

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

ecologia mediterranea

revue d'écologie terrestre et limnique



TOME XIV 1988

Fascicule 3/4

Directeur de la publication :

P. QUEZEL, Professeur Faculté des Sciences et Techniques Marseille St-Jérôme.

Secrétariat général :

G. BONIN, Professeur Laboratoire de Botanique et Ecologie Méditerranéenne, Faculté des Sciences et Techniques de Marseille St-Jérôme, assisté de Mmes C. ROLANDO, M. DOUGNY et de M. C. GABOURIAUT.

Comité de rédaction :

M. BARBERO, Professeur Marseille St-Jérôme.
M. BIGOT, Maître de recherches au C.N.R.S. Marseille St-Jérôme.
M. GIUDICELLI, Professeur Marseille St-Jérôme.

COMITE DE LECTURE

AKMAN, Y. Ankara Universiti-Fen Facultesi-Biyologie Bolumu. ANKARA TURQUIE
BARBAULT, R. E.N.S., rue d'Ulm, PARIS
BOURLIERE, F. Faculté de Médecine, rue des St-Pères, 75006 PARIS.
BOUVAREL, P. Centre national de recherches forestières. INRA. Champenoux, 54280 SEICHAMPS.
COSTA, M. Facultad de Farmacia. Dept de Botanica-Av. Blasco Ibanez-46010 VALENCIA ESPAGNE
DELAMARE-DEBOUTTEVILLE, C. Laboratoire d'Ecologie Générale, Museum National d'Histoire Naturelle, Avenue du Petit Château, 91800 BRUNOY.
DI CASTRI. C. N. R. S. Centre Louis Emberger Route de Mende B P 5010-34033 MONTPELLIER CEDEX.
DRACH, P. Laboratoire Arago, 66650 BANYULS-SUR-MER.
DU MERLE, P. INRA Station de Zoologie forestière Av. Vivaldi 84000 AVIGNON FRANCE.
GHABBOUR, S. Dept. Natural resources. Inst. African Res. & Stud. CAIRO UNIVERSITY GIZA EGYPT.
GUINOCHET, M. Laboratoire de Biologie Végétale, Université PARIS XI, 91006 ORSAY.
HOLLANDE, A. Laboratoire d'Evolution des Etres Organisés, Boulevard Raspail, 75006 PARIS.
JOLY, P. Faculté des Sciences, 67000 STRASBOURG.
LAMOTTE, M. Laboratoire de Zoologie, Ecole Normale Supérieure, rue d'Ulm, 75005 PARIS.
LEMEE, G. Laboratoire d'Ecologie Université PARIS XI, 91000 ORSAY.
LOISEL, R. Laboratoire de Botanique et Ecologie Méditerranéenne, Faculté St-Jérôme 13397 MARSEILLE CEDEX 13.
LONG, G. CNRS-CEPE. Ecothèque méditerranéenne. Route de Mende BP 5051 34033 MONTPELLIER CEDEX.
MARGARIS, N. S. Laboratory of Ecology-Faculty of Physics and Mathematics-THESSALONIKI GRECE.
OECHEL, W. Systems ecology research group-College of Sciences-San Diego State University SAN DIEGO ca. 92182 U. S. A.
OZENDA, P. Laboratoire de Botanique, Université de Grenoble, 38000 SAINT-MARTIN-D'HERES.
PONS, A. Laboratoire de Botanique Historique et Palynologie Faculté St Jérôme. 13397 MARSEILLE CEDEX 13. FRANCE.
RIOUX, J.-A. Laboratoire d'Ecologie Médicale, Faculté de Médecine, rue Auguste-Broussonet, 34000 MONTPELLIER.
TAYLOR, H. C. Botanical Research Unit- P O Box 471 - 76000 STELLENBOSCH-REPUBLIC OF SOUTH AFRICA.
VAN CAMPO. Palynologie Faculté des Sciences, 34000 MONTPELLIER.
VAN DER MAAREL, E. Växtbiologiska Institutionen Box 559, S-751 22 UPPSALA 1 - Sweden.

Les propositions de publication d'articles peuvent être adressées au Secrétaire Général :
G. BONIN, Laboratoire de Botanique et d'Ecologie Méditerranéenne,
Faculté des Sciences de St-Jérôme, - Rue H. Poincaré
13397 MARSEILLE Cedex 13

ecologia mediterranea

revue d'écologie terrestre et limnique

Importance relative des espèces endogènes et allochtones dans la structure des peuplements d'algues des rizières de Camargue.

A. VAQUER*

RESUME - Les rizières de Camargue ont pour principales caractéristiques un assèchement hivernal de plusieurs mois et un renouvellement complet très fréquent (20 à 30 fois) de l'eau de submersion pendant la saison de culture. Ces deux facteurs sont essentiels dans l'organisation des peuplements d'algues des rizières. L'observation de la structure des peuplements d'algues dans des rizières expérimentales et dans l'eau d'irrigation et une étude in vitro des algues issues de sols de rizières mis en culture au laboratoire montrent la double origine des algues de ces milieux.

Les apports d'espèces par l'eau d'irrigation pompée dans le Rhône uniformisent la flore algale des rizières. Les espèces issues des formes de résistance conservées dans le sol durant l'assèchement constituent les particularités de chaque rizière. La structure des peuplements résulte indifféremment des espèces allochtones ou des espèces endogènes, suivant que les conditions du milieu sont ou non favorables à leur développement à une période donnée.

SUMMARY - A several months post-cultivating drain and a frequently full replacement (20 to 30 times) of the submersion water during cultivation time are the main characteristics of the ricefields in the Camargue. The structure and the functioning of the algae communities in the ricefields is above all dependent on both these factors. The communities structure observations point out the double origin of the ricefields algae.

Species inflow with irrigation water pumped in the River Rhône lead to a standardization of the algae flora. The species growing from resistance forms, staying in the soil during the dried period, represent the distinctive components of each ricefield. The communities structure results equally from allochthonous or endogenous species, according to favourable environmental development factors for a given period.

MOT CLES : Camargue, Rizière, Algues, Peuplements, Colonisation.

INTRODUCTION

La colonisation d'un milieu aquatique intermittent et l'origine de ses peuplements d'algues sont des problèmes généralement peu discutés et les études portent le plus souvent sur des milieux permanents (lacs) où il est admis que les espèces sont toujours présentes, quelquefois en très petit nombre, et qu'elles se développent dès que les conditions leurs sont favorables (ROUND, 1973). A l'inverse, la situation dans les rizières est très différente puisque elles sont systématiquement asséchées pour de longues périodes et que, pendant la saison rizicole, elles sont régulièrement réalimentées en eau. Ces apports d'eau constituent un des facteurs essentiels dans le fonctionnement de l'écosystème de la rizière compte tenu de leur fréquence et de leur volume. En effet ils sont effectués à raison de 1 à 2 fois par semaine dans le cas d'une irrigation traditionnelle ou en continu dans le cas d'une irrigation dite "à la surverse", et ils représentent un renouvellement total de 20 à 30 fois de l'eau au cours d'une saison de culture. La nature temporaire du milieu est également un facteur déterminant mettant en cause la survie des espèces qui doivent alors adopter diverses modalités pour assurer leur pérennité. De nombreuses espèces du phytoplancton sont ainsi capables de former des spores de repos et/ou de résistance (MORRIS, 1980) qui se déposent sur le sol et perdurent tout au long de l'assèchement. Cependant, malgré ces contraintes, tant le phytoplancton (VAQUER, 1981) que le zooplancton (PONT, 1983) présentent des cycles de développement qui montrent un fonctionnement de l'écosystème rizière assez semblable à ceux connus dans les milieux naturels.

L'objet de cette note est de montrer l'importance relative des algues introduites avec l'eau d'irrigation et de celles issues de formes de résistance et/ou de repos dans l'organisation des peuplements d'algues dans les rizières. Elle constitue une approche originale et peu répandue des peuplements d'algues de ces milieux et plus généralement de ceux des milieux temporaires ouverts.

* Laboratoire d'hydrobiologie, Université de Provence, 3 place Victor Hugo - 13331 MARSEILLE Cedex 3 - FRANCE

METHODES.

Les algues transportées par l'eau d'irrigation et introduites dans les rizières ont été étudiées qualitativement et quantitativement lors des saisons rizicoles de 1976, 1977 et 1978 dans les rizières expérimentales déjà décrites dans une précédente note (PONT & VAQUER, 1984).

Les prélèvements effectués une fois par journée d'irrigation étaient constitués du mélange de volumes de 60 cm³ récoltés toutes les trente secondes et pendant 10 minutes au niveau du déversoir servant à mesurer le volume d'eau introduit dans la rizière lors des irrigations. Cette méthode a permis de sous-échantillonner chaque fois 10 à 40 m³ d'eau pénétrant dans la rizière. Sur les mêmes échantillons les densités d'algues ont été déterminées par numération suivant la technique d'UTERMOHL (1958) et les pigments chlorophylliens ont été dosés suivant les techniques décrites dans un rapport du SCOR-UNESCO (1969). Pour vérifier la bonne représentativité de cet échantillonnage, des mesures des concentrations de chlorophylle dans l'eau du canal d'irrigation, ont été effectuées à des intervalles de 2 à 5 heures au cours d'une même irrigation. Ces mesures ont été répétées à quelques reprises pendant la saison rizicole. Les résultats de ces mesures montrent leur stabilité au cours d'une même journée (Tableau 1). La

Tableau 1 - Concentrations en chlorophylle *a* (en µg.l⁻¹) mesurées à différentes heures dans l'eau apportée dans le canal d'irrigation au cours de quelques journées

Dates	Heures de la journée						
	11	12	14	15	16	18	19
1 Mai	.	10,3	.	.	11	.	10,2
2 Mai	.	9,7	.	10,5	.	.	.
8 Mai	11,6	.	14,1	.	15,9	.	.
16 Mai	20,4	.	.	.	21,4	.	.
1 Juin	.	8,8	.	8,7	.	.	.
14 Juin	10,3	11,4	.

comparaison des listes floristiques a été effectuée à l'aide de l'indice de coïncidence ou indice de similarité de SØRENSEN (LEGENDRE & LEGENDRE, 1984) :

$$I_c = 2*a / (b+c)$$

où a est le nombre d'espèces communes à deux listes, b et c sont les nombres d'espèces de chacune des listes. Cet indice vaut donc 1 si les deux listes sont strictement identiques. Ainsi, aucune variation floristique significative n'apparaît au cours d'une même irrigation. La comparaison des deux prélèvements du 1/06/78 analysés séparément montre clairement leur similitude floristique. Le nombre total d'algues dans chacun d'eux est respectivement de 727 et 863 organismes par ml pour le même nombre d'espèces (21). Le nombre d'espèces communes au deux échantillons est de 15 et l'indice de coïncidence est donc de 0,714. Le nombre d'algues appartenant aux espèces propres à chaque échantillon ne représente que 2,4% de l'effectif total pour le premier et de 2,5% pour le second. Enfin, les algues appartenant au 10 espèces communes les plus abondantes représentent 76,9% et 82,4%. De même, il existe une très grande similitude entre les prélèvements du 1/05 et du 2/05/78 (indice de SØRENSEN = 0,667). L'échantillonnage adopté permet donc d'estimer convenablement les quantités d'algues apportées par l'eau d'irrigation.

En ce qui concerne les formes de résistance, une vingtaine de prélèvements de sol des rizières expérimentales ont été recueillis à sec juste avant la période rizicole puis réunis en un seul échantillon homogénéisé. Cet échantillon a été réparti dans des cristallisoirs qui ont été mis en eau simultanément dès le début de la campagne rizicole avec de l'eau d'irrigation filtrée à 1,2 µm (filtre Whatman GF/C). Durant toute l'expérience ces cristallisoirs sont maintenus à l'extérieur et protégés de la poussière. Des listes floristiques ont été établies à partir de chaque échantillon moyen constitué du mélange de l'eau et de la surface du sédiment de 3 cristallisoirs mis en eau pour chaque durée d'expérience (7, 10, 15, 30 et 60 jours). Pour la commodité, ces expériences de remises en eau de sol en cristallisoir seront dénommées par la suite "cultures".

RESULTATS

L'inventaire général des algues des rizières de Camargue, effectué entre 1975 et 1979, est donné en annexe. Les espèces trouvées par BOURRELLY & MANGUIN (1950) dans une rizière en 1948 et par JUILLET (1951) en 1950 y sont également notées. Cette liste est mise en parallèle avec l'inventaire effectué dans les eaux d'irrigation et avec la liste des espèces trouvées dans

les cultures expérimentales *in vitro*. Quelques 425 espèces d'algues réparties en 126 genres ont été déterminées; 341 de ces espèces proviennent des rizières. Les Diatomées font la plus grande différence entre les flores des rizières et de l'eau d'irrigation, avec 70 espèces trouvées uniquement dans cette dernière.

Dans les rizières, les Chlorophycées, avec notamment l'ordre des Chlorococcales et celui des Zygnématales, représentent 47,8% des espèces reconnues (Tableau 2). Les Diatomophycées viennent ensuite avec 29% des espèces; les Euglénophycées et les Cyanophycées en rassemblent respectivement 12,3 et 7,3%. Les autres groupes se partagent les 3,5% restantes.

1 - Les algues issues des formes de résistance.

Les algues identifiées à partir des cultures au laboratoire sont représentées par 69 espèces appartenant à tous les groupes. Parmi ceux-ci, les Diatomées sont très mal représentées puisque seules ont été identifiées *Nitzschia acicularis*, *Diatoma vulgare*, *Navicula cuspidata*, *Hantzschia amphioxys*. En fait le nombre d'espèces issues des cultures de sol est plus élevé qu'il n'apparaît ici car certaines n'ont pas pu être déterminées, à cause d'un nombre d'individus trop réduit pour permettre l'observation des caractères morphologiques nécessaire à leur détermination ou à cause de l'absence des formes de reproduction. Il s'agit surtout d'espèces appartenant aux genres *Carteria*, *Chlamydomonas*, *Oedogonium*, *Staurastrum*, *Spirogyra*, *Mougeotia* pour les Chlorophycées et *Nitzschia*, *Navicula*, *Melosira*, *Gyrosigma*, *Amphora* pour les Diatomophycées.

A l'exception des Diatomées, les proportions des différents groupes sont les mêmes que dans les rizières (Tableau 2) et il faut noter l'abondance particulière des Zygnémales et notamment des *Desmidiaceae*. Toutefois seulement 28,9 % des espèces de l'inventaire général des rizières ont été retrouvées du fait que les sols mis en eau au laboratoire proviennent uniquement de 2 rizières expérimentales alors que plus de 100 rizières ont été visitées pour constituer l'inventaire général. Cela est bien démontré par la présence *in vitro* de 2 espèces seulement de Characées parmi les huit recensées pour l'ensemble des rizières de Camargue (GUERLESQUIN & VAQUER, 1980). Cependant il faut souligner que la plupart des espèces abondantes et fréquentes dans la majorité des rizières ont été retrouvées en culture expérimentale.

Concernant uniquement les espèces microscopiques, les résultats de l'expérimentation effectuée au laboratoire, groupés dans le tableau 3, indiquent clairement que plus de la moitié des espèces peuvent apparaître dès la première semaine de submersion. Il est remarquable de constater que toutes les Volvocales, sauf *Phacotus lenticularis*, sont présentes dans les cultures de première semaine et se raréfient dès la deuxième semaine. Ces résultats sont à rapprocher des observations *in situ* qui montrent également la

Tableau 2 - Composition (en nombre de genres et d'espèces) de la flore des rizières de Camargue et de l'eau d'irrigation suivant les principaux groupes systématiques. Nombre d'espèces obtenues à partir de cultures de sols *in vitro*.

