651 | -5,85589 | 193 | 5296 | 01/04/2008 |
| 44 | Sidi Bouib | B2 | 34,78008 | -5,83171 | 251 | 0 | 05/04/2008 |
| 45 | Sidi Sidaafy | B2 | 34,76707 | -5,83841 | 161 | 500 | 01/04/2008 |
| 46 | Sidi Laârbi Imsbahi | B2 | 34,78609 | -5,82313 | 347 | 13633 | 05/04/2008 |
| 47 | Sidi Houich | B2 | 34,78473 | -5,82078 | 321 | 0 | 06/04/2008 |
| 48 | Sidi Salhi | C1 | 35,47568 | -5,78664 | 253 | 4511 | 19/05/2008 |
| 49 | Sidi Zhayri | C1 | 35,43999 | -5,76063 | 418 | 1571 | 21/05/2008 |
| 50 | Sidi Habib | C1 | 35,46103 | -5,74858 | 901 | 48953 | 26/05/2008 |
| 51 | Sidi Mehdi Bekkali | C1 | 35,43892 | -5,71046 | 486 | 3400 | 28/05/2008 |
| 52 | Sidi Bouknadel | C1 | 35,47365 | -5,78691 | 203 | 0 | 19/05/2008 |

| Sacred site number | Sacred site name | Landscape section | North (GCS Merchich) | East (GCS Merchich) | Altitude (m) | Spatial extent (m ²) | Date |
|--------------------|----------------------------------|-------------------|----------------------|---------------------|--------------|----------------------------------|------------|
| 53 | Jbania | C1 | 35,48074 | -5,78101 | 320 | 28513 | 20/05/2008 |
| 54 | Sidi Naji | C1 | 35,4838 | -5,77853 | 311 | 85 | 20/05/2008 |
| 55 | Sidi Brânes | C1 | 35,43375 | -5,74371 | 467 | 9747 | 21/05/2008 |
| 56 | Lmkabr Ihabtia | C1 | 35,43678 | -5,74002 | 454 | 7481 | 21/05/2008 |
| 57 | Sidi Aissa | C1 | 35,478578 | -5,788727 | 202 | 11275 | 10/04/2009 |
| 58 | Sidi Ahmed Cherif | C1 | 35,468835 | -5,782995 | 316 | 10208 | 16/04/2009 |
| 59 | Sidi Ali lhaj | C2 | 35,03919 | -5,68512 | 616 | 0 | 07/05/2008 |
| 60 | Sidi Abdellah lhaj | C2 | 35,041 | -5,69985 | 631 | 228 | 07/05/2008 |
| 61 | Jbania kdima | C2 | 35,03999 | -5,69975 | 636 | 1906 | 07/05/2008 |
| 62 | Sidi Allâl el Morjâni | C2 | 35,097688 | -5,706562 | 417 | 636 | 22/04/2009 |
| 63 | Sidi Lâhsene Ech Cherff | C2 | 35,06691 | -5,73924 | 320 | 614 | 07/04/2008 |
| 64 | Sidi Mohammed ben Ali | C2 | 35,071989 | -5,708284 | 436 | 7064 | 21/04/2009 |
| 65 | Sidi Ahmed el Asrî | C2 | 35,07932 | -5,709924 | 494 | 0 | 21/04/2009 |
| 66 | Rija Ibled | C2 | 35,03779 | -5,68017 | 698 | 13680 | 07/05/2008 |
| 67 | Jbania jdida | C2 | 35,03703 | -5,70104 | 667 | 2739 | 07/05/2008 |
| 68 | Azib Fouki | C2 | 35,07401 | -5,68948 | 525 | 6232 | 15/05/2008 |
| 69 | Sidi bou Zradi | D | 35,440179 | -5,533571 | 190 | 2230 | 10/05/2009 |
| 70 | Sidi el Fkih Ahmed | D | 35,449054 | -5,553357 | 327 | 4024 | 11/05/2009 |
| 71 | Sidi Salah | D | 35,412293 | -5,558196 | 574 | 654 | 06/05/2009 |
| 72 | Sidi Makhfi | D | 35,41473 | -5,55284 | 458 | 6369 | 02/06/2008 |
| 73 | Sidi el Mokhfi | D | 35,403962 | -5,549827 | 538 | 7475 | 06/05/2009 |