	RIZIÈRES		IRRIGATION		TOTAL (I+R)		Espèces Communes	Espèces Cultures
	Genres	Espèces	Genres	Espèces	Genres	Espèces		
CHLOROPHYCEES								
Volvocales	14	17	12	13	14	17	13	6
Chlorococcales	26	80	23	54	27	88	49	27
Zygnematales	11	43	4	6	11	43	4	16
Charales	1	8	0	0	1	8	0	2
Autres ordres	11	15	0	0	11	15	0	0
s/total	63	163	39	73	64	171	66	51
CHRYSOPHYCEES	2	2	2	2	2	2	2	0
DIATOMOPHYCEES	27	99	33	143	34	174	70	-
XANTHOPHYCEES	3	4	1	1	3	4	1	0
PYRRROPHYCEES	4	6	3	4	4	6	4	2
EUGLENOPHYCEES	7	42	5	18	7	42	16	6
CYANOPHYCEES	11	25	4	4	12	26	4	-
TOTAL	117	341	87	245	126	425	163	

diminution de la richesse spécifique et de l'abondance de ce groupe au cours du premier mois de riziculture. Une mention particulière doit être attribuée à *Pandorina morum* et *Eudorina elegans* qui sont les algues dominantes des 15 premiers jours de culture dans la rizière expérimentale en 1978. Elles sont aussi dominantes dans les cultures de 7 à 10 jours. L'observation approfondie de la flore d'irrigation a montré l'absence totale de ces deux espèces pendant cette période; les populations de ces deux algues sont bien exclusivement originaires du sol. Le cas de *Scenedesmus acutus* est absolument analogue. Il est tout à fait remarquable que ces Volvocales et ce *Scenedesmus*, présents dans les cultures les plus courtes, soient complètement absentes par la suite: les éventuelles formes de résistance de ces espèces nouvellement élaborées ne semblent pas pouvoir reprendre spontanément leur activité.

Un autre cas intéressant est celui des Characées dont l'apparition au bout de trois semaines de culture correspond à l'observation à la fin du même laps de temps, de leur germination dans la rizière. Il est intéressant de noter que les Characées trouvées dans les rizières expérimentales ont poussé dans des milieux qui n'avaient pas été mis en eau depuis une dizaine d'années.

Tableau 3 - Espèces d'algues issues du sol d'une rizière expérimentale à la Tour du Valat et d'une rizière expérimentale du mas de St Germain (*) après 7, 10, 15, 30 et 60 jours de submersion *in vitro*.

Espèces	Nbre de jours de culture							Espèces	Nbre de jours de culture						
	7	7	10	15	15	30	60		7	7	10	15	15	30	60
<i>Eudorina elegans</i> *	+	+	+					<i>Closterium parvulum</i>	+	+	+	+	+	+	+
<i>Pandorina morum</i> *	+	+	+					<i>Cl. moniliferum</i>	+						
<i>Chlorogonium elongatum</i>	+							<i>Cl. subulatum</i>		+	+				+
<i>Volvocales unicellulaires</i> * (1)	+	+						<i>Cl. strigosum</i>		+	+		+		
<i>Spaerellopsis sp.</i> *	+	+						<i>Cl. venus</i>			+	+			+
<i>Gonium pectorale</i>	+	+						<i>Cl. acerosum</i> *						+	+
<i>Phacotus lenticularis</i>					+	+	+	<i>Cl. ehrenbergii</i>							+
<i>Scenedesmus acutus</i> *	+	+	+	+	+			<i>Cl. calosporum</i>							+
<i>Sc. quadricaudata</i> *	+	+	+	+	+	+	+	<i>Cl. leibleini</i>							+
<i>Sc. armatus</i>	+	+						<i>Cosmarium laeve</i> *		+	+	+	+	+	
<i>Sc. acuminatus</i> *		+						<i>C. subcostatum (et var. minor)*</i>		+		+		+	
<i>Sc. bijugatus</i>				+		+	+	<i>C. reniforme</i>		+		+			+
<i>Sc. intermedius</i> *						+		<i>C. turpini var. eximium</i>		+					+
<i>Sc. arcuatus</i>						+		<i>C. formosulum</i>		+					
<i>Sc. denticulatus</i>				+				<i>C. quadrum var. subulatum</i>							+
<i>Tetraedron caudatum</i>	+			+				<i>Trachelomonas hispida</i>		+					
<i>T. victoriae</i>				+				<i>T. labiata</i>		+					
<i>Actinastrum hantzschii</i> *	+	+		+				<i>T. ovata</i>		+					
<i>Oocystis solitaria</i> *				+	+			<i>T. volvocina</i>		+					+
<i>Dictyosphaerium pulchellum</i> *				+		+		<i>Euglena tripteris</i>		+					
<i>Ankistrodesmus convolutus</i> *					+			<i>Phacus pleuronectes</i>			+				
<i>Monoraphidium griffithii</i> *				+	+	+	+	<i>Cryptomonas ovata</i>		+	+	+		+	+
<i>Shroederia setigera</i> *					+			<i>Chara vulgaris</i> *						+	+
<i>Pediastrum boryanum</i> *				+		+	+	<i>Ch. braunii</i> *						+	+
<i>P. duplex</i>				+				<i>Nitzschia acicularis</i>		+	+	+	+		
<i>Coelastrum microsporum</i> *							+								

2 - Les espèces introduites avec l'eau d'irrigation.

Globalement, il y a peu de changements dans la composition de la flore algale de l'eau d'irrigation au cours de la saison. Dominée par les Diatomées centriques en début de saison, cette flore s'enrichit ensuite avec des espèces le plus souvent très peu abondantes dont certaines, les *Coelastrum* et les *Pediastrum*, se retrouvent et se développent en rizière.

La plupart des espèces d'algues introduites lors des irrigations proviennent directement du Rhône. Les compositions floristiques des échantillons prélevés à la prise d'eau du Rhône et ceux prélevés à l'entrée dans la rizière sont tout à fait comparables (Tableau 4).

La flore de l'eau du canal d'irrigation s'enrichit au cours de son transit qui dure au moins 24 heures. Par ailleurs, quand il n'y a pas d'alimentation du canal par pompage au Rhône, la stagnation de l'eau peut favoriser le développement de certaines espèces. Cependant la plupart des espèces nouvelles par rapport à celles de l'eau du Rhône présentent de faibles densités.

Un grand nombre d'espèces sont communes à l'eau d'irrigation et à l'eau de la rizière; ce sont en particulier des Volvocales et des Chlorococcales (Tableau 2). Ceci se traduit par un indice de similitude relativement élevé (0,56) pour la totalité de l'inventaire.

Cependant un certain nombre d'espèces communes sont éphémères dans les rizières, comme *Synura petersenii*, *Dinobryon sertularia*, *Ceratium hirundinella*, *Polyedropsis spinulosa* et *Asterionella formosa* chez les Diatomées.

Tableau 4 - Richesse spécifique des flores algales (à l'exception des Diatomées et des Cyanophycées) présentes dans le canal d'irrigation d'une rizière expérimentale et dans l'eau du Rhône au niveau de la station de pompage

	14/5	15/6	2/7	23/7
Rhône	17	20	33	38
Canal d'irrigation	26	26	41	46
Espèces communes	14	16	28	28
Indice de coïncidence	0,65	0,70	0,76	0,73

Parmi les Zygnémales 4 espèces seulement sont communes à l'eau d'irrigation et à celle de la rizière, et seuls les *Closterium* peuvent parfois se développer en rizière. C'est le cas notamment de *C. acerosum* qui, de plus, est abondant dans les cultures. L'absence quasi totale des *Cosmarium* dans l'eau d'irrigation est encore plus remarquable et semble indiquer une inaptitude à la vie planctonique.

Enfin, parmi toutes les espèces communes figurent celles qui présentent des populations abondantes en rizière. La flore (à l'exception des Diatomées et des Cyanophycées) contenue dans chaque prélèvement de la rizière expérimentale en 1978, a été comparée à celle introduite, généralement 1 à 3 jours auparavant, par l'eau d'irrigation (fig.1). L'indice de similitude (0,47) sensiblement plus faible que l'indice général. L'indice de similitude établi sur des périodes de 15 jours dans le groupe des Diatomées (fig.2) est aussi plus bas (0,37) que l'indice pour la flore totale de ce groupe (0,58).

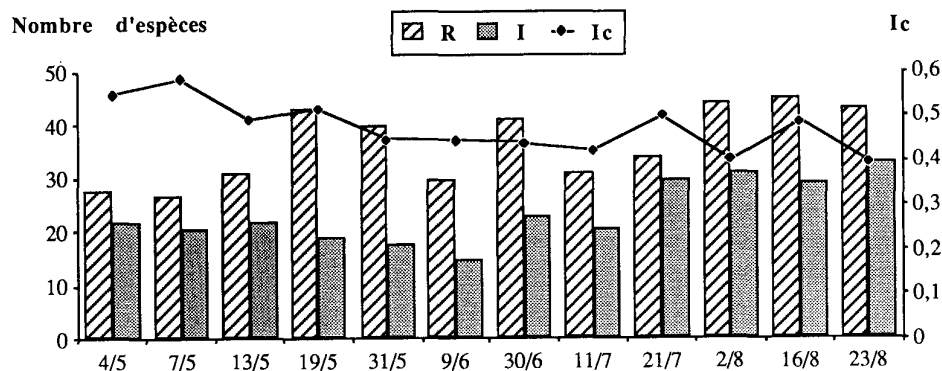


Figure 1 - Evolution de la richesse spécifique de flore algale (à l'exclusion des Diatomées et des Cyanophycées) de l'eau d'une rizière expérimentale et de l'eau d'irrigation et variation du coefficient de coïncidence de SØRENSEN au cours d'une saison rizicole .

Quantitativement, l'apport d'algues par l'eau d'irrigation paraît constant et relativement faible et si l'on en juge par les quantités de chlorophylle *a* introduites par m² de rizière en 1978, soit 0,58 mg/m² en moyenne (s = 0,32) (fig.3). Les teneurs mesurées en 1977 montrent également des apports faibles, 0,65 mg/m² en moyenne (s = 0,45), comparables à ceux de la saison suivante. Cependant, ces teneurs comparées à celles dans la rizière juste avant l'apport, ont une importance assez différente suivant la période considérée durant la saison rizicole. Pendant la première phase sans végétation (en mai et juin), les quantités de chlorophylle *a* apportées représentent généralement moins de 40 % de celle présente dans la rizière juste avant leur introduction. Pendant la phase de transition (mise en place du couvert végétal du riz), les quantités d'algues introduites sont au moins égales à celles de la rizière. Enfin lorsque la rizière est entièrement oblitérée par le couvert du riz, elles sont à nouveau plus faibles que les algues présentes dans la rizière.

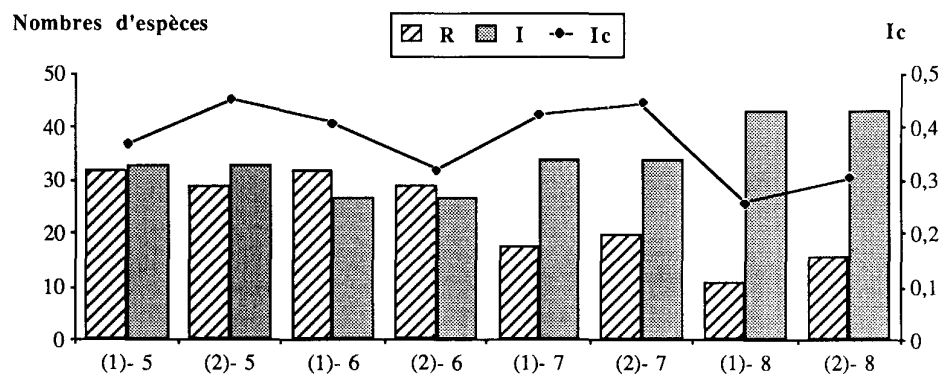


Figure 2 - Evolution du nombre d'espèces de Diatomées dans l'eau d'une rizière expérimentale et dans l'eau d'irrigation et variation du coefficient de coïncidence de SØRENSEN calculé par quinzaine de chaque mois de la saison rizicole.

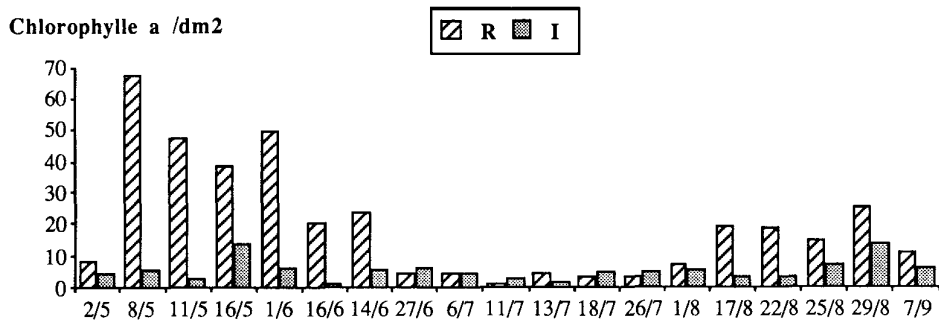


Figure 3 - Evolution des quantités de chlorophylle a présente dans la rizière expérimentale et de celles apportées dans l'eau d'irrigation au cours de la saison rizicole.

Cet apport d'algues représente régulièrement quelques dizaines de millions d'organismes par m², dont la répartition par unités systématiques revêt ici toute son importance. Les Diatomées (fig.4) rassemblent presque en permanence plus de 60 à 90 % des organismes présents dans l'eau d'irrigation et sont représentées entre 66 et 94 % par des Diatomées centriques appartenant surtout aux genres *Melosira* et *Stephanodiscus*. Par contre, en rizière, quelques proliférations de Centrales se manifestent en début de saison avec *Stephanodiscus hantzschii* et de *Cyclotella meneghiniana*, mais les Diatomées, parfois très nombreuses, sont surtout représentées par des Diatomées pennées.



Figure 4 - Evolution des densités de Diatomées dans l'eau de la rizière expérimentale et introduites dans l'eau d'irrigation au cours de la saison rizicole.

Parmi les espèces appartenant aux autres groupes (fig.5), les Volvocales unicellulaires (diverses espèces de *Chlamydomonas* et de *Carteria*) sont les plus représentées avec 30 à 58 % des organismes restant. Viennent ensuite les Chlorococcales avec 9 à 42 % et les Chryptophycées avec 5 à 28%.

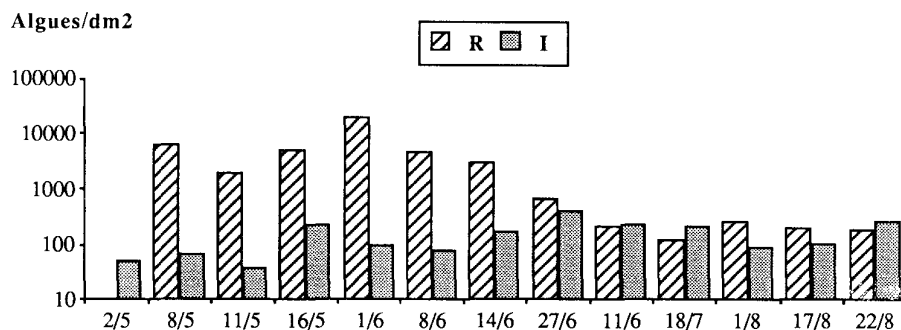


Figure 5 - Evolution des densités d'algues à l'exclusion des Diatomées dans l'eau de la rizière expérimentale et de celles introduites dans l'eau d'irrigation au cours de la saison rizicole.

Durant les mois de mai et juin l'apport par les eaux d'irrigation ne représente qu'un faible pourcentage de l'ensemble des organismes présents alors dans la rizière (6% en moyenne). A l'inverse les densités totales d'algues dans l'eau d'irrigation sont tout à fait semblables ou même supérieures (102% en moyenne) à celles des rizières en juillet et août. Dans le seul groupe des Diatomées, ces pourcentages deviennent respectivement 13 et 150% en moyenne pour les mêmes périodes.

DISCUSSION.

Les formes de résistance présentes dans le sol et les algues transportées dans l'eau d'irrigation jouent un rôle complémentaire dans la colonisation et les successions d'algues de la rizière. En effet, il est clair qu'en raison des taux de croissance très élevés de certaines espèces, les peuplements phytoplanktoniques peuvent se développer aussi bien à partir d'un petit nombre d'individus issus du sol qu'à partir d'individus apportés par l'irrigation.

En ce qui concerne les algues issues du sol, l'expérimentation *in vitro* met en évidence l'importance des conditions de milieu pour la reprise d'activité des formes de résistance. Indépendamment du petit nombre de sols mis en culture, les paramètres hydrologiques *in vitro* expliquent la diminution du nombre d'espèces observées en culture par rapport au nombre de celles trouvées *in situ*. Les conditions de culture ne sont évidemment pas les mêmes que celles qui existent *in situ*, du moins pour les laps de temps relativement longs : le sol dans le cristalliseur est confiné et ne peut pas profiter de l'oxygénation qui se produit dans la rizière avec l'infiltration d'eau saturée en oxygène. De plus, à cause des faibles dimensions du dispositif, les variations des conditions extérieures et notamment de la température sont très peu atténuées, en tous cas moins encore que dans les rizières mêmes (PONT & VAQUER, 1984). Elles agissent d'une part sur la germination des spores et/ou sur la réactivation des formes de repos. Par ailleurs elles influencent sans doute également la survie de certaines espèces.

La biologie des espèces est souvent encore mal ou pas connue, en particulier quant aux conditions de germination des formes de résistance. Le seul humectage du sol n'est vraisemblablement pas suffisante pour permettre leur réactivation qui est certainement liée entre autres à des conditions de température et à la lumière nécessaires à la levée de dormance. Les processus mis en jeu seraient très similaires à ceux des végétaux supérieurs (MORRIS, 1980). La lumière semble être un facteur déterminant pour la levée de dormance de divers *Chara* (SABBATINI et al, 1986 ; FORSBERG, 1965 ; TAKATORI & IMAHORI, 1971) et en particulier en fonction de sa qualité (WETZEL et MCGREGOR, 1968). HOLLIBAUGH et al (1981) a aussi montré que la lumière et la température sont les facteurs à l'origine de la germination des spores de repos de Diatomées. D'autres facteurs influent sûrement sur la germination des spores, et en particulier la composition chimique du milieu. Toujours en ce qui concerne les Characées, HUTCHINSON (1975), rapporte qu'une teneur en oxygène faible et un potentiel d'oxydo-réduction inférieur à 0,4 V sont nécessaires pour la germination entre autres des *Chara vulgaris* et *C. globularis*. Enfin, les caractéristiques physico-chimiques du milieu consécutives à la germination conditionnent le développement et le maintien des espèces et permettent ainsi de les observer à la fin du temps de culture. Les espèces aptes à germer dès la mise en eau sont susceptibles de disparaître rapidement et inversement d'autres n'apparaîtront qu'au bout d'un temps de latence plus ou moins long. Il est par conséquent évident que le temps de culture influencera directement le nombre et la nature des espèces obtenues au laboratoire.

Toutes les espèces dominantes à un moment du cycle rizicole sont présentes à la fois dans le sol et dans l'irrigation. Certaines d'entre elles, comme *Eudorina elegans*, *Pandorina morum*, *Scenedesmus acutus*, *Sc. spinosus*, qui n'ont pas été observées dans l'eau d'irrigation avant leur prolifération dans la rizière expérimentale semblent donc dans ces cas particuliers s'être développées à partir des formes présentes dans le sol. Elles se sont d'ailleurs abondamment développées également dans les cultures de sol au laboratoire. Certaines espèces, fort peu nombreuses au demeurant comme *Phacotus lenticularis*, *Scenedesmus arcuatus*, *Closterium parvulum*, *Cosmarium laeve*, *Cosmarium subcostatum*, n'ont jamais été observées dans l'eau d'irrigation en 1976, 1977 et 1978. Inversement ont toutes été obtenues en cultures de sols. Elles montrent ainsi clairement l'origine des populations qu'elles constituent. Quelques réserves doivent cependant être émises, en ce sens que les formes de résistance, zygotes ou kystes, n'ont pas toujours des caractéristiques morphologiques qui permettent de les distinguer : elles pourraient être introduites dans la rizière sous cette forme peu reconnaissable.

Enfin, plusieurs espèces présentes à la fois dans l'eau d'irrigation et dans le sol sous forme de résistance sont à l'origine de certains peuplements comme *Scenedesmus quadricauda* et *Nitzschia acicularis* qui ont poussé au cours du premier mois de la saison 1978.

L'eau d'irrigation apporte en permanence un certain nombre d'espèces, représentées parfois par un petit nombre d'individus qui se développeront si les conditions leur sont favorables. C'est le cas, par exemple de *Rhopalodia gibba* qui est introduit en permanence dans la rizière et s'y développe seulement pendant l'été. Ces formes en repos sont équivalentes à celles que GOLTERMAN (1975) rapporte comme étant à l'origine de certaines poussées algales dans les lacs. Les caractéristiques physico-chimiques de l'eau de la rizière différant sensiblement de celles de l'irrigation, en particulier la température, empêchent la croissance

de certaines espèces comme *Synura petersenii*, *Dinobryon sertularia*, *Asterionella formosa*, *Fragilaria crotonensis*, qui sont généralement considérées comme des espèces d'eau fraîche.

L'ensemencement par l'eau d'irrigation permet d'expliquer l'uniformité globale des peuplements d'algues des rizières, au moins en ce qui concerne les espèces les plus abondantes qui y sont introduites continuellement. Les formes de résistance ou de repos sont à l'origine des particularités de chacune d'elles. Ces particularités s'expriment au sein de quelques groupes seulement comme les Desmidiées et les Characées notamment.

Il existe d'autres possibilités de colonisation d'un milieu par des algues, notamment transportées par des oiseaux (ATKINSON, 1972; 1980). En Camargue, par exemple, les oogones de Characées représentent souvent une partie importante du bol alimentaire des sarcelles d'hiver (TAMISIER, 1971). Enfin, les apports par le vent sont également possibles comme l'a montré MacGUIRE (1963). Cependant, les apports dans l'eau d'irrigation et l'existence de formes de repos sont indubitablement les voies les plus importantes de la colonisation des rizières en Camargue.

REMERCIEMENTS : La mise au point de l'inventaire floristique a pu être réalisé grâce à l'aide de P. BOURRELLY (Museum National d'Histoire Naturelle, Paris), J. RINO (Univ. de Coimbra, Portugal), R. LE COHU (Univ. P. SABATIER, Toulouse, pour le groupe des Diatomées) et M. GUERLESQUIN (Univ. d'Angers, pour le groupe des Characées).

BIBLIOGRAPHIE

- ATKINSON K.M. (1972) - Birds as transporters of algae. *Br. Phycol.*, 7, 319 - 321.
- ATKINSON K.M. (1980) - Experiments in dispersal of phytoplankton by ducks. *Br. Phycol.*, 15, 48 - 58.
- BOURRELLY P., MANGUIN E. (1950) - Florule algologique d'une rizière de Camargue. *La Terre et la Vie*, 5, 286 - 295.
- FORSBERG C. (1965) - Sterile germination of oospores of *Chara* and seeds of *Najas marina*. *Physiol.Plant.*, 18, 128 - 137.
- GOLTERMAN H.L. (1975) - Physiological limnology. An approach to the physiology of lake ecosystems. *Developments in water science 2*, Elsevier Pub., Amsterdam.
- GUERLESQUIN M., A. VAQUER (1980) - Quelques observations biologiques et floristiques sur les rizières de Camargue biotopes à Characées. *Bull.Ecol.*, 11(2), 113 - 124.
- HOLLIBAUGH T.T., SEIBERT D.L.R., THOMAS W.H. (1981) - Observations on the survival and germination of resting spores of three *Chaetoceros* (Bacillariophyceae) species. *J. Phycol.*, 17, 1 - 9.
- HUTCHINSON G.E. (1975) - A treatise on limnology. vol.III- Limnological botany. *Wiley Interscience Pub.Co*, N Y, 660 pp.
- JUILLET A. (1950) - A propos de la flore d'invasion dans les rizières. *Phytoma*, 14, 10 - 16.
- LEGENDRE L., P. LEGENDRE (1984) - Ecologie numérique. 2. La structure des données écologiques. *Collection d'Ecologie 13* (2e édition), Masson, Paris, 335 pp.
- MAGUIRE J. (1963) - The passive dispersal of small aquatic organisms and their colonization of isolated bodies of water. *Ecol. Monogr.*, 33, 161 - 185.
- MORRIS I. (1980) - The physiological ecology of phytoplankton. *Studies in Ecology vol.7*. Blackwell Sci. Pub., 625 pp.
- PONT D. (1983) - Recherches quantitatives sur le peuplement de Copépodes, Cladocères et Ostracodes des rizières de Camargue. *Thèse Doct.Sci.Nat.*, Univ. Provence, Aix-Marseille I, 353 pp.
- PONT D., VAQUER A. (1984) - Quelques caractéristiques physico-chimiques de l'eau de submersion des rizières de Camargue (France) : rôle de la végétation immergée et émergée. *Ecol. Médit.*, 10(1-2), 133 - 145.
- ROUND F.E. (1973) - The biology of the algae. *Edward Arnold Pub.*, (3e Edit.), Londres, 278 pp.
- SABBATINI M.R., ARGÜELLO J.A., FERNANDEZ O.A., BOTTINI R.A. (1987) - Dormancy and growth-inhibitor levels in oospores of *Chara contraria* A. BRAUN ex KÜTZ. (Charophyta). *Aquatic Botany*, 28, 189-184.

- SCOR-UNESCO (1969) - Determination of photosynthetic pigments in seawater. *Report of SCOR/UNESCO Working Group 17. Monographs on oceanographic methodology*, 1, 69 pp.
- TAKATORI S., IMAHORI K. (1971) - Light reactions in the control of oospore germination of *Chara delicatula*. *Phycologia*, 10, 221 - 228.
- TAMISIER A. (1971) - Les biomasses de nourriture disponible pour les sarcelles d'hiver *Anas crecca crecca* en Camargue. *La Terre et la Vie*, 3, 344 - 377.
- UTERMOHL H. (1958) - Zür Vervollkommung der quantitativen Phytoplankton-Methodik. *Mitt. Intern. Ver. Limnol.*, 9, 1 - 38.
- VAQUER A. (1981) - Recherches écologiques sur les milieux temporaires aquatiques peu profonds. Structure et productivité du phytoplancton et des peuplements de Characées dans les rizières de Camargue. *Thèse Doct. Sci. Nat.*, U.S.T.L., Montpellier, 273 pp.
- VAQUER A., PONT D. (1988) - Influence des producteurs primaires sur la régulation ionique de l'eau de submersion des rizières de Camargue. *Ecol. Médit.*, 14, (1/2), 5 - 16.
- WETZEL R.G., MacGREGOR D.L. (1968) - Axenic culture and nutritional studies of aquatic macrophytes. *Am Mid. Natur.*, 80(1), 52 - 64.

ANNEXE -LISTE DES ESPECES D'ALGUES DES RIZIERES DE CAMARGUE ET DE L'EAU D'IRRIGATION.

CHLOROPHYTESVolvocales

	(1)(2)(3)(4)		(1)(2)(3)(4)
<i>Carteria</i> sp. Diesing	tc + + +	<i>S. acutus</i> fo. <i>costulatus</i> (Chod) Uherkov.	ac + + +
<i>Chlamydomonas</i> sp. pl. Ehr.	tc + + +	<i>S. arcuatus</i> Lemm.	ac +
<i>Chlorogonium elongatum</i> Dangeard	c + + +	<i>S. armatus</i> (Chod.) G.M.Smith	c + + +
<i>Dysmorphococcus variabilis</i> Takeda	ac + +	<i>S. armatus</i> var. <i>bicaudatus</i> (Gugliel. Printz) Chod.	+
<i>Eudorina elegans</i> Ehrbg. * ≠	c + + +	<i>S. bernardii</i> G.M. Smith	r +
<i>E. unicocca</i> G.M.Smith.	ar + +	<i>S. bicaudatus</i> (Hansg) Chod.	ar + +
<i>Gonium pectorale</i> Mueller ≠	ac + + +	<i>S. bijugatus</i> (Turp.) Kütz.	ac + + +
<i>Lobomonas ampla</i> Pasch.	r +	<i>S. brasiliensis</i> Bohlin *	ar + +
<i>Nephroselmis angulata</i> (Korsch.) Skuja	ac + +	<i>S. brevispina</i> (G.N.Sem.) Chod. ≠	ar + +
<i>Pandorina morum</i> (Müller) Bory * ≠	c + + +	<i>S. carinatus</i> (fo) (Lemm.) Chod.	ar +
<i>Phacotus lenticularis</i> (E.) Stein.	tc + + +	<i>S. denticulatus</i> Lagerh. *	ar + + +
<i>Pleodorina californica</i> Shaw	tr + +	<i>S. denticulatus</i> var. <i>linearis</i> Hansg.	r +
<i>Pteromonas angulosa</i> Lemm.	ar +	<i>S. dispar</i> Breb.	r +
<i>P. varians</i> Jane	ar + +	<i>S. ellipsoideus</i> Chod. ≠	r +
<i>Sphaerellopsis ampla</i> (Printz) Gerloff	ar + + +	<i>S. intermedius</i> Chod.	ar + + +
<i>Volvox aureus</i> Ehr.	r +	<i>S. intermedius</i> var. <i>balatonicus</i> Hortob.	ar +
<i>V. tertius</i> Meyer *	ar + +	<i>S. intermedius</i> var. <i>bicaudatus</i> Hortob.	ar +

Tetrasporales

<i>Chlorangiopsis epizootica</i> (Pasch.) Korch.	ar +	<i>S. incrasatulus</i> Bohl.	r +
		<i>S. microspina</i> Chod.	r +
		<i>S. opoliensis</i> P. Richt.	ar + +
		<i>S. ovalternus</i> var. <i>graevenitzii</i> (Bernard) Chod.	ar +
		<i>S. platydiscus</i> (G.M.Smith) Chod. *	ar + + +
		<i>S. protuberans</i> Fritsch. Rich.	r +
		<i>S. quadricauda</i> (Turp.) Breb.	c + + +