| 74 | Sidi Mohammed ben Rabah | D | 35,4139 | -5,55045 | 414 | 6509 | 01/06/2008 |
| 75 | Sidi el Mokhfi, Sidi Ali el Wali | D | 35,420599 | -5,529978 | 277 | 5957 | 10/05/2009 |
| 76 | Sidi Arabî | D | 35,39882 | -5,52983 | 444 | 17661 | 05/06/2008 |
| 77 | Sidi el Mokhfi | D | 35,405914 | -5,525829 | 286 | 11008 | 07/05/2009 |
| 78 | Sidi el Mokhfi | D | 35,418712 | -5,514597 | 300 | 2504 | 08/05/2009 |
| 79 | Sidi el Haj bou Harrâz | D | 35,40988622 | -5,50349582 | 617 | 0 | 28/03/2009 |
| 80 | Kaâ Louta | D | 35,41051 | -5,53721 | 405 | 7251 | 31/05/2008 |
| 81 | Sidi Blak | E | 35,14633 | -5,59945 | 422 | 631 | 27/04/2009 |
| 82 | Sidi Abd el Jebâr | E | 35,15389 | -5,607306 | 417 | 8604 | 27/04/2009 |
| 83 | Sidi Lâhsene | E | 35,14827 | -5,59232 | 329 | 5815 | 22/04/2008 |
| 84 | Sidi Ali el Hâj | E | 35,13864 | -5,59799 | 419 | 2593 | 24/04/2009 |
| 85 | Sidi Mohammed el Haj | E | 35,12348 | -5,59166 | 390 | 0 | 26/04/2008 |
| 86 | Sidi Ahmed ben Hmidane | E | 35,1196 | -5,59033 | 387 | 9625 | 24/04/2008 |
| 87 | Lalla Hammiouch | E | 35,11845 | -5,59573 | 467 | 3619 | 25/04/2008 |
| 88 | Sidi Dar Beni Yaâkoub | E | 35,11365 | -5,60081 | 589 | 4282 | 30/04/2008 |
| 89 | Sidi abdellah ben attou | E | 35,11496 | -5,60641 | 676 | 0 | 01/05/2008 |
| 90 | Sidi Aâfia | E | 35,11812 | -5,60562 | 638 | 4455 | 01/05/2008 |
| 91 | Souk Oualja | E | 35,162301 | -5,584754 | 435 | 3722 | 25/04/2009 |
| 92 | Lmssala | E | 35,16104 | -5,583 | 460 | 6486 | 02/05/2008 |
| 93 | Sidi Mohammed Ben Nouar | E | 35,113125 | -5,555227 | 294 | 6953 | 29/04/2009 |
| 94 | Sidi Oumran | E | 35,11607 | -5,59125 | 424 | 6436 | 25/04/2008 |
| 95 | Sidi el Maanni | E | 35,11956 | -5,58644 | 348 | 12937 | 27/04/2008 |
| 96 | Sidi Ali Lhaj | E | 35,12269 | -5,59707 | 468 | 12358 | 30/04/2008 |
| 97 | Sidi Hakmoun | E | 35,12224 | -5,59012 | 371 | 0 | 30/04/2008 |
| 98 | Sidi Ibrahim | E | 35,13795 | -5,59234 | 378 | 4084 | 02/05/2008 |
| 99 | Sidi Abdelaziz | E | 35,141138 | -5,590408 | 316 | 7997 | 02/05/2008 |
| 100 | - | E | 35,138027 | -5,594634 | 406 | 2995 | 24/04/2009 |
| 101 | Jamâa el Kobor | E | 35,165954 | -5,586336 | 485 | 1091 | 25/04/2009 |
| 102 | - | E | 35,143637 | -5,598961 | 418 | 2989 | 27/04/2009 |
| 103 | Lalla Marima | E | 35,146698 | -5,62235 | 583 | 17125 | 28/04/2009 |
| 104 | Sidi Slahna | E | 35,147656 | -5,619601 | 597 | 4299 | 28/04/2009 |
| 105 | - | E | 35,147853 | -5,61779 | 564 | 1284 | 28/04/2009 |

Sacred site number is used in table 7. Landscape sections according to figure 1. Site name is generally identical to the name(s) of the related saints if identifiable. Date is the date of survey.