Chlorococcales

<i>Actinastrum hantzschii</i> Lagerh.	c + + +	<i>S. quadricauda</i> var. <i>biornatus</i> Kiss	ar + +
<i>Ankistrodesmus arcuatus</i> Korchikov.	ac + + +	<i>S. quadricauda</i> var. <i>longispina</i> (Chod.) G.M.Smith	ar + + +
<i>A. convolutus</i> Corda	tc + + +	<i>S. quadricauda</i> var. <i>longispina</i> fo. <i>assymetricus</i>	
<i>A. falcaus</i> (Cord.) Ralfs	ac + +	(Hortob.) Uherkov	ar +
<i>A. falcaus</i> var. <i>spirilliformis</i> (W&G.S. West)	+	<i>S. quadricauda</i> var. <i>maximus</i> W. & G.S. West	ar + +
<i>Ankyra judai</i> (G.M.Smith)	r + +	<i>S. quadricauda</i> var. <i>quadrispina</i> (Chod.) G.M.Smith	ar +
<i>Chodatella ciliata</i> (Lagerh.) Lemm.	ar +	<i>S. spinosus</i> Chod.	ac + +
<i>C. longiseta</i> Lemm.	ac + +	<i>S. spinosus</i> var. <i>bicaudatus</i> Hortob.	ac +
<i>C. quadriseta</i> Lemm.	ar + +	<i>Schroederia setigera</i> Lemm.	ac + + +
<i>C. wratislavensis</i> (Schr.) Ley	tr +	<i>Selenastrum bibraianum</i> Reinsch. *	ar +
<i>Coelastrum cambricum</i> Archer	ar +	<i>S. gracile</i> Reinsch.	ar +
<i>C. cambricum</i> var. <i>intermedium</i> (Bolh) G.S. West	ac + +	<i>Siderocelis</i> Fott sp.	r +
<i>C. microsporium</i> Näg.	ac + + +	<i>Sorastrum spinulosum</i> Näg.	ar +
<i>C. proboscideum</i> Bohlin	ar + +	<i>Tetraedron caudatum</i> (Cord.) Hansg. * •	ac + + +
<i>C. sphaericum</i> Näg.	ac + +	<i>T. minimum</i> (A.Br.) Hansg. * •	c +
<i>Crucigenia fenestrata</i> (Schmidle) Schmidle	r +	<i>T. regulare</i> Kütz.	ar +
<i>C. tetrapedia</i> (Kirchn.) W. & G.S. West	ar + +	<i>T. trigonum</i> (fo) (Näg.) Hansg.	ar + +
<i>Crucigeniella apiculata</i> (Näg.) Kom.	ac + +	<i>T. trilobulatum</i> (Reinsch) Hansg.	r +
<i>C. rectangularis</i> (Näg.) Kom.	ac + +	<i>T. victoriae</i> Wolosz.	ar + + +
<i>Dicellula planctonica</i> Swir.	tr +	<i>Tetrastrum staurogeniaeforme</i> (Schr.) Lemm.	c + +
<i>Dictyosphaerium pulchellum</i> Wood.	c + + +	<i>Treubaria planctonica</i> (G.M.Smith) Korch.	tr +
<i>Glaucocystis nostochinearum</i> Itzigs.	ac +	<i>Westella botryoides</i> (West.) de Wild. *	ar +
<i>Hofmania lauterbornii</i> (Schm.) Wille. in Bunnth	ar + +		
<i>Hydrodictyon reticulatum</i> (L.) Lagerh. * ≠	tc + + +	<u>Ulothricales</u>	
<i>Kirchneriella obesa</i> (fo) (West.) Schmidle	ac + +	<i>Ulothrix subtilissima</i> Rabenh.	ac + +
<i>Micractinium pusillum</i> Fres.	ac + + +	<i>U. zonata</i> Kütz	ac + +
<i>Monoraphidium griffithii</i> (Berbel.) Komark-Legn.	ac + + +	<i>Uronema confervicolum</i> Lagerh.	ac + + +
<i>Oocystis lacustris</i> Chod.	ar + +	<i>Cylindrocapsa</i> Reinsch sp.	tr +
<i>O. pseudocoronata</i> Korch.	r +		
<i>O. solitaria</i> Wittrock.	ac + +	<u>Ulvales</u>	
<i>O. sp.</i>	+		
<i>Pediastrum boryanum</i> (Turp.) Menegh.	ac + + +		
<i>P. clathratum</i> (Schr.) Lemm.	ac + +	<i>Enteromorpha</i> Link sp.	tr +
<i>P. duplex</i> Meyen.	ac + + +		
<i>P. simplex</i> Meyen.	ar +	<u>Oedogoniales</u>	
<i>P. tetras</i> (Ehrbg.) Ralfs	ac + +		
<i>P. tetras</i> var. <i>tetraodon</i> (Cord.) Rabenh.	ac + +	<i>Oedogonium gracillimum</i> (fo) Wittr. & Lund.	+
<i>Polyedriopsis spinulosa</i> Schmidle	ar + +	<i>O. mirratum</i> Hirn.	+
<i>Scenedesmus acuminatus</i> (Lagerh.) Chod *	ar + + +	<i>O. pseudospirale</i> (fo) Nygaard.	+
<i>S. acuminatus</i> fo. <i>maximus</i> Uherkov	ar + +	<i>O. sp.</i>	+
<i>S. acuminatus</i> fo. <i>tortuosus</i> (Skuja) Uherkov	ar +	<i>O. varians</i> Wittr. & Lund.	+
<i>S. acutus</i> Meyen	c + + +		
<i>S. acutus</i> fo. <i>alternans</i> Hortob.	ac + + +		

(1) = indice d'abondance : tc = très commun; c = commun; ac = assez commun; ar = assez rare; r = rare; tr = très rare.

(2) = eau d'irrigation - (3) = rizière - (4) = culture

Les espèces indiquées par les marques *, ≠ et • ont été trouvées respectivement dans une rizière et son canal de drainage par BOURRELLY & MANGUIN (1950), et dans des rizières camarguaises par JULLET (1951).

	(1)(2)(3)(4)		(1)(2)(3)(4)
<i>Amphora ovalis</i> Kütz.	+	<i>G. tenellum</i> Kütz.	+
<i>A. ovalis</i> var. <i>pediculus</i> Kütz.	+	<i>Gyrosigma acuminatum</i> (Kütz.) Rabenh.	++
<i>A. pediculus</i> (Kütz.) Grun.	+	<i>G. attenuatum</i> (Kütz.) Rabenh.	++
<i>A. veneta</i> Kütz.	+	<i>G. distortum</i> var. <i>parkeri</i> Harrison	++
<i>Asterionella formosa</i> Hassall.	++	<i>G. macrum</i> (W.Sm.) Griff & Henfr.	+
<i>Bacillaria paradoxa</i> Gmelin	+	<i>G. scalproides</i> (Rabenh.) Cl.	++
<i>B. paradoxa</i> var. <i>tumida</i> (?)	+	<i>G. spencerii</i> var. <i>curvulata</i> (Grun.) Rein.	+
<i>Caloneis bacillum</i> (Grun.) Meresch *	++	<i>Hantzschia amphioxys</i> (Ehr.) Grun. *	+
<i>Cocconeis pediculus</i> Ehr.	++	<i>Navicula contorta</i> fo. <i>biceps</i> Arnolt	+
<i>C. placentula</i> Ehr.	+	<i>N. cryptocephala</i> Kütz.	++
<i>C. placentula</i> var. <i>euglypta</i> (Ehr.) Cl. *	++	<i>N. cryptocephala</i> var. <i>exilis</i> (Kütz.) Grun. *	++
<i>Cymatopleura elliptica</i> (Breb.) W. Sm.	++	<i>N. cryptocephala</i> var. <i>intermedia</i> Grun.	++
<i>C. solea</i> (Breb.) W. Sm.	++	<i>N. cryptocephala</i> var. <i>veneta</i> (Kütz.) Grun. *	++
<i>Cymbella aspera</i> (Ehr.) Cl.	+	<i>N. cryptolyra</i> Brockmann	+
<i>C. affinis</i> Kütz.	+	<i>N. cuspidata</i> Kütz.	++
<i>C. gracilis</i> (Rabenh.) Cl.	+	<i>N. cuspidata</i> var. <i>ambigua</i> (Ehr.) Cl. *	++
<i>C. prostata</i> (Berkeley) O.	++	<i>N. cuspidata</i> var. <i>herbibaudii</i> Peragallo	+
<i>C. sinuata</i> Greg.	+	<i>N. dicephala</i> (Ehr.) W. SM.	+
<i>C. tumida</i> (Breb.) V.H.	+	<i>N. gracilis</i> Erh.	++
<i>C. ventricosa</i> Kütz. *	++	<i>N. graciloides</i> A. Meyer	+
<i>Diatoma elongatum</i> (Lyngb.) Ag.	++	<i>N. gregaria</i> Donkin	++
<i>D. elongatum</i> var. <i>tenuis</i> (Ag.) V.H.	+	<i>N. gothlandica</i> Grun.	++
<i>D. vulgare</i> Borg.	++	<i>N. hungarica</i> Grun.	+
<i>Epithemia sorex</i> Kütz.	++	<i>N. hungarica</i> var. <i>capitata</i> (Ehr.) Cl.	+
<i>Eunotia formica</i> Ehr.	+	<i>N. menisculus</i> Shuman	+
<i>Fragilaria capucina</i> Desmazières	+	<i>N. menisculus</i> var. <i>upsaliensis</i> Grun.	+
<i>F. capucina</i> var. <i>mesolepta</i> Rabenh.	+	<i>N. minima</i> Grun.	+
<i>F. construens</i> (Ehr.) Grun.	+	<i>N. mutica</i> Kütz.	+
<i>F. construens</i> var. <i>binodis</i> (Ehr.) Grun.	++	<i>N. mutica</i> var. <i>cohnii</i> (Hilse) Grun. *	++
<i>F. crotonensis</i> Kitton.	++	<i>N. mutica</i> var. <i>undulata</i> (Hilse) Grun.	++
<i>Frustulia vulgaris</i> Thwaites	+	<i>N. pupula</i> Kütz.	+
<i>F. weinholdii</i> Hust.	+	<i>N. pygmaea</i> Kütz.	++
<i>Gomphonema abbreviatum</i> Ag.	+	<i>N. radiosa</i> Kütz.	++
<i>G. acuminatum</i> Ehr.	+	<i>N. radiosa</i> var. <i>tenella</i> (Breb.) Grun.	+
<i>G. affine</i> Kütz.	+	<i>N. rhynchocephala</i> Kütz.	+
<i>G. angustatum</i> (Kütz.) Rabenh.	++	<i>N. salinarum</i> Grun.	+
<i>G. gracile</i> Ehr. *	++	<i>N. seminulum</i> Grun.	+
<i>G. intricatum</i> Kütz.	+	<i>N. subhamulata</i> var. <i>undulata</i> Hust.	+
<i>G. olivaceum</i> (Lyngb.) Kütz.	++	<i>N. viridula</i> var. <i>capitata</i> Mayer	+
<i>G. parvulum</i> (Kütz.) Grun.	++	<i>Neidium affine</i> (W. Sm.) Hust.	+
<i>N. dubium</i> (Ehr.) Cl.	+	<i>Rhoicosphaenia curvata</i> (Kütz.) Grun.	++
<i>N. iridis</i> (Ehr.) Cl.	++	<i>Rhopalodia gibba</i> (Ehr.) O. F. Müll. *	++
<i>Nitzschia acicularis</i> W. Sm.	++	<i>R. gibba</i> var. <i>victoriae</i> (Ehr.) Grun.	+
<i>N. actinatoides</i> (Lemm.) Van Goor	+	<i>F. gibberula</i> (Ehr.) O. F. Müll.	+
<i>N. acuta</i> Hantzsch.	+	<i>Stauroneis anceps</i> fo. <i>linearis</i> (Ehr.) Rabenh.	+
<i>N. amphibia</i> Grun.	++	<i>Stephanodiscus astraea</i> var. <i>intermedia</i> Fricke	+
<i>N. angustata</i> (W. Sm.) Grun.	++	<i>S. astraea</i> var. <i>minutula</i> (Kütz.) Grun.	+
<i>N. angustata</i> var. <i>acuta</i> Grun.	+	<i>Surirella angustata</i> Kütz.	++
<i>N. commutata</i> Grun. (?)	+	<i>S. biseriata</i> Breb.	++
<i>N. dissipata</i> (Kütz.) Grun.	++	<i>S. biseriata</i> var. <i>bifrons</i> (Ehr.) Hust.	+
<i>N. dubia</i> W. Sm.	+	<i>S. capronii</i> Breb.	+
<i>N. filiformis</i> (W.Sm.) Hust	+	<i>S. gracilis</i> (W. Sm.) Grun.	+
<i>N. flexa</i> (?)	+	<i>S. linearis</i> W. Sm.	+
<i>N. fonticola</i> Grun.	+	<i>S. ovata</i> Kütz.	++
<i>N. frustulum</i> (Kütz.) Grun. *	++	<i>S. ovata</i> var. <i>pinnata</i> (W. Sm.) Hust.	+
<i>N. gracilis</i> Hantzsch. (sens. Hust.)	+	<i>S. ovata</i> var. <i>salina</i> (W. Sm.) Hust.	+
<i>N. grandersheimiensis</i> Krasske	+	<i>S. robusta</i> Ehr.	+
<i>N. hungarica</i> Grun.	++	<i>S. tenera</i> var. <i>nervosa</i> A. Schmidt	+
<i>N. ignorata</i> Krasske	+	<i>Synedra acus</i> Kütz.	++
<i>N. intermedia</i> Hantzsch. ex Cl. & Grun.	++	<i>S. acus</i> var. <i>angustissima</i> Grun.	+
<i>N. longissima</i> var. <i>closterium</i> (W. Sm.) V.H.	++	<i>S. acus</i> var. <i>radians</i> (Kütz.) Hust.	++
<i>N. microcephala</i> Grun.	+	<i>S. parasitica</i> (W. Sm.) Hust.	+
<i>N. obtusa</i> W. Sm.	+	<i>S. parasitica</i> var. <i>subconstricta</i> Grun.	+
<i>N. obtusa</i> var. <i>scapelliformis</i> Grun.	+	<i>S. pulchella</i> (Ralfs) Kütz.	+
<i>N. palea</i> (Kütz.) W. Sm. *	++	<i>S. rumpens</i> Kütz.	+
<i>N. paleacea</i> Grun.	++	<i>S. tabulata</i> (Ag.) Kütz.	++
<i>N. parvula</i> Lewis	+	<i>S. ulna</i> (Nitzsch.) Ehr. *	++
<i>N. recta</i> Hantzsch	+	<i>S. ulna</i> var. <i>danica</i> (Kütz.) Grun.	++
<i>N. romana</i> Grun.	++	<i>S. vaucheriae</i> Kütz.	+
<i>N. sigma</i> (Kütz.) W. Sm.	++	<i>Tabellaria fenestrata</i> (Lyngb.) Kütz.	+
<i>N. sigmoidea</i> (Ehr.) W. Sm.	+	<i>T. floculosa</i> (Rabenh.) Kütz.	+
<i>N. sinuata</i> var. <i>tabellaria</i> Grun.	+		
<i>N. sublinearis</i> Hust	+	SCHIZOPHYTES	
<i>N. subtilis</i> W. Sm.	+	Cyanophycees	
<i>N. tenuis</i> W. Sm.	+		
<i>N. thermalis</i> var. <i>minor</i> Hilse	++	<i>Anabaena cylindrica</i> Lemm.	+
<i>N. tryblionella</i> Hantzsch	++	<i>A. iyengarii</i> Bharadw.	+
<i>N. tryblionella</i> var. <i>debilis</i> (Arnolt) A. Mayer	+	<i>A. sp.</i>	+
<i>N. tryblionella</i> var. <i>levidensis</i> (W. Sm.) Grun.	+	<i>A. subcylindrica</i> Borge	++
<i>N. tryblionella</i> var. <i>victoriae</i> Grun.	+	<i>Chroococcus limneticus</i> Lemm.	++
<i>Pinnularia major</i> (Kütz.) Cl.	+		

	(1)	(2)	(3)	(4)
<i>C. turgidus</i> (Kütz.) Näg. *				+
<i>Coelosphaerium kutzingianum</i> Näg.	ac	+	+	
<i>Cylindrosperrum</i> Kütz.	c	+	+	
<i>Gloeotrichia natans</i> Rabenh.	c	+		
<i>Lyngbia aestuarii</i> Liebm.				+
<i>L. sp.</i>				+
<i>Merismopedia glauca</i> (Ehrbg.) Näg. *	ar	+		
<i>M. minima</i> G.Beck.	ac	+	+	
<i>M. tenuissima</i> Lemm.	ac	+	+	
<i>Microcoleus chthonoplastes</i> Thuret		+		
<i>Microcystis aeruginosa</i> (Kütz.) Kütz		+	+	
<i>Nostoc sp.</i>				+
<i>Oscillatoria agardhii</i> Gom.				+
<i>O. germinata</i> var. <i>tenella</i> fo. <i>minor</i>				+
<i>O. minima</i> Gicklhorn				+
<i>O. subbrevis</i> Schmidle				+
<i>O. tenuis</i> Ag.				+
<i>O. terebriformis</i> Ag. ex Gomont				+
<i>O. trichoides</i> Szafer.				+
<i>Pseudanabaena catenata</i> Lauterb.				+
<i>P. tenuis</i> Koppe.				+

Répartition et dynamique de la matière organique dans une forêt de *Pinus laricio* Poir.

S. LEONARDI*
M. RAPP**
V. LA ROSA*

RESUME- La phytomasse d'une forêt de *Pinus laricio* Poir. du massif de l'Etna a été déterminée à partir de l'étude pondérale de neuf arbres représentatifs abattus. Elle s'élève à 94,3 Mg ha⁻¹ de matière organique dont 12,6 Mg ha⁻¹ d'aiguilles et 81,7 Mg ha⁻¹ de bois.

Le stock de litière au sol est de 29,5 Mg ha⁻¹. Il bénéficie annuellement d'un apport de 2,8 Mg ha⁻¹ de litière fraîche, qui compense les pertes par décomposition, évaluées à 2,7 Mg ha⁻¹.

Le bilan de la répartition et des flux de matière organique de cet écosystème a été comparé à d'autres peuplements de pins étudiés dans d'autres régions. L'influence du volcanisme, essentiellement sur la productivité du système est discutée.

SUMMARY- The biomass of a *Pinus laricio* Poir. forest in the vulcan Etna mountain has been studied by felling and weighting nine representative trees. The biomass amounted to 94.3 Mg ha⁻¹ dry matter, including 12.6 Mg ha⁻¹ needles and 81.7 Mg ha⁻¹ wood material.

The litter layer amounted to 29.5 Mg ha⁻¹. An input of 2.8 Mg ha⁻¹ of fresh litter balances the 2.7 Mg ha⁻¹ of yearly litter decomposition.

The balance of the organic matter compartments and fluxes of that site is compared to other pine forest, from different countries. The role of the volcanic environment, concerning especially the productivity, is discussed.

MOTS CLES- Cycle de la matière organique, *Pinus laricio* Poir., influence du volcanisme.

INTRODUCTION

Les systèmes écologiques des régions à volcanisme actif sont soumis à des conditions particulières et originales. Les unes concernent le substrat édaphique, souvent fluctuant et renouvelé par suite d'apports épisodiques ou continus de cendres ou de scories ; elles introduisent dans le système des éléments minéraux nombreux à l'exception de l'azote. Les autres sont focalisées davantage sur l'interface atmosphère-végétation. En effet, le climat chimique de ces régions est caractérisé par une concentration parfois élevée en soufre (Levi et al., 1975) et en dioxyde de carbone (Carbonelle et Zettwoog, 1982). Si le premier élément est connu comme un facteur de perturbation, le second aurait plutôt tendance à stimuler les processus photosynthétiques, donc la productivité de ces écosystèmes.

*Istituto di Botanica, 19 via A. Longo,
95125 Catania, Italie

**CNRS-CEPE L. Emberger, BP 5051,
34033 Montpellier, France

A ces influences, relativement permanentes, d'autres plus épisodiques et plus étalées dans le temps, en rapport avec les phases éruptives intenses, altèrent ou détruisent le tapis végétal et induisent une recolonisation, donc de nouvelles successions végétales à partir des laves jeunes (Poli et Grillo, 1972).

Toutes ces caractéristiques font des systèmes volcaniques de véritables laboratoires grandeur nature et permettent des études des écosystèmes qui s'y sont implantés, aussi bien du point de vue de leur fonctionnement que de celui de leur adaptation à ces conditions particulières du milieu.

L'Etna, plus grand volcan actif d'Europe, constitue un massif isolé au Sud Est de la Sicile. Les diverses expositions et un gradient altitudinal allant du niveau de la mer à plus de 3300 m d'altitude, donnent lieu à une grande diversité de formations végétales et forestières, dont les deux extrêmes sont le plus souvent le taillis de chêne vert en limite inférieure et les forêts à *Pinus laricio* à la limite supérieure.

Le premier de ces deux types d'écosystèmes a fait l'objet de nombreuses études au cours des dernières années (Leonardi, 1982 ; Leonardi et Rapp, 1982 ; Rapp et Leonardi, 1988). Elles portent sur la productivité, le cycle de la matière organique et des éléments minéraux, ou encore les processus de décomposition de la litière dans le taillis de chêne vert du Monte Minardo, qui est localisé sur un ancien cratère. Cette dernière station se situe dans l'étage bioclimatique méditerranéen.

En altitude, les forêts de *Pinus laricio* Poir. représentent l'ultime groupement forestier arboré sur les versants sud du volcan. Cette essence qui est une sous espèce de *Pinus nigra* Arn. (Pignatti, 1982) a été très répandue dans le massif de l'Etna et se trouve également en Calabre et en Corse (Debazac, 1964), ainsi qu'en plantations en France continentale où elle a été étudiée par Ranger (1978, 1981).

Le présent travail est focalisé sur la production et la répartition de la matière organique et constitue une première étape pour la connaissance d'autres processus fonctionnels dans ces peuplements, liés davantage à l'économie des nutriments ou aux répercussions directes de l'activité du volcan.

LA STATION D'ETUDE

La forêt de "Serra la Nave" est située sur le versant sud des pentes (30 % en moyenne) d'un ancien cône éruptif, à 4,5 km du cratère central (coordonnées IGM 14°57'55" nord ; 37°42'29" Est), à 1800 m d'altitude.

A part quelques *Fagus silvatica* L., la strate arborée est composée uniquement de *Pinus laricio* Poir. avec une densité de 6573 pieds à l'hectare. Dans la strate arbustive et herbacée, peu développée, on a relevé les espèces suivantes : *Genista aetnensis* (Biv.) DC, *Astragalus siculus* Biv., *Juniperus hemisphaerica* Presl., *Berberis aetnensis* Presl., *Linaria purpurea* (L.) Miller, *Tanacetum vulgare* L., *Viola aetnensis* Presl. sous esp. *aetnensis*, *Galium verum* L., *Secale cereale* L., *Festuca heterophylla* Lam., *Rumex acetosella* var. *multifidus*, *Silene sicula* Ucria.

Une étude détaillée de la hauteur et de la circonférence à 1,30 m des 729 pins d'une surface de 1000 m² représentative de la station (Figure 1), indique que l'on est en présence de trois groupes d'individus : des arbres de moins de 4 m de hauteur et de moins de 10 cm de circonférence à 1,30 m, résultats d'une régénération actuelle active. Des arbres de 4 à 10 m de hauteur et de 10 à 60 cm de circonférence à 1,30 m, issus de la dernière exploitation du peuplement. Enfin quelques arbres plus hauts et plus âgés, à circonférence importante, qui ont été conservés lors de cette dernière coupe.

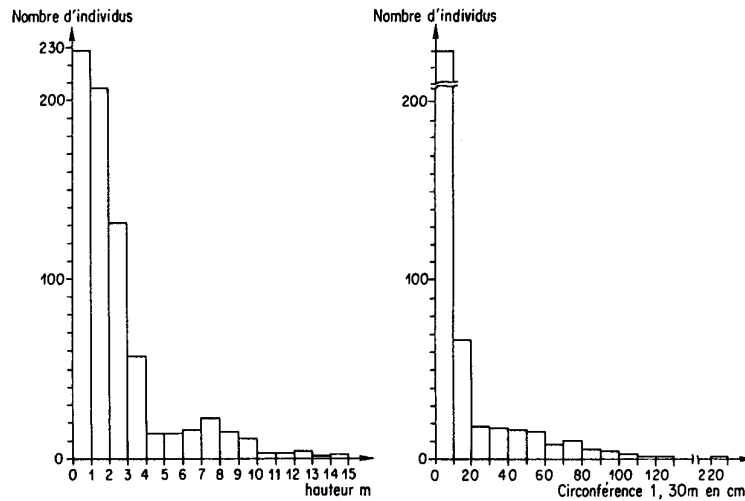


Fig. 1 - Distribution des arbres en classes de hauteur et de circonférence à 1,30 m ($C_{1,30}$).

Le sol est d'origine volcanique, sur roche mère basaltique. Son épaisseur est variable, la roche mère affleurant même par endroits. Il est couvert d'une litière de un à dix centimètres d'épaisseur selon les endroits.

Le climat est de type méditerranéen montagnard à hiver froid et été chaud et sec. Les précipitations annuelles, localisées essentiellement au printemps et à l'automne sont très variables. Elles se sont échelonnées entre 175 et 635 mm de 1978 à 1987. Les températures moyennes maximales des mois les plus chauds se situent entre 15 et 19°C pour la même période, alors que les minimales sont toujours négatives en janvier.

METHODES d'ETUDE

I - BIOMASSE

Neuf arbres représentatifs de l'ensemble des classes de diamètre et de hauteur du peuplement ont été abattus, débités et subdivisés en tronc, branches et aiguilles de différents

âges. Le tableau I résume l'ensemble des caractéristiques dendrométriques et pondérales. A partir de ces données l'on a calculé les équations de régression entre la biomasse d'un arbre et sa hauteur (H), sa circonférence à 1,30 m ($C_{1,30}$) ou le produit $H \times C_{1,30}$ (Newbould, 1967 ; Ranger, 1978 ; Cabanettes, 1979).

N° arbre	à 1,38 m cm	Hauteur cm	Masse par organe								Tronc	Biomasse épigée par arbre
			Aiguilles				Branches					
			1 an	2 ans	2 ans	Total	1 an	2 ans	2 ans	Total		
1	7,70	1,10	11,9	7,6	2,0	21,5	2,0	5,8	9,9	17,7	42,0	81,2
2	8,0 ⁸	1,12	26,7	19,9	5,8	52,4	4,9	6,9	10,1	21,9	73,1	147,4
3	13,8 ⁸	1,38	67,4	51,1	19,5	138,0	13,0	20,0	21,6	54,6	159,3	351,9
4	8,5	2,53	154,1	68,3	59,2	281,4	40,0	47,1	185,6	272,7	648,4	1202,5
5	9,5	2,44	232,4	166,1	61,2	463,7	44,8	93,9	122,0	260,7	935,0	1659,3
6	15,0	3,20	467,2	308,2	151,9	927,3	159,9	183,7	715,8	1059,4	1823,2	3809,9
7	19,0	3,89	672,4	404,8	127,9	1205,1	224,1	252,9	1574,4	2053,4	3403,8	6662,3
8	25,0	5,28	607,9	530,9	105,6	1244,4	255,4	494,5	1101,6	1851,5	5562,5	8658,4
9	86,0	6,58	18710,8	8987,7	2208,9	29907,4	7131,9	7722,8	51377,3	66493,1	1100554,3	20693,8

Tableau I. Caractéristiques dendrométriques et pondérales des 9 arbres abattus (résultats en g).

Ces équations de type : $\log \text{ biomasse} = a + b \log X$ sont les suivantes :

$\log \text{ biomasse}$

$$= 1,02 + 2,18 \log C_{1,30} \quad n = 6 \quad r = 0,995 \text{ intervalle de confiance } 0,001$$

$$= 4,35 + 3,33 \log H \quad n = 9 \quad r = 0,981 \quad 0,001$$

$$= - 1,53 + 1,38 \log H \times C_{1,30} \quad n = 6 \quad r = 0,988 \quad 0,001$$

Vu le peu de différences entre elles, seules les corrélations entre la biomasse totale ou par organe et la circonférence à 1,30 m ont été retenues. Les équations correspondantes sont indiquées sur le tableau II.

	équations des droites	r	n
Biomasse totale aiguilles	$\log y = 0,67 + 1,90 \log x$	0,981	6
Biomasse aiguilles 1 an	$\log y = 0,31 + 1,97 \log x$	0,977	6
Biomasse aiguilles 2 ans	$\log y = 0,15 + 1,94 \log x$	0,986	6
Biomasse aiguilles 2 ans	$\log y = 0,27 + 1,50 \log x$	0,942	6
Biomasse totale bois	$\log y = 0,83 + 2,25 \log x$	0,997	6
Biomasse branches 1 an	$\log y = 0,49 + 2,21 \log x$	0,992	6
Biomasse branches 2 ans	$\log y = - 0,21 + 2,10 \log x$	0,995	6
Biomasse branches 2 ans	$\log y = - 0,18 + 2,50 \log x$	0,980	6
Biomasse tronc	$\log y = 0,83 + 2,25 \log x$	0,997	6

Tableau II. Equations des droites de régression $C_{1,30}$ -poids, utilisées pour calculer les biomasses d'aiguilles et de bois.

En utilisant ces équations et le nombre d'individus par classe de circonférence on peut établir la biomasse totale ou fractionnée du peuplement.

2 - RETOMBEE DE LITIERE

Pour récolter la litière nous avons placé au hasard, 16 paniers de 0,25 m² de surface d'interception chacun, sur une superficie de 2000 m². Ces paniers avaient un cadre en bois, fermé par un grillage métallique très fin. Ils étaient placés à environ 50 cm au-dessus du sol. Tous les premiers jours du mois, à partir d'octobre 1986 (sauf quand la neige était trop importante), les paniers ont été vidés et le contenu trié et séparé dans les composantes suivantes :

- 1) aiguilles de Pin ;
- 2) branches, écorce et bourgeons apicaux sans aiguilles ;
- 3) organes reproducteurs, mâles, femelles et graines ;
- 4) matériaux "divers" qui ne proviennent pas directement des Pins ou non identifiables.

Tout le matériel a été séché à 80°C jusqu'à poids constant et pesé.

3 - IMMOBILISATION DE LA LITIERE AU SOL

En décembre 1987, huit échantillons de 0,25 m² de litière au sol furent prélevés à l'intérieur de la station.

La litière prélevée est triée en une fraction composée essentiellement de la litière tombée pendant l'année 1987 et encore peu décomposée et en une fraction partiellement décomposée, recouvrant l'ensemble de la litière tombée avant 1987. Nous n'avons fait aucune autre sélection dans les échantillons de litière prélevés, qui ont été séchés à 80°C jusqu'à poids constant.

Pour la fraction partiellement décomposée nous avons été obligés à quantifier la matière organique indirectement en calcinant les échantillons de cette fraction. En effet les échantillons étaient constitués d'un mélange de scories volcaniques tombées en octobre 1986, et d'aiguilles plus ou moins décomposées ainsi que de contaminants provenant à partir du sol.

RESULTATS et DISCUSSION

I- BIOMASSE AERIENNE

1 - Biomasse totale du peuplement

La biomasse totale de ce peuplement, âgé de 20 à 25 ans, calculée avec la méthode décrite est de 94,0 Mg ha⁻¹. Les arbres peu nombreux, ayant une circonférence supérieure à 60 cm représentent l'essentiel de cette biomasse.

Les valeurs de biomasse obtenues se situent au même niveau que celles obtenues par Ranger (1981) pour un peuplement de *Pinus laricio* de Corse, âgé de 18 ans. Par contre une station fertilisée lors de sa plantation a, à âge égal, une biomasse double. Cette biomasse est aussi comparable à celle d'un peuplement de *Pinus nigra* de même âge indiqué par Rodin et Bazilevich (1967). Elle est supérieure aux valeurs données pour *Pinus silvestris* par ces mêmes auteurs (Tableau III).

Cependant il faut dire que les densités des différents peuplements indiquées sur le tableau III varient d'un site à l'autre et ne sont pas idéales pour faire une comparaison. Par ailleurs, si dans la station étudiée, on a dénombré 6 573 pieds à l'hectare, une grande partie est constituée de petits arbres de moins de 10 cm de circonférence. Nous devrions plutôt considérer comme densité du peuplement le nombre d'arbres sur lesquels sont concentrés 99 % de la biomasse, c'est-à-dire 1 640 arbres par hectare.

Espèces	Age du peuplement (années)	Nombre d'arbres (ha)	Hauteur moyenne (m)	Biomasse aiguilles (Mg ha ⁻¹)	Biomasse bois fort (Mg ha ⁻¹)	Biomasse aérienne (Mg ha ⁻¹)
	20	-	5,8	12,5	-	51,6
	33	4 260	14,0	7,3	118,8	140,1
	55	-	16,0	10,4	-	119,3
	22	2 886	-	-	104,9	141,9
	46	482	23,0	-	212,0	242,2
	39	-	-	-	138,3	168,7
	120	-	10,9	4,5	-	40,0
	32	1 636	9,0	-	23,3	33,2
	70	656	12,0	5,6	113,2	156,6
	33	800	11,0	12,7	97,5	156,8
de Corse	18	3 780	7,9	21,8	103,0	155,2
fertilisé						
de Corse	18	3 443	5,7	8,0	53,1	73,6
non fertilisé						
de l'Etna	20-25	4 230	-	12,6	51,1	94,0

Tableau III - Comparaison des biomasses et de certains indices pondéraux pour quelques résineux d'après : Rodin et Bazilevich (1967), Rapp (1974), Cabanettes (1979), Ranger (1981).

2 - Biomasse fractionnée

La biomasse totale des aiguilles obtenue à l'aide de l'équation 1, tableau II est de 12,6 Mg ha⁻¹ et celle du bois (tronc plus branches) de 81,4 Mg ha⁻¹ (équation 4, tableau II).

A partir des autres corrélations établies entre la circonférence à 1,30 m et les différentes fractions de la biomasse on obtient les masses suivantes :

Aiguilles 1 an	7,4 Mg ha ⁻¹
2 ans	4,3
plus de 2 ans	0,9
Branches 1 an	3,1
2 ans	3,5
plus de 2 ans	23,7
Tronc	51,1

Les aiguilles représentent 13,4 % de cette biomasse, le bois 86,6 %, pouvant se subdiviser en 32,4 % de bois de branches et 54,2 % de bois de tronc. Cette valeur de 13,4 % d'aiguilles est à rapprocher des 12,2 % trouvés par Ranger (1981) dans une forêt non fertilisée.