Appendix 2 – Descriptions of the habitat types

Forests

Forests are defined as having a tree cover of at least 10% in the tree layer.

Closed forests (generally > 50% tree cover)

Degradation processes occur mainly under the canopy while the canopy itself remains more or less intact. The cover of the shrub layer depends either on the cover of the tree layer or is reduced by pasturing, for cork harvesting or burying activities.

Closed forests with forest species in the shrub and herb layer (ClosedForestNatural), Appendix 3/picture 1

The tree layer of these forest patches is intact with tree cover > 70% in most cases, in few stands pollarding was observed. The shrub layer consists of tree species or forest typical shrub species of the Pistacio-Rhamnetalia with at least 25% cover. Since pasturing and fire are usually absent from this habitat type, the herb layer is dominated by forest floor species or regeneration of trees. These forest stands are the most natural vegetation found on the SNS probably being very close to the potential natural vegetation. Dominating tree species are *Quercus suber* and *Quercus coccifera* in most stands, *Olea europea*-stands are rare in this habitat type.

Closed forests with shrub layer and without forest floor species in the herb layer (ClosedForestShrub), Appendix 3/picture 2

In these forests the tree cover is lower, tree species or forest typical shrubs of the Pistacio-Rhamnetalia occur with at least 25% cover in the shrub layer. Because of higher but still moderate grazing pressure shrubs or non-nitrophytic therophytes occur instead of species typical for the forest understorey. Although missing in the herb layer, tree species in the shrub layer often ensure the regeneration of the forest. The dominating tree species is *Quercus suber* in most stands, *Quercus coccifera*- and *Olea europea*-stands are rare in this habitat type.

Closed forest without shrub layer (ClosedForestNoShrub), Appendix 3/picture 3

These stands are also characterized by a more or less intact tree layer with tree cover > 70% in most cases. The shrub layer is missing or covers less than 25%. Often shrubs were removed for easier cork removal or burial activities. The herb layer is built by seedlings and saplings of tree or shrub species or non-nitrophytic therophytes indicating low or moderate grazing intensity. These stands are dominated by *Quercus suber*, *Olea europaea* or *Quercus coccifera*.

Closed forest without shrub layer but with a nitrified herb layer (ClosedForestNitro), Appendix 3/picture 4

In these forest stands under an often closed canopy the herb layer is dominated by nitrophilous therophytes such as *Hordeum murinum* or *Plantago lagopus*. The forests are often used as shelter by cattle and thus are heavily grazed and trampled. The shrub layer is missing. The

natural regeneration of the forest is missing over a longer period resulting in over-aged forest stands. The dominating tree species are *Quercus suber* or *Olea europaea*. *Quercus coccifera*-stands do not occur in this category.

Closed forest with Cisto-Lavanduletea-shrubs (ClosedForestCistus), Appendix 3/picture 5

In these forest stands the canopy cover is already reduced but still higher than 50% in most cases. The shrub and/or herb layer is built by *Cistus*-shrubs of at least 25% cover probably due to forest floor fires. Grazing pressure is high in these forests, the natural regeneration of the tree species is missing over a longer period resulting in over-aged forest stands. The dominating tree species is *Quercus suber* throughout.

Open forests (25-50% tree cover)

In these habitat types, degradation processes occur under the open canopy as well as in the tree layer itself. The tree cover is markedly reduced by more intense pollarding, logging or natural mortality of the trees.

Open forest with forest floor species in the herb layer (OpenForestNatural), Appendix 3/picture 6

Although the tree layer is opened, these forest stands are still characterized by an intact understorey with high cover of typical forest shrubs or trees in the shrub layer and forest floor species in the herb layer. This shows that degradation processes actually influence only the tree layer while the degradation pressure on the understorey is low. Renewal of the canopy trees through natural regeneration is possible. Dominating tree species are *Quercus suber* and *Quercus coccifera*. *Quercus canariensis* is co-dominant in one stand.