De la comparaison des valeurs de la biomasse totale des aiguilles et de leur rapport avec la biomasse du bois total, calculé par la formule :

$$\frac{\text{biomasse aiguilles}}{\text{biomasse ligneuse aérienne}} \times 100$$

proposée par Rodin et Bazilevich (1967), il ressort que le peuplement de l'Etna se situe entre ceux à biomasse plus élevée de *Pinus pinea* ou de *Pinus laricio* fertilisé de Corse et les peuplements de *Pinus silvestris* de même âge (Tableau III).

2 - CHUTE DE LITIÈRE

La chute de litière aérienne est la voie la plus importante de restitution de matière organique au sol à partir de la végétation épigée. Elle est complétée, pour des quantités difficiles à évaluer, par la litière racinaire.

Elle a un rôle très important dans le processus de pédogénèse et dans la vie des microorganismes décomposeurs du sol.

Le peuplement de *Pinus laricio* restitue annuellement au sol 2,85 Mg ha⁻¹ de litière. 88 % (2,51 Mg ha⁻¹) sont constitués par les aiguilles. Suivent les organes reproducteurs, les matériaux "divers" et, enfin, les branches, brindilles...

Cependant l'importance des aiguilles comme moyen de restitution de matière organique au sol n'est pas uniquement pondérale mais également fonctionnelle. En effet, la chute des aiguilles suit un cycle régulier tout au long de l'année qui est moins influencé par les événements atmosphériques (tempêtes, orages, chute de neige) que les autres compartiments de la litière. A cause de cela nous analyserons séparément la chute des aiguilles de la chute des autres composants (tableau IV).

Mois	Aiguilles	Bois	Inflorescences fruits	Divers	Total
Décembre	423,50	9,35	3,83	35,5	472,18
Janvier					
Février	104,77	11,38	0,95	18,4	135,50
Mars					
Avril					
Mai	62,25	11,80	0,50	6,7	81,25
Juin	41,53	3,77	0,72	6,0	52,02
Juillet	22,03	2,02	23,82	10,1	57,97
Août	110,77	3,03	21,10	27,7	162,60
Septembre	276,12	0,50	87,82	20,1	384,54
Octobre	542,25	0,25	3,14	13,3	558,94
Novembre	930,50	9,25	3,85	4,6	948,20
Total	2 513,72	51,35	145,83	142,4	2 853,27

Tableau IV. Apport au sol de matière organique par l'intermédiaire de la retombée de litière (kg ha⁻¹). Les valeurs des mois d'hiver ont été regroupées.

La chute des aiguilles est concentrée sur les mois de septembre, d'octobre et de novembre (Figure 2) ; durant ces trois mois plus de 60 % de la masse annuelle des aiguilles retourne au sol.

La chute des branches est concentrée entre décembre et mai, mois caractérisés par des tempêtes et par des chutes de neige qui cassent les branches.

Pour les organes reproducteurs, la chute des pignes est très importante. Elle est pondéralement prédominante sur l'ensemble des organes reproducteurs, et semble se produire entre les mois de juillet et de septembre.

Les matériaux "divers", étant une portion très hétérogène, n'ont pas de régularité dans la retombée.

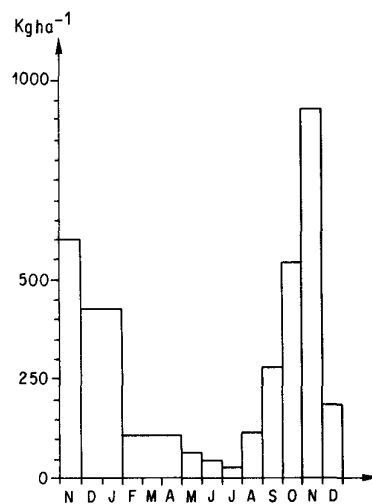


Fig. 2 - Chute mensuelle d'aiguilles durant l'année 1987 (kg ha⁻¹).

Pour des peuplements purs de conifères, d'âge compris entre 20 et 50 ans, en conditions normales, les retombées de litière varient, d'après les données citées par Bray et Gorham (1964), entre les valeurs extrêmes suivantes :

- litière totale : 2,9 à 7,9 Mg ha⁻¹an⁻¹ en forêt tempérée chaude ;
1,4 à 5,7 Mg ha⁻¹an⁻¹ en forêt tempérée froide ;
- litière d'aiguilles : 2,2 à 5,1 Mg ha⁻¹an⁻¹ en forêt tempérée chaude ;
1,7 à 3,9 Mg ha⁻¹an⁻¹ en forêt tempérée froide.

Le peuplement étudié qui se trouve dans une forêt tempérée chaude, mais en région montagneuse, est au-dessous des valeurs inférieures pour la chute de litière totale mais à une valeur située à l'intérieur de la fourchette donnée pour la litière d'aiguilles.

Quant aux peuplements de *Pinus laricio* étudiés par Ranger (1981), la retombée de litière s'élève respectivement à 3,9 et 2,6 Mg ha⁻¹an⁻¹ selon qu'ils ont été fertilisés ou non.

La retombée essentiellement automnale des aiguilles du Pin laricio a également été notée par Ranger (1981) sous climat atlantique. Cette essence, méditerranéenne par sa localisation

géographique, ne répond pas au modèle caractérisant les autres pins méditerranéens, qui perdent leurs aiguilles entre juin et août, soit immédiatement avant, soit durant la période de sécheresse estivale (Rapp, 1967 ; Cabanettes et Rapp, 1981). Signalons que les chutes des feuilles de chêne vert ou de chêne kermès précèdent également la période de sécheresse estivale (Rapp, 1971 ; Leonardi, 1982).

On peut donc se poser la question : *Pinus laricio* qui a une aire de répartition centro méditerranéenne (Bonin et Pennacchini, 1975) et qui est une sous espèce du *Pinus nigra* Arn (Debazac, 1964 ; Tutin et al., 1964 ; Pignatti, 1982) est-il vraiment méditerranéen ? ou s'agit-il dans le cas étudié, d'une adaptation au climat de montagne ?

3 - STOCK DE MATIERE ORGANIQUE AU SOL

La masse moyenne de litière au sol par m^2 de la station est indiquée dans le tableau V et on peut voir qu'elle n'est pas uniforme. L'écart type indique une grande variabilité de poids, donc d'épaisseur, d'un point de prélèvement à l'autre.

En extrapolant les valeurs moyennes à l'hectare on constate que la fraction peu décomposée est pondéralement équivalente à la litière qui tombe annuellement. Par contre pour le second niveau, il est nécessaire de corriger les valeurs trouvées, fortement contaminées et de les exprimer en matière organique.

Le total de 29.5 Mg ha^{-1} de litière est légèrement supérieur aux 22 Mg ha^{-1} établi par Ranger (1981) pour d'autres stations de *Pin laricio*.

Compartiment	Quantité moyenne (Kg) par m^2 et écart type		Quantité brute à l'hectare (Mg)	Matière organique à l'hectare (Mg)
Litière peu décomposée	0,327	0,16	3,27	3,27
Litière partiellement décomposée	7,400	2,16	70,53	26,24
Total	7,727		73,80	29,51

Tableau V. Stock de litière au sol. Quantités absolues et quantités exprimées en matière organique après correction de la contamination par les scories dans l'échantillon très décomposé (perte au feu ou % M.O. = $37,2 \pm 18,1$).

4 - EVALUATION DE LA DECOMPOSITION DE LA LITIÈRE

Dans un écosystème forestier en équilibre, il existe une relation, caractéristique pour chaque peuplement, entre la litière qui tombe et la quantité décomposée dans un laps de temps déterminé, durant une année, par exemple.

Cet équilibre a été formalisé par Jenny et al. (1940) par la relation :

$$\% \text{ décomposition} = \frac{100 \times A}{L + A}$$

A = apport annuel de litière ;

L = litière au sol.

Cette formule, dite coefficient de Jenny, permet de connaître le pourcentage de matière organique décomposée pendant une année.

Le taux de décomposition est de 8,8 %, ce qui correspond à une décomposition de 2,8 Mg ha⁻¹an⁻¹ de matière végétale plus ou moins âgée.

Ranger (1981) pour sa part a calculé des coefficients de 15 et 10,6 % dans des plantations fertilisées ou non.

5 - PRODUCTIVITE DE LA STATION

A partir de l'ensemble des résultats obtenus, il est théoriquement possible d'évaluer la production de ce peuplement. Mais l'existence d'une certaine hétérogénéité dans l'âge des différents individus, voir l'existence de deux populations, limite sensiblement cette évaluation.

La production annuelle peut se définir comme la sommation de l'accroissement de la biomasse pérenne (B), de la production de matériel photosynthétique (T), des fractions de tissu perdues durant l'année par consommation, chute ou exportation (L), selon la formule :

$$P \text{ Nette} = B + T + L$$

avec T = 7,4 Mg ha⁻¹ d'aiguilles de l'année

3,1 Mg ha⁻¹ de branches de l'année

L = 0,3 Mg ha⁻¹ de litière de bois, d'organes reproducteurs
et de matériels divers

B peut être estimé en divisant la biomasse pérenne par l'âge du peuplement. Il se situe donc entre 81,7 divisé par 20 ou 25 (âge en années) = 3,0 et 4,0 Mg ha⁻¹an⁻¹.

La production annuelle nette serait donc de 14 à 15 Mg ha⁻¹ de matériel organique. Mais cette valeur n'est qu'une estimation et il est difficile de la confronter avec les rares références disponibles.

Ranger (1981) indique un accroissement courant annuel de 7,4 Mg ha⁻¹ pour un site non fertilisé. Si l'on y ajoute les 4,5 Mg ha⁻¹ de feuilles d'un an on obtient une production de

11,9 Mg ha⁻¹. Cette valeur est néanmoins difficile à comparer aux 14 Mg ha⁻¹ du Pin laricio de l'Etna, car d'une part elle intègre la production de racines et d'autre part elle ne mentionne pas les pertes d'organes reproducteurs, ou de bois par l'intermédiaire de la retombée de litière.

La production obtenue à l'Etna reste quand même plus élevée, ce qui peut indiquer une certaine influence du milieu. Influence qui a priori n'est pas climatique car nous sommes, malgré une localisation bien méditerranéenne, dans des conditions de montagne, nettement moins favorables à la sylviculture que le climat atlantique de la station française étudiée par Ranger (1981). Cette forte productivité semble plutôt en rapport avec les conditions édaphiques ou le climat chimique local (concentration en CO₂ de l'atmosphère plus élevée que la normale), conditionnés par le volcanisme.

Rappelons qu'une constatation semblable a été faite pour le taillis de chêne vert du Monte Minardo, qui présente également une forte productivité (Rapp et Romane, 1988).

L'estimation de ces derniers paramètres permet de synthétiser (Figure 3) l'ensemble de la répartition, des variations et des échanges de matière organique dans le peuplement de *Pinus laricio* étudié en y incluant les compartiments statiques (phytomasse aérienne pérenne, stock de litière au sol) et les flux. Ces derniers peuvent eux-mêmes se subdiviser en deux catégories. Des flux internes à la phytocénose, représentant l'incrément des troncs et des branches, la production de feuillage ou d'organes reproducteurs. Des flux entre la végétation et le sol qui comportent la retombée de litière d'une part, la décomposition de cette litière, et son passage vers la matière organique du sol, ou vers le dioxyde de carbone de l'atmosphère d'autre part.

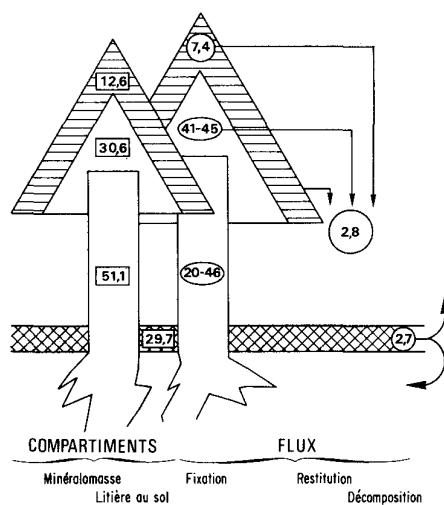


Fig 3 - Le cycle de la matière organique dans le peuplement de *Pinus laricio* Poir de Serra la Nave. Résultats en kg ha⁻¹ (compartiments) ou kg ha⁻¹an⁻¹ (flux).

CONCLUSIONS

Une forêt de *Pinus laricio* Poir, implantée à 1800 m d'altitude dans le massif de l'Etna, a une biomasse totale de 94 Mg ha⁻¹ qui peut être subdivisée en : 7,4 Mg ha⁻¹ d'aiguilles de 1 an, 4,3 Mg ha⁻¹ d'aiguilles de 2 ans, 0,9 Mg ha⁻¹ de branches de 1 an, 3,7 Mg ha⁻¹ de branches de 2 ans, 23,7 Mg ha⁻¹ de branches de plus de 2 ans et 51,1 Mg ha⁻¹ de bois de tronc.

Les arbres restituent annuellement au sol 2,8 Mg ha⁻¹ de litière, dont 80 % sont constitués d'aiguilles. Un taux de décomposition relativement bas (8,8 %) provoque une accumulation de litière à la surface du sol, qui représente en moyenne 29,5 Mg ha⁻¹.

Si les données relatives aux différents compartiments et flux sont assez voisines de celles indiquées pour une plantation non fertilisée de la bordure atlantique française, la productivité semble, dans l'état actuel des investigations, plus élevée dans le massif de l'Etna.

Ceci peut être une conséquence directe du volcanisme qui est responsable de conditions édaphiques et climatiques particulièrement favorables. Mais cette hypothèse, qui avait déjà été constatée pour le taillis de *Quercus ilex* du Monte Minardo, ne pourra être vérifiée qu'au vu d'une étude détaillée du cycle biogéochimique.

L'ensemble des résultats déjà obtenus font néanmoins de la station de Serra la Nave, comme de celle de Monte Minardo (*Quercus ilex*), étudiée depuis bien plus longtemps, un excellent point de départ pour des travaux futurs. En effet, les conditions propres aux systèmes volcaniques en activité, et la proximité du cratère, en font un modèle privilégié pour étudier le rôle et les effets de certains facteurs du milieu sur les processus fonctionnels d'un écosystème.

REMERCIEMENTS

Les auteurs adressent leurs remerciements aux Drs. A. Drago et G. Scrimali, de l'"Ispettorato Ripartimentale Agricoltura e Foreste" de Catane pour leur autorisation d'effectuer le présent travail dans le parc naturel de l'Etna.

Bibliographie

- Bonin G. & Pennacchini V., 1975. *Pinus leucodermis* Ant. et *Pinus nigra* Arn. en Calabre septentrionale. *Ecol. Medit.*, 1, 33-61.
- Bray J.R. & Gorham E., 1964. Litter production in forest of the world. *Adv. Ecol. Research*, 2, 101-157.
- Cabanettes A., 1979. Croissance, biomasse et productivité de *Pinus pinea* L. en Petite Camargue. Thèse 3ème cycle, U.S.T.L. Montpellier, 175 p. (ronéo).