Open forests with a shrub layer and without forest floor species in the herb layer (OpenForestShrub), Appendix 3/picture 7

In these stands tree and shrub layer are similar to these in habitat type 6, but the herb layer is more altered. Forest specific species are missing. The natural regeneration is lacking in the last years. The dominating tree species are *Quercus suber* and *Olea europaea*. *Quercus coccifera* plays a minor role in this habitat type.

Open forests without shrub layer (OpenForestNoShrub), Appendix 3/picture 8

Under an open tree canopy and a sparse shrub layer (less than 25%), the ground vegetation is dominated by *Cistus*-shrubs and/or non-nitrophytic therophytes indicating high disturbance through fire and/or grazing. Survival of these over-aged forests is insecure since the tree layer is markedly reduced and natural regeneration already missing for a longer period. The most frequent and dominant tree species are *Olea europaea* and, to a minor extent, *Quercus suber*. *Quercus rotundifolia* is co-dominant in one stand.

Sparse forests (10-25% tree cover)

In these forest types the degradation of the tree layer is very advanced. The forest stands of this type look more like a matorral with some emergent trees than like a forest. Consequently a microclimate typical for the forest interior is missing. However, under the sparse tree layer almost exclusively forest typical shrub or tree species occur in the shrub layer.

Sparse forests with forest floor species in the herb layer (SparseForestNatural), Appendix 3/picture 9

Under the sparse tree cover, a very dense shrub layer of potential tree species and shrubs of the Pistacio-Rhamnietalia is developed. Under this, often dense shrub cover forest specific herbs dominate the herb layer. This habitat type is characterized by a high degradation in the tree layer through logging, pollarding and/or fire and a low grazing pressure over decades.

Sparse forests without forest species in the herb layer (SparseForestLessNatural), Appendix 3/picture 10

This habitat type is defined by a sparse tree layer and missing forest floor species in the herb layer. If the shrub layer is dense, the cover of the herb layer is low. If the shrub layer is poorly developed, light demanding species dominate the herb layer.

Forest succession

Forest succession (Succession), Appendix 3/picture 11

This habitat type is characterized by a missing tree layer (< 10%) and the layer type tree species covering at least 50% of the shrub layer. Although almost all layertypes can occur in the herb layer, grazing pressure is generally high in this habitat type. The dominating species is *Olea europaea* in most cases, often as stump sprouts or heavily pollarded. Successional stages with *Quercus*-species are rare.

Shrubland

Shrubland dominated by shrub species of the Pistacio-Rhamnietalia (ShrubPistacio), Appendix 3/picture 12

This habitat type contains higher shrublands dominated by *Pistacia lentiscus* and/or *Erica arborea*. Although almost all layertypes can occur in the herb layer, grazing pressure is generally high in this habitat type. Additionally, some hedges dominated by *Rubus ulmifolius* belong to this habitat type.

Shrubland dominated by *Chamaerops humilis* (Chamaerops), Appendix 3/picture 13

This type summarizes shrublands dominated by *Chamaerops humilis*. These shrublands are often vegetation mosaics where *Chamaerops humilis* and therophytic or perennial herb communities alternate on a small scale. On SNS with low grazing pressure, *Chamaerops humilis* grows higher than 0.5m and then can serve as a nurse plant for grazing sensitive species. Single individuals of *Chamaerops humilis* can grow over 2m under such conditions, on one SNS even a *Chamaerops humilis*- "forest" was found with *Chamaerops humilis* plants up to 5m high dominating the whole SNS. Under higher grazing pressure *Chamaerops*-shrubs are generally lower than 0.5m and then often lost their function as a nurse plant.

Shrubland dominated by shrub species of the Cisto-Lavanduletea (Shrub Cistus), Appendix 3/picture 14

This habitat type represents shrublands dominated by species of the genus *Cistus*. The higher shrublands ($\geq 50\text{cm}$) are dominated by *Cistus monspeliensis*. The more abundant lower shrublands are mostly dominated by *Cistus crispus*, rarely by *Cistus salviifolius* or *Cistus monspeliensis*. In higher altitudes *Cistus ladanifer* dominates in a few sites. This habitat type often occurs after fire.

Herbaceous vegetation

Perennial herb-communities (Pteridium), Appendix 3/picture 15

This habitat type is characterized by perennial herbs. The tree layer is missing, the shrub layer is sparse. The dominating species is in most cases *Pteridium aquilinum*, in few patches the perennial grasses *Dactylis glomerata* and *Hordeum bulbosum* are dominant. The dominance of perennial herbs indicates a moderate grazing influence on these SNS.

Asphodelus ramosus-communities (Asphodelus), Appendix 3/picture 16

This habitat type is characterized by a moderate cover of *Asphodelus ramosus* often in a mosaic with either *Chamaerops humilis* or perennial or therophytic herbs.

Non- or subnitrophytic therophyte communities (Therophytes), Appendix 3/picture 17

This habitat type is dominated by non- or subnitrophilous therophytes of the Thero-Brometalia or Tuberarietalia guttatae. Dominating species are *Rumex bucephalophorus*, *Vulpia alopecuros*, *V. geniculata* or *Aegilops geniculata* on mostly sandy soils. In few patches a sparse tree or shrub cover is present, in most cases trees and shrubs are absent.

Nitrified therophyte communities (TherophytesNitro), Appendix 3/picture 18

This habitat type is characterized by the nitrophilous therophytes *Plantago lagopus* and *Hordeum murinum*. Shrubs occur with very low cover, trees are absent. These patches of vegetation are often heavily trampled or used as a resting place by cattle.

Sparse vegetation (Sparse), Appendix 3/picture 19

This habitat type is defined by a total vegetation cover < 30% due to very intense trampling. The shrub layer is absent, isolated trees occur in few patches. Dominant species are nitrophilous or non-nitrophilous therophytes. Vegetation dominated by non-native tree or shrub species

Planted or subspontaneous non-native tree or shrub species (NonNative), Appendix 3/picture 20

Species dominating this habitat type are *Opuntia* spec. and *Eucalyptus* spec. Hedgerows with non-native trees or shrubs such as *Opuntia* spec. were found on several SNS, however the minimum mapping unit of 100m² was not reached in most cases.

Appendix 3 – Illustrations of the habitat types



Résumés de thèses

Alma HECKENROTH

2017

Évaluation des méthodes de phytostabilisation adaptées à la restauration écologique d'une friche industrielle incluse dans une zone protégée : cas de l'usine de l'Escalette dans la zone cœur du parc national des Calanques

Evaluation of the methods of phytostabilisation adapted to the ecological restoration of brownfield included in a protected zone: case of the Escalette brownfield in the heart of the Calanques national park

Thèse de doctorat en sciences de l'Environnement de l'université d'Aix-Marseille, soutenue le 5 janvier 2017.

Jury – Jean-Louis MOREL (Pr, université de Lorraine), Alison D. MUNSON (Pr, université de Laval), Rapporteurs ; Thierry DUTOIT (Directeur de recherches, CNRS) ; Marie GUITTONNY-LARCHEVÊQUE (Pr, université du Québec) examinateurs ; Isabelle LAFFONT-SCHWOB (MCF, Aix-Marseille université) directrice ; Jacques RABIER (MCF, Aix-Marseille université) co-directeur ; Pascale PRUDENT (MCF, Aix-Marseille université) ; Philippe VIEUX (Directeur technique, Ortec, Générale de dépollution) invités.

Mots clés : phytostabilisation, plantes natives, restauration écologique, écotechnologies, métal(loïdes), Méditerranée, interactions sol-plante-microorganismes

Keywords: phytostabilization, native plants, ecological restoration, ecotechnologies, metal(loids), Mediterranean, soil-plant-microorganisms interactions

Sur le site de la friche industrielle de l'Escalette à Marseille, zone cœur du parc national des Calanques, une réflexion interdisciplinaire est menée pour développer des écotechnologies permettant de gérer la contamination diffuse du sol liée aux activités industrielles du XIX^e siècle. Les objectifs de cette thèse en écologie sont d'étudier la biodiversité locale pour optimiser les fonctions écosystémiques qui limitent les transferts d'éléments traces métalliques et métalloïdes (ETMM), et refunctionaliser les sols contaminés.