- Cabanettes A. & Rapp M., 1981. Biomasse, Minéralomasse et Productivité d'un écosystème à Pins pignons (*Pinus pinea* L.) du littoral méditerranéen. IV. Production. *Acta Oecologica, Oecol. Plant.*, 2 (16), 381-394.
- Carbonnelle J. & Zettwoog P., 1982. Dégazage ponctuel des volcans actifs. Méthodologie et derniers résultats obtenus sur l'Etna et le Stromboli. *Bulletin P.I.R.P.S.E.V.*, 55, 1-15.
- Debazac E.F., 1964. Le Pin laricio de Corse dans son aire naturelle. *Rev. For. Française*, 3, 188-215.
- Jenny H., Gessel S.P. & Bingham F.T., 1949. Comparative study of decomposition rates of organic matter in temperate and tropical regions. *Soil Sc.*, 2, 419-432.
- Levi E., Reinger P., Avogadro A. & Hoffman A., 1975. A preliminary survey of total sulphur present in some plants and soils found in the Etna regions. Eur/C 1.9/571/75C.
- Leonardi S., 1982. Produttività primaria della lecceta di monte Minardo (Etna). *Arch. Bot. e Biogeogr. It.*, 58, 1/2, 1-54.
- Leonardi S. & Rapp M., 1982. Phytomasse et minéralomasse d'un taillis de chêne vert du massif de l'Etna. *Ecol. Med.*, 7, 3, 125-138.
- Newbould P.J., 1967. Methods of estimating the primary production of forests. I.B.P. handbook n 2 *Blackwell. Scient. Publ.*, Oxford and Edinburgh, 62 p.
- Pignatti S., 1982. Flora d'Italia. Vol. 1-4, Edagricole.
- Poli E. & Grillo M., 1972. Il dinamismo della vegetazione sulle lave dell'Etna del 1831. *Gior. bot. it.*, 106, 5, 296-297.
- Ranger J., 1978. Recherches sur les biomasses comparées de deux plantations de Pin laricio de Corse avec ou sans fertilisation. *Ann. Sci. Forest.*, 35, 2, 93-115.
- Ranger J., 1981. Etude de la minéralomasse et du cycle biologique dans deux peuplements de Pin laricio de Corse, dont l'un a été fertilisé à la plantation. *Ann. Sci. Forest.*, 38, 1, 127-158.
- Rapp M., 1967. Production de litière et apport au sol d'éléments minéraux et d'azote dans un bois de Pin d'Alep. *Oecol. Plant.*, 2, 325-338.
- Rapp M., 1971. Cycle de la matière organique et des éléments minéraux dans quelques écosystèmes méditerranéens. *Ecologie du Sol*, RCP n 40, C.N.R.S. (Ed.), Paris, 2, 19-188.
- Rapp M., 1974. Le cycle biogéochimique dans un bois de pins d'Alep. In : P. Pesson, Ecologie forestière, Gauthier-Villars éditeur, Paris, 75-97.
- Rapp M. & Leonardi S. Evolution de la litière au sol au cours d'une année dans un taillis de chêne vert (*Quercus ilex* L.). *Pedobiologia*, 37, 177-185.
- Rapp M. & Romane F., 1988. Are parks able to support the understanding of dynamics and function in "natural" vegetation? *Quercus ilex* L. coppices around Montpellier (France) as an example. *Int. Ass. For. Veg. Sci.*, 31st Int. Symposium, Frascati, Italie, sous-presse.
- Rodin L.E. & Bazilevich N.I., 1967. Production and mineral cycling in terrestrial vegetation. Oliver at Boyd, Edinburgh, 228 p.
- Tutin T.G., Heywood V.H., Burges N.A., Valentine D.H., Walters S.M. & Webb D.A., 1964. Flora Europea. Vol. 1-4. Cambridge University Press.

**Le genévrier thurifère, *Juniperus thurifera* L.
(cupressacées): analyse biométrique et biochimique;
propositions systématiques.**

T. GAUQUELIN*
M. IDRISSE HASSANI**
P. LEBRETON***

RESUME

Sur des bases biométriques (nombre de graines par galbule) et biochimiques (importance de la prodelphinidine foliaire), nous proposons de sectionner *Juniperus thurifera* L. en deux sous-espèces :

- la première, *J. th. thurifera* subsp. nov., couvre le domaine européen de l'espèce; elle est caractérisée par un nombre de graines élevé (3,0 +/- 0,6 graines/galbule). Trois chimiovar peuvent être distingués, respectivement faible (chimiovar *hispanica*), moyen (chimiovar *gallica*) et riche (chimiovar *corsicana*) en prodelphinidine;
- la seconde sous-espèce, *J. th. africana* comb. nov., notée au Maghreb, présente un nombre significativement réduit de graines (1,2 +/- 0,1 graines/galbule); sa teneur en prodelphinidine est très faible.

Il existe en fait un cline biochimique allant du Maghreb à la Corse, fondé sur un polymorphisme subtil de la prodelphinidine; Les Alpes du Sud-Est français peuvent être considérées comme le foyer (secondaire) des taxons actuels.

SUMMARY

On the basis of biometry (number of seeds in one galbulus) and biochemistry (prodelphinidin content in the foliage), we propose to split *Juniperus thurifera* L. into two subspecies :

- the first, *J. th. thurifera* subsp. nov., covers the European range of the species; that is characterised by a high number of seeds in the galbulus (3,0 +/- 0,6 seeds/galbulus). Three chimiovar can be distinguished, with respectively low (chimiovar *hispanica*), moderate (chimiovar *gallica*) and high (chimiovar *corsicana*) prodelphinidin content;
- the second subspecies, *J. th. africana* comb. nov., present in Maghreb, has a significantly lower number of seeds (1,2 +/- 0,1 seeds/galbulus); its prodelphinidin content is also lower than in the other subspecies.

In fact, one can observe a biochemical cline from Maghreb to Corsica, founded on a subtle polymorphism of prodelphinidin; French meridional Alps can be considered as the (secondary) origin of the present taxa.

Mots-clés : *Juniperus thurifera* (Cupressaceae)
Biométrie (graines) et biochimie (proanthocyanidines foliaires)
Systématique infraspécifique

Adresse des auteurs :

- *Laboratoire de Botanique et de Biogéographie de l'Université Paul Sabatier Toulouse III, 39 Allées Jules Guesde, 31000 Toulouse
- **Département de Biologie de la Faculté des Sciences d'Agadir (Maroc)
- ***Laboratoire de Biochimie Végétale de l'Université Claude Bernard LYON-I, 69622 Villeurbanne (et GRECO C.N.R.S. 13043, "Ecologie des Forêts méditerranéennes")

I. INTRODUCTION

Le Genévrier thurifère peut être rencontré du Maghreb à la Corse, en passant par l'Espagne et le Sud-Est de la France, où ses exigences écologiques le cantonnent en montagne, en ambiance à la fois lumineuse, sèche (en été) et froide (en hiver). Cette aire (actuellement) disjointe implique une histoire qui, pour récente qu'elle soit à l'échelle de l'évolution, ne saurait être sans retentissement sur une systématique aussi naturelle que possible.

Trois "variétés" sont actuellement plus ou moins reconnues, sur des bases à la fois géographiques et morphologiques (feuillage, galbules): le type de l'espèce est constitué par Juniperus thurifera L. var. hispanica Mill.; en 1898, De COINCY donne la première description de l'espèce en France et définit la variété gallica; en 1926, MAIRE décrit la variété africana comme pourvue de "galbules plus petits".

Tout en reprenant ici les paramètres biométriques (notamment le nombre de graines par galbule), nous nous proposons de les préciser, et de leur adjoindre de nouveaux critères, d'ordre biochimique: on sait que les flavonoïdes ont été souvent utilisés avec succès pour contribuer à la connaissance de la structure et de l'histoire des taxons végétaux, chez les Gymnospermes (voir notamment LEBRETON, 1988) comme dans bien d'autres groupes botaniques.

II. LE GENEVRIER THURIFERE : RAPPEL SYSTEMATIQUE

Malgré les risques de confusion avec J. sabina L. ou J. phoenicea L., autres représentants sympatrides de la section Sabina (Spach 1841) du genre Juniperus, LINNÉ (Spec. plantarum, p. 1039) spécifie distinctement le taxon dès 1753, ajoutant aux diagnoses antérieures la mention: "Habitat in Hispania". C'est d'ailleurs de ce pays que l'espèce est à nouveau mentionnée, un siècle plus tard, par WILLKOMM et LANGE (1870, I, p. 22: In regione mont. Hispaniae central. et australis) qui citent la synonymie J. hispanica due à MILLER (1768). Mais il faudra attendre un demi-siècle encore pour que le type et la structure de l'espèce soient formellement énoncés par MAIRE (1952, p. 116-117): "var. hispanica (Mill.) M. et We., comb. nov., type de l'espèce". Dans la même Flore d'Afrique du Nord, MAIRE rappelle sa définition en 1926 de la variété africana caractérisée par des ramules moins quadrangulaires, des feuilles plus courtes et moins aiguës, et des galbules de 6-8 mm environ de diamètre contre 10 mm pour le type.

En outre, dès 1898 nous l'avons dit, De COINCY avait - sur des échantillons des environs de Grenoble - décrit la variété gallica dont l'usage semble avoir étendu l'acception à tout le territoire français concerné: non seulement les Alpes du Sud-Est, mais aussi la Corse et les Pyrénées (une station, à la Montagne de Rie, au dessus de Saint-Béat). Si, d'après BOREL et POLIDORI (1983), c'est la morphologie des galbules qui avait conduit De COINCY à définir la variété gallica, GUINIER estimait, en 1929, "cette distinction peu justifiée"; De LITARDIERE ajoutait d'ailleurs, en 1956: "La distinction du Thurifère de France d'avec le Thurifère d'Espagne, type de l'espèce, est absolument impossible".

Le nombre de graines par galbule a été mis à contribution: LEMOINE-SEBASTIAN (1965, pp. 101-102) rapporte que le galbule du type espagnol, "petit, d'environ 10 mm (sic), oblong, contient 2 à 3 graines assez grosses... Le Juniperus thurifera L. var. africana Maire est assez semblable. A notre avis (1) - ajoute-t-elle - il n'y a pas lieu de les différencier (observations inédites)". "Quant au J. thurifera L. var. gallica De Coincy", il a "des galbules nettement plus gros, globuleux, contenant 5 à 6 graines". Mais LEMOINE-SEBASTIAN cite aussi De LITARDIERE (1956), qui se refuse à "différencier les thurifères espagnol et français (et) n'a pas d'opinion sur le thurifère africain"; elle conclut: "les trois variétés en somme sont extrêmement voisines" (2).

BOREL et POLIDORI (loc. cit., 1983) restent plus nuancés: "Pourtant la variété africana Maire a des galbules petits d'environ 6 mm de diamètre, contenant de 1 à 3 graines, tandis que la taille des galbules des Thurifères de France est en moyenne de 10 mm et qu'ils contiennent de 2 à 4 graines (parfois 6)... Il se pourrait donc qu'une variété africana Maire mérite d'être distinguée du type d'Europe". C'est d'ailleurs la seule qui accompagne le type dans la récente Med-Checklist (1984).

En conclusion, si l'espèce apparaît comme loin d'être homogène sur l'ensemble de son aire, les avis divergent quant aux critères à privilégier, et à leur traduction systématique.

III. PARTIE EXPERIMENTALE

1. Analyse biométrique

Sur des lots de toutes provenances (Corse, Alpes, Pyrénées, Espagne, Maroc - voir tableau 1 et figure 1 -), nous nous sommes livrés:

- à la pesée (au mg) des galbules mûrs, secs et sains;
- à la mesure (au 1/10ème mm) de leurs diamètres extrêmes et moyen;
- le cas échéant, à partir des données précédentes, au calcul de leur volume moyen et de leur "densité apparente", voire de leur ellipticité;
- par dissection des galbules, à la numération et, parfois, à la pesée (au 1/10ème mg) des graines.

2. Analyse biochimique (in IDRISSE HASSANI, Thèse 1985)

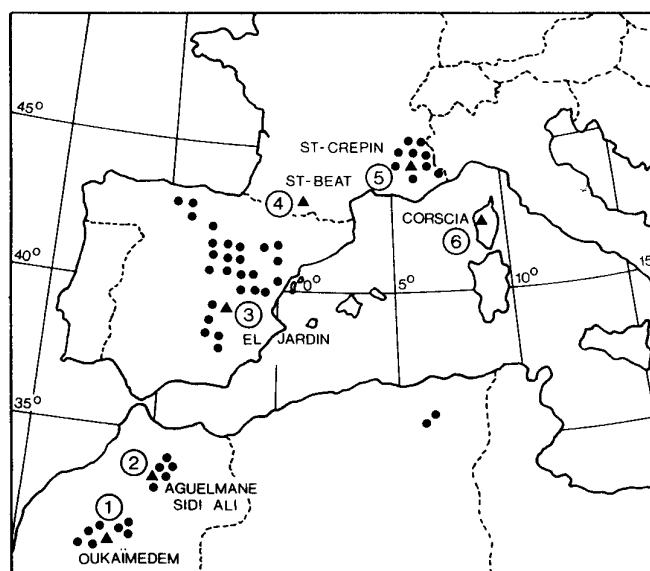
Le traitement acide à chaud (HCl 2 N, 40 mn au bain-marie bouillant) de 2,00 g de feuillage sec pulvérisé génère les anthocyanes cyanidine et delphinidine à partir des proanthocyanidines natives homologues (la seconde molécule ne diffère de la première que par un hydroxyle phénolique supplémentaire - voir formules -).

La mesure de la D.O. à 535 nm permet alors, après filtration, le dosage global (mg/g) des (pro)anthocyanes, tandis que la séparation par C.L.H.P. (voir figure 2) donne accès au pourcentage (+/- 1% relatifs) des deux substances (colonne C-18 microBondapak Waters, granulométrie 10 microns; longueur 30 cm, diamètre 0,4 cm. Solvant eau/méthanol/acide acétique 6/3/1, débit 1 ml/mn. Détection à 546 nm; temps de rétention: 6,9 mn pour la delphinidine, 9,1 mn pour la cyanidine). Le produit des deux mesures (% x mg/g) permet d'obtenir la teneur absolue (+/- 5% relatifs) de chaque proanthocyane.

ORIGINE	COLLECTE	ALTITUDE ET CLIMAT	VEGETATION
1. HAUT-ATLAS Oukaïmeden Forêt des Fiancés 31°12 N / 07°53 W	25-IV-84 Th. G.	2400-2700 m P = 590 mm/an T ann. = 8.5°C	<i>Cytisus balansae</i> <i>Ptilotrichum spinosum</i> <i>Eupleurum spinosum</i> <i>Daphne laureola</i>
2. MOYEN-ATLAS Aguelmane Sidi Ali 33°15 N / 05°09 W	21-X-84 Th. G.	2100 m P = ca. 810mm/an T ann. = 10.8°C	<i>Cytisus balansae</i> <i>Eupleurum spinosum</i> <i>Erinacea anthyllis</i> <i>Cedrus atlantica</i>
3. ESPAGNE Prov. Albacete El Jardin 38°50 N / 02°20 W	15-I-85 D.R.	900-980 m P = ca. 700mm/an T ann. = ca. 12 °C	<i>Juniperus oxycedrus</i> <i>Genista mugronensis</i> <i>Rosmarinus officinalis</i> <i>Quercus rotundifolia</i>
4. PYRENEES (F) St-Béat (Hte Garonne) Montagne de Rié 42°55 N / 00°42 E	16-VIII-84 Th. G.	800-1100 m P = ca. 1100mm/an T ann. = ca. 8 °C	<i>Quercus ilex</i> <i>Quercus pubescens</i> <i>Juniperus oxycedrus</i> <i>Phillyrea media</i> <i>Pistacia terebinthus</i>
5. ALPES (F) St-Crépin (Htes-Alpes) 44°42 N / 06°36 E	24-V-84 Ph. L.	960-1350 m P = 700 mm/ an T. ann. = 9.2° C	<i>Juniperus sabina</i> <i>Juniperus communis</i> / <i>J. hemisphaerica</i> <i>Pinus sylvestris</i>
6. CORSE Massif du Niolu Corcia 42°15 N / 08°50 E (Cf. Ecol. mediter. 1980, VI, 43-99 et 101-113)	2-XI-85 M.M.	700-750 m P = ca. 1000mm/an T ann. = ca. 11°C	<i>Juniperus oxycedrus</i> <i>Genista corsica</i> <i>Genista lobeloides</i> <i>Helichrysum italicum</i>

Tableau 1 et Figure 1

Caractéristiques et localisation des stations de *Juniperus thurifera* ici étudiées.