Une caractérisation in situ de la composition et la structure des communautés végétales natives et spontanées a été menée sur des sites contaminés par les ETMM. Cela a permis de sélectionner des plantes natives tolérantes à de fortes concentrations d'ETMM et de déterminer des zones d'intervention prioritaires. Dans un deuxième temps, la réponse de deux espèces pérennes natives (*Coronilla juncea* et *Globularia alypum*) à l'hétérogénéité en surface et en profondeur de la contamination des sols en ETMM a été évaluée in situ. Les interactions sol-plantes-microorganismes de la zone rhizosphérique ont également pu être appréhendées, en parallèle d'une expérience en conditions contrôlées visant l'évaluation de la stabilisation des ETMM par les micro-organismes du sol. Enfin, des essais de restauration écologique des communautés végétales natives ont été menés sur une zone qualifiée de hotspot de contamination à l'Escalette, à partir de la mise en place d'outils d'ingénierie écologique basés sur la création de microsites favorables, la capacité de plantes natives tolérantes à stabiliser les ETMM et les dynamiques de résilience des communautés végétales.

Les résultats de ces travaux de thèse indiquent qu'un siècle de contamination en ETMM a affecté de façon significative les communautés végétales en termes de composition, diversité et structure. Ils mettent en évidence que la tolérance de *C. juncea* et *G. alypum* à de fortes concentrations d'ETMM dans les sols implique des micro-organismes symbiotiques. Les résultats préliminaires des essais de restauration écologique confirment la méthode de sélection des espèces natives pour relancer une dynamique de végétation sur sols très contaminés et l'importance de créer des niches favorables dans des milieux (semi-)arides hétérogènes. Ils apportent une contribution au développement d'écotechnologies pour la restauration des sols contaminés dans un contexte méditerranéen.

In the area of the Calanques National Park (Marseille, southeastern France), an interdisciplinary project is carried out on the Escalette brownfield, in order to develop ecotechnologies to manage the diffuse contamination of the soils, linked to the past industrial activities (19th century). The objectives of this PhD work in ecology are to study the local biodiversity to optimize the ecosystem functions which limit the transfers of metals and metalloids (MM) and to restore the functions of the contaminated soils.

We developed an in situ characterization approach of the composition and structure of plant communities that grow on MM contaminated sites. This enabled the selection of native plants, tolerant to high concentrations of MM, and the identification of priority areas for intervention. In a second step, the response of two native perennial species (*Coronilla*

juncea and *Globularia alypum*) to surface and depth heterogeneity of MM soil contamination was evaluated in-situ. The soil-plant-microorganism interactions at the rhizosphere level have also been studied, along with an experiment under controlled conditions aiming at the evaluation of MM stabilization by soil microorganisms. Finally, ecological restoration trials of native plant communities were carried out in a polluted hotspot at l'Escalette, based on the implementation of ecological engineering tools using the creation of favorable microsites, the ability of native plants to stabilize MM and the resilience dynamics of plant communities.

The results of this PhD work indicated that a century of MM pollution pressure produced a significant correlation with plant community dynamics in terms of composition, diversity and structure. They showed that the tolerance of *C. juncea* and *G. alypum* to high soil MM concentrations involves symbiotic microorganism interactions. Preliminary results from ecological restoration trials confirmed the method for native plants species selection to recover a vegetation dynamic on highly polluted soils and the importance of creating favorable niches in heterogeneous (semi-) arid environments. They contribute to the development of ecotechnologies for the restoration of contaminated soils in a Mediterranean context.

Fabrication :

Transfaire / *naturalia*
PUBLICATIONS

04250 Turriers

www.transfaire.com

www.naturalia-publications.com

Achévé d'imprimer : octobre 2017

Editors-in-Chief: Dr **Élie Buisson**
et Dr **Brigitte Talon**

UMR CNRS IRD IMBE
Université d'Avignon, IUT
Site Agroparc, BP 1207
84911 Avignon cedex 09
France

Editorial Board

D^r **Pierre CHEVALDONNÉ**, CNRS, Université
Aix-Marseille, Marseille, France

D^r **Marc CHEYLAN**, EPHES, Montpellier,
France

D^r **Cécile CLARET**, Université Aix-
Marseille, Marseille, France

D^r **Bruno FADY**, INRA, Avignon, France

P^r **Thierry GAUQUELIN**, Université Aix-
Marseille, Marseille, France

D^r **Grant WARDELL-JOHNSON**, Université
Western, Australie

D^r **Raphaël Gros**, Université Aix-
Marseille, Marseille, France

D^r **Frédéric GUITER**, Université Aix-
Marseille, Marseille, France

P^r **Serge KREITER**, SupAgro, Montpellier,
France

D^r **Audrey MARCO**, École nationale
supérieure du paysage, Marseille,
France

P^r **Frédéric MÉDAIL**, Université Aix-
Marseille, Marseille, France

P^r **François MESLÉARD**, Université
Avignon-Tour du Valat, France

D^r **Tom PARKER**, San Francisco State
University, États-Unis

D^r **Philippe PONEL**, CNRS, Université Aix-
Marseille, Marseille, France

D^r **Roger PRODON**, EPHE, Montpellier,
France

D^r **Sandra SAURA-MAS**, Autonomous
University of Barcelona, Espagne

D^r **Isabelle SCHWOB**, Université Aix-
Marseille, Marseille, France

D^r **Thekla K. TSITSONI**, Aristotle
University of Thessaloniki, Grèce

D^r **Éric VIDAL**, IRD, France

D^r **Mercedes VIVAS**, Universidad of
Concepción, Chili

D^r **Ioannis VOGIATZAKIS**, Open University
of Cyprus, Chypre

ISSN 0153-8756

http://ecologia-mediterranea.
univ-avignon.fr

Guidelines for 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, marine biology, population biology, community ecology, forest ecology, marine ecology, genetic ecology, landscape ecology, microbial ecology, restoration ecology, plant and animal ecology, ecophysiology, palaeoecology, palaeoclimatology. The journal also publishes reviews, short communications, book reviews, Ph. D. thesis abstracts and comments on papers recently published in the journal. *ecologia mediterranea* invite conference organizers to get in touch with the editors for special issues as part of conference/symposium proceedings. Manuscripts are peer-reviewed by appropriate referees. The final decision to accept or reject the manuscript is made by the editors. To submit a paper, please send an electronic version of your paper to ecologia.mediterranea@imbe.fr (doc(x) or rtf). Please read the following guidelines to prepare your manuscript. When the article is accepted, the authors should take reviewer's comments into consideration. They will send back to the journal Editorial Office, within 2 months. After this deadline, the manuscript will be considered as a new submission.

TYPES OF MANUSCRIPTS
Please, mention the type of manuscript you are submitting on the first page of your submission.

Research article: research report of broad scope that is an original contribution to science. The typical length of research papers is about 6,000 to 8,000 words.

Short communication: brief report of new observations or of important findings that deserve publication before broader studies are completed. The typical length of short communications is about 3,000 to 4,000 words.

Reviews: critical appraisal of broad areas of investigation or research in Mediterranean ecology. The typical length of reviews is about 6,000 to 8,000 words.

Commentaries: opinion on topics recently published in *ecologia mediterranea* or essays on topics of general interest in Mediterranean ecology. The typical length of short communications is about 1,000 to 3,000 words.

Book review: critical appraisal of a Book interesting to the readers of *ecologia mediterranea*. Editors who wish to see their book reviewed in *ecologia mediterranea* should get in touch with the editors of the journal.

Ph. D. thesis abstracts: abstract of the Ph. D. thesis recently defended in the fields covered by *ecologia mediterranea*. Author, Year, Title, University (e.g. Ph. D. thesis defended on April, 4th 2014 at University of California, Irwin, USA, Lab xxx), Composition of board, Keywords, Abstract (1,000 words max.).

TYPES OF MANUSCRIPTS

Please, mention the type of manuscript you are submitting on the first page of your submission.

Research article: research report of broad scope that is an original contribution to science. The typical length of research papers is about 6,000 to 8,000 words.

Short communication: brief report of new observations or of important findings that deserve publication before broader studies are completed. The typical length of short communications is about 3,000 to 4,000 words.

Reviews: critical appraisal of broad areas of investigation or research in Mediterranean ecology. The typical length of reviews is about 6,000 to 8,000 words.

Commentaries: opinion on topics recently published in *ecologia mediterranea* or essays on topics of general interest in Mediterranean ecology. The typical length of short communications is about 1,000 to 3,000 words.

Book review: critical appraisal of a Book interesting to the readers of *ecologia mediterranea*. Editors who wish to see their book reviewed in *ecologia mediterranea* should get in touch with the editors of the journal.

Ph. D. thesis abstracts: abstract of the Ph. D. thesis recently defended in the fields covered by *ecologia mediterranea*. Author, Year, Title, University (e.g. Ph. D. thesis defended on April, 4th 2014 at University of California, Irwin, USA, Lab xxx), Composition of board, Keywords, Abstract (1,000 words max.).

MANUSCRIPT PREPARATION

Manuscripts (typewritten Times 12, with double line spacing) must be written in English or in French. 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. title in English and French, author(s) and address(es), abstract in English and French, an English short version (if English is not the language used in the article), keywords in English and French, text, acknowledgements, references, figures and tables (one / page). For the submission, figures and tables are integrated in the

word document and not sent separately. For research papers, the text should normally consist of 4 sections: introduction, methods, results, discussion which are not numbered. Subtitles are not be numbered either:

- Introduction
- Methods
 - Study site
 - Experimental design
 - Statistical analyses
- Results
- Discussion

Use lower-case letter type for names in the text and in the reference section. 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.

FIRST PAGE

The first page contains:

- 1) the type of manuscript (research paper, short communication, etc.);
- 2) the title of the article;
- 3) the names of the authors;
- 4) the address of each author + an email at least of the corresponding author;
- 5) the total number of words from the introduction to the references included.

ABSTRACTS, KEYWORDS AND SHORT VERSION

Abstracts should be no longer than 300 words. The English short version should not exceed one page long (1,000 words). Do not use more than six keywords. Keywords 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; ISI Journal Abbreviations Index). Check the manuscript 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.

IN-TEXT CITATIONS

The words "figure" and "table" 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 included in the word document after the section "References". Once the paper is accepted for publication, illustrations should be sent separately (3,000 dpi). All the illustrations should be cited and should have a legend.

REPRINTS

A pdf version will be supplied free of charge for each paper.

SUBSCRIPTION
(contact : ecologia@naturalia-publications.com)

1 year = 2 issues

| | Subscription | Postage | Total |
|---------------|--------------|---------|-------|
| France | 60 € | 6 € | 66 € |
| Europe | 60 € | 12 € | 72 € |
| World | 60 € | 16 € | 76 € |

Mail this subscription to:

SARL Transfaire
Avenue Maréchal Leclerc
F-04250 TURRIERS

Bank: CA SISTERON
IBAN: FR76 1910 6008 3913 9956 2600 062
BIC: AGRIFRPP891

Sommaire – Contents

| | |
|--|----|
| <i>Editorial – Éditorial</i> | 3 |
| Crookedness as a life strategy in Mediterranean karstic environment. The example of crooked oaks (<i>Quercus pubescens</i> L.) in the Paiolive ancient woodland, Ardèche, France A. SCHNITZLER, F. GUIBAL, J.-F. HOLTHOF, J. M. WALTER | 5 |
| Autoécologie et place des espèces du genre <i>Ruta</i> dans les formations végétales en Algérie nord-occidentale Z. BENNAOUM, H. BENHASSAINI | 19 |
| G-banding of the genus <i>Rattus</i> (rodent, <i>Muridae</i>) in Tunisia, occurrence of different banding of the sexual chromosome Y in the <i>norvegicus</i> species A. BEN IBRAHIM, I. BEN SALEM, M. CHETOU, S. NOUIRA | 37 |
| G-banding of the wood mouse <i>Apodemus sylvaticus</i> and the striped grass mouse <i>Lemniscomys barbarus</i> (Rodentia, <i>Muridae</i>) from Tunisia I. BEN SALEM, A. BEN IBRAHIM, M. CHETOU, S. NOUIRA | 43 |
| Carte d'état-major de la Corse (1864-1866). Occupation du sol et première analyse des forêts anciennes C. PANAIOTIS, T. BARTHET, D. VALLAURI, L. HUGOT, C. GAUBERVILLE, J. REYMANN, K. O'DEYE-GUIZIEN, P. DELBOSC | 49 |
| Conservation status of the vegetation of Sacred Natural Sites in north-western Morocco H. JÄCKLE | 65 |
| Résumés de thèses – Ph. D summaries A. HECKENROTH | 84 |

Revue indexée dans Pascal-Cnrs et Biosis