Origine	Poids moyen d'1 galbule	Diamètre moyen	Volume moyen	Densité	Ellipticité
1. CORSE (M.M., 1987) (12 arbres, 434 galbules)	206 ± 53 mg	8.1 ± 0.6 mm	280 ± 65 mm ³	0.73 ± 0.08	1.11 ± 0.02
2. CORSE (F.F., 1987) (13 arbres, 357 galbules)	168 ± 48 mg				
3. ALPES (P.L., 1984) (14 arbres, 121 galbules)	185 ± 50 mg	8.3 ± 0.5 mm	300 mm ³	0.63	
4. PYRENEES (J.M.P., 1986) (7 arbres, 145 galbules)	117 ± 30 mg	7.5 ± 0.6 mm	220 mm ³		
5. ESPAGNE (D.R., 1986) (11 arbres, 55 galbules)	150 ± 69 mg	6.7 ± 1.1 mm	160 mm ³		
6. ESPAGNE (T.G., 1987) (10 arbres, 488 galbules)	248 ± 60 mg	8.9 ± 0.7 mm	380 ± 85 mm ³	0.65 ± 0.04	1.13 ± 0.02
7. ESPAGNE (F.A., 1987) (2 arbres, 33 galbules)	173 ± 43 mg				
8. MAROC (T.G., 1986) (10 arbres, 880 galbules)	131 ± 29 mg				
9. MAROC (W.B., 1987) (10 arbres, 300 galbules)	139 ± 31 mg	7.0 ± 0.4 mm	180 mm ³	0.77	
10. MAROC (T.G., 1984) (14 arbres, 2184 galbules)	168 ± 44 mg				
Domaine	100-300 mg	6-10 mm	150-400 mm ³	0.6-0.8	
Moyenne	170 mg	8 mm	250 mm ³	0.7	1.12

Tableau 2

Biométrie des galbules
de Juniperus thurifera

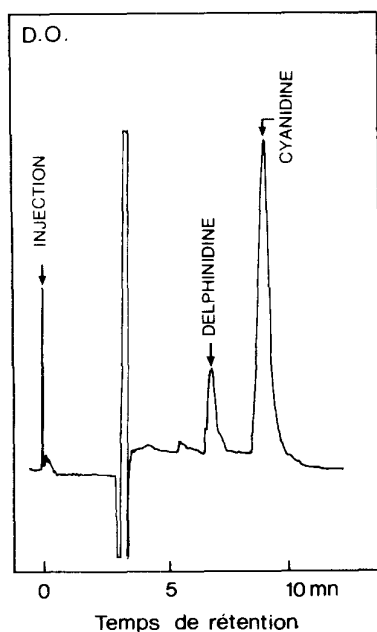


Figure 2
Profil chromatographique d'un
extrait de Juniperus thurifera

IV. RESULTATS ET DISCUSSION

1. Résultats biométriques

1.1. Biométrie des galbules

C'est effectivement chez les Thurifères africains (tableau 2) que l'on trouve les plus petits galbules : 100 à 150 mg, 7 mm de diamètre moyen (origines n° 8 et 9), tandis que la Corse, les Alpes ou l'Espagne peuvent connaître de (relativement) gros galbules : 150 à 300 mg, 8-9 mm de diamètre (n° 1, 3, 6). Mais les écarts-types ne sont pas négligeables (25 +/- 3 %, exprimés en valeurs relatives) (3) sur le poids moyen, et certains Thurifères marocains ne sont pas distincts à cet égard d'échantillons européens : 168 +/- 44 mg (n° 10) contre 100 à 200 mg (Espagne : n° 5 et 7; Pyrénées : n° 4; Alpes : n° 3; Corse : n° 2) (4); il en est de même des diamètres. En outre, les quelques déterminations de densité et d'ellipticité (rapport du grand au petit diamètre) ne se sont pas révélées plus discriminantes.

En conclusion, la biométrie des galbules semble plutôt traduire la variabilité intrinsèque de l'espèce (les mensurations peuvent en outre être affectées d'un biais physiologique : conditions écologiques, et phénologiques : maturité), ce qui explique sans doute bien des divergences des auteurs antérieurs. En aucun cas le chevauchement phénotypique n'autorise des conclusions taxinomiques.

1.2. Dénombrement des graines

Le nombre moyen de graines par galbule semble au contraire très instructif (tableau 3); la dissection de plusieurs milliers de galbules nous permet en effet d'affirmer que :

- la majorité des galbules marocains ne contiennent qu'une graine, plus rarement 2, exceptionnellement 3(4);
- à l'inverse (tableaux 3 et 4), la moyenne et le mode sont de 3 graines par galbule en Europe; un galbule sur 4 contient 2 graines mais un sur 5 contient 4 graines. On connaît aussi quelques galbules (au total 15 %) à 1, 5, 6 et même 7 graines (5).

La figure 3 traduit l'ensemble des résultats, auxquels s'ajoutent diverses données pour l'Europe (tableau 4). Il n'y a aucune différence significative entre les diverses origines françaises et espagnoles, que l'on peut donc réunir en un seul échantillon; la différence est par contre hautement significative entre Europe et Maroc : 3,0 +/- 0,6 vs. 1,2 +/- 0,1 graines/galbule (test de Student, $t = 6,31$; d.d.l. = 17 ; $p < 0,001$).

En ce qui concerne le poids moyen d'une graine, il semble plus élevé au Maroc (environ 50 mg) qu'en Corse (28 mg), ce qui compense en partie leur nombre inférieur. Les Thurifères corses investiraient toutefois plus dans les graines que les marocains : environ 84 mg contre 56 mg, bien que les différences s'atténuent encore en rapportant ce poids à celui d'un galbule : 45 et 38 % respectivement. Sous réserve d'un nombre de galbules par arbre très différent dans les deux cas, on peut néanmoins dire que les Thurifères marocains sont des stratèges quelque peu plus "K" que leurs homologues corses.

En ce qui concerne le sexe-ratio, il semble proche de l'unité sur toute l'étendue de l'aire : 14 pieds femelles sur 25 individus dans le Haut-Atlas, au moins 13 sur 31 à Saint-Crépin, au moins 11 sur 26 individus en Espagne (11 sur 24 en excluant deux individus monoïques). BOREL et POLIDORI (1983) donnent de même un sexe-ratio équilibré dans le Sud-Est de la France, mais pouvant s'élever en faveur des pieds mâles dans les stations d'essaimage.

2. Résultats biochimiques

Comme l'a démontré une étude fine réalisée sur l'échantillon de Saint-Crépin (n° 3), la teneur absolue en proanthocyanes totales (et en prodelphinidine) peut être quelque peu affectée par la nature du sol, plus ou moins profond (IDRISSI HASSANI, Thèse, pp. 29-30): sur substrat plus ingrat (rocaillieux et élevé), la teneur est légèrement abaissée (- 35 %; $p = 0,001$) par rapport à un substrat plus favorable (sol plus profond, cote inférieure) : 3,46 +/- 0,58 vs. 5,29 +/- 1,24 mg/g; le rapport prodelphinidine/procyanidine reste par contre inchangé : 26 +/- 12 vs. 27 +/- 9 % (voir tableau 5).

L'exposition (versant Sud vs. Ouest) et le sexe, étudiés à l'Oukaïmedem, n'influent quant à eux ni sur la teneur absolue, ni sur la proportion des deux proanthocyanidines (Thèse cit., pp. 26-28); il en est de même de l'âge des individus, éprouvé à Saint-Crépin (Thèse, pp. 22-24) (voir tableau 5).

Nous avons surtout utilisé le pourcentage de la prodelphinidine comme "marqueur systématique", en raison de sa remarquable indifférence à tous les paramètres biologiques et écologiques. Ce rapport est très variable selon les individus, puisqu'il peut aller de 0/100 à 73/27 (6). Mais les moyennes par population donnent plus d'information en démontrant l'existence d'un cline biochimique matérialisé par un gradient positif de la prodelphinidine du Maroc à la Corse : 13 +/- 7 % (Haut-Atlas), 14 +/- 6 % (Moyen-Atlas), 16 +/- 7 % (Espagne), 18 +/- 6 % (Pyrénées), 27 +/- 9 % (Alpes), 43 +/- 15 % (Corse) (IDRISSI HASSANI et LEBRETON, 1986).

Les différences sont hautement significatives entre Corse et Alpes ($t = 5,52$, $p < 0,001$), Alpes et Pyrénées ($t = 4,35$, $p < 0,001$), mais ne le sont ni entre Pyrénées et Espagne d'une part ($t = 1,07$), ni entre Moyen et Haut-Atlas d'autre part ($t = 0,51$) (7). Nous avons donc procédé au regroupement des échantillons Maroc (= Atlas) d'une part, Espagne + Pyrénées (= "Espagne") d'autre part; les données correspondantes figurent dans le tableau 6 (8). On note alors une différence significative entre ces deux sous-ensembles ($t = 2,30$, $p = 0,03$), bien qu'elle reste de faible ampleur : 17 contre 14 % de teneur relative moyenne en prodelphinidine.

Mais une analyse détaillée de la distribution des individus au sein de chaque population en fonction de leur teneur relative en prodelphinidine (9) a démontré l'existence d'un polymorphisme (FORD sensu) flavonique (IDRISSI HASSANI, Thèse, pp. 145-159) : tout se passe comme si le(s) gène(s) codant pour la synthèse de la prodelphinidine se présentai(en)t sous deux formes alléliques D, prodelphinidine forte, et d, prodelphinidine faible (bornes des trois classes phénotypiques résultantes : < 20 % (dd), 20-30 % (dD), > 30 % (DD)) (figure 4).

ORIGINE (nombre de galbules étudiées)	Pourcentage de galbules à x graines							m (σ)	Poids moyen d'une graine	
	1	2	3	4	5	6	7			
1. CORSE, Corscia Niolu; (M.M.; IX-1985)	118	03	35	38	21	02	01	01	2.88 (0.49)	28mg
2. CORSE, Calacuccia, Niolu; (F.F.; IV-1987)	128	03	20	39	21	16	01	0	3.30 (0.79)	
3. ALPES, St Crépin; (P.L.; V-1984)	84	03	20	24	42	07	04	0	3.38 (0.78)	28mg
3' ALPES, St Crépin; (ex L.S., 1968)	50	02	10	32	28	22	06	0	3.76	
3" ALPES, Guillestre; (ex L.S., 1968)	100	26	44	26	04	0	0	0	2.08	
4. PYRENEES, St Beat; (ex Gauq. et al., 1987)	360	17	42	29	11	01	∅	0	2.37 (0.49)	
4' PYRENEES, St Beat; (T.G., 1985)	9	0	22	78	0	0	0	0	2.78 (0.44)	28mg
4" PYRENEES, St Beat; (J.M.P., VI-1986)	30	0	20	47	30	03	0	0	3.16	
4''' PYRENEES, St Beat; (ex L.S., 1968)	51	04	04	44	40	04	02	0	3.36	
5. ESPAGNE; (D.R.; I-1985)	52	33	37	24	05	0	0	0	2.07 (0.92)	34 mg
6. ESPAGNE, Puerto de Somosierra; (T.G.; III-1987)	330	0	05	26	48	17	03	0	3.86 (0.40)	
7. ESPAGNE, Sierra de Javalambre; (F.A.; 1987)	30	0	20	37	40	03	0	0	3.27 (0.83)	
7' ESPAGNE, Sierra de Virgen; (ex L.S., 1968)	51	06	27	49	14	04	0	0	2.83	
7" ESPAGNE, Los Monegros; (ex L.S., 1968)	50	18	46	26	10	0	0	0	2.28	44 mg
8. MAROC, Oukaimeden, Ht Atlas; (W.B., XI-87)	20	70	30	0	0	0	0	0	1.30 (0.47)	
9. MAROC, Oukaimeden, Ht Atlas; (T.G., 1986)	288	85	15	0	0	0	0	0	1.15 (0.20)	
9' MAROC, Oukaimeden, Ht Atlas; (ex Gauq. et al., 1987)	1600	89	11	0	0	0	0	0	1.12 (0.07)	
9" MAROC, Haut Atlas central; (ex Gauq. et al., 1987)	1133	74	21	04	∅	0	0	0	1.31 (0.11)	
9''' MAROC, Moyen Atlas (ex Gauq. et al., 1987).	2184	86	13	01	∅	0	0	0	1.16 (0.19)	55 mg

Tableaux 3 et 4

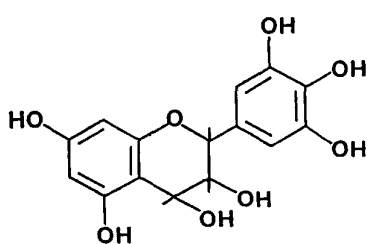
Nombre de graines par galbule chez diverses
origines et populations de Juniperus thurifera

taxon	pourcentage d'individus à n graines/galbule							m (σ)
	1	2	3	4	5	6	7	
<u>J. thurifera thurifera</u>								
CORSE (2)(*)	03	27	38	21	09	01	01	3.1
ALPES (3)	10	25	27	25	10	03	00	3.1
PYRENEES (4)	05	22	49	20	02	01	00	2.9
ESPAGNE (5)	11	35	32	23	05	01	00	2.9
(**)								
EUROPE (14) (***)	08 (11)	25 (14)	37 (15)	22 (16)	06 (07)	01 (02)	∅	2.96 (0.59)
<u>J. thurifera africana</u>								
MAROC (5) (***)	81 (08)	18 (08)	01 (02)	∅	00	00	00	1.21 (0.09)

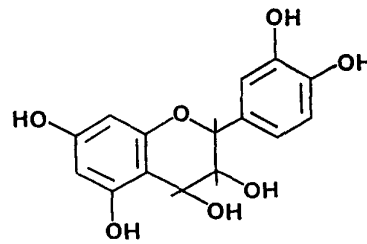
(*): Nombre de populations étudiées

(**): Autres résultats: Hautes-Alpes: 3.2 (0.4) graines/galbule
Corse : 3.2 et 3.3 graines/galbule
(ROQUES et al., 1984).

(***): Sur les 14 et 5 populations respectivement (cf. tableau 3)



Prodelphinidine



Procyanidine

Paramètres	Teneur absolue en proanthocyanes totales	Pourcentage en prodelphinidine
<u>biologiques</u>		
1. <u>AGE</u>		
Arbres:		
- vieux (10)(*)	3.89 (0.87) mg/g (**)	28 (9) %
- moyens (12)	3.72 (0.56) -	27 (9) %
- jeunes (9)	3.89 (0.94) -	25 (10) %
2. <u>SEXE</u>		
Arbres:		
- ♂♂ (12)	2.88 (0.69) -	10 (5) %
- ♀♀ (13)	3.32 (0.68) -	14 (9) %
<u>écologiques</u>		
3. <u>SUBSTRAT</u>		
Sol:		
- rocailleux haut (9)	3.46 (0.58) -	27 (9) %
- rocailleux bas (14)	4.27 (0.75) -	28 (6) %
- peu roc., bas (12)	5.29 (1.24) -	26 (12) %
4. <u>VERSANT</u>		
- Sud (7)	2.88 (0.66) -	15 (10) %
- Ouest (18)	3.19 (0.72) -	12 (6) %

(*) : nombre d'individus étudiés. (**): moyenne (écart-type)

Tableau 5

Influence de paramètres biologiques et écologiques sur la composition proanthocyanique de Juniperus thurifera

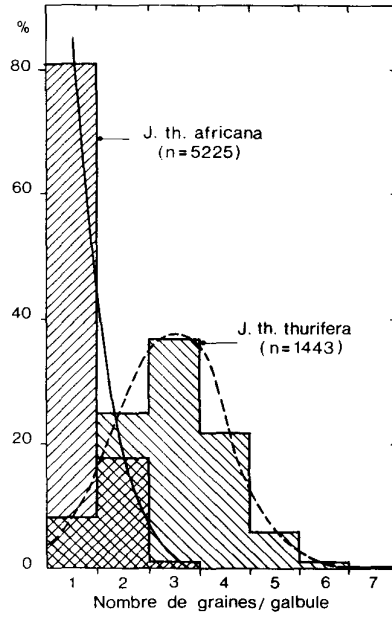


Figure 3

Histogramme du nombre de graines par galbule chez Juniperus thurifera

	ATLAS (Maroc) (n = 48)	ESPAGNE/PYRENEES (n = 53)	ALPES (n = 58)	CORSE (n = 34)
0	2	0	0	0
1-2	0	0	0	0
3-4	2	1	0	0
5-6	3	1	1	0
7-8	5	0	2	0
9-10	7	4	0	0
11-12	6	7	2	0
13-14	6	8	2	0
15-16	3	8	3	0
17-18	3	6	3	0
19-20	1	2	8	1
21-22	5	5	1	2
23-24	1	2	6	0
25-26	2	6	8	2
27-28	0	1	4	1
29-30	1	1	6	0
31-32	1	0	0	1
33-34	0	1	1	3
35-36	0	0	3	3
37-38	0	0	3	1
39-40	0	0	1	2
41-42	0	0	1	0
43-44	0	0	2	2
45-46	0	0	1	2
47-48	0	0	0	0
49-50	0	0	0	2
51-60	0	0	0	6
61-70	0	0	0	6
> 70	0	0	0	0
% de la prodelphinidine				
	38 (79%)	37 (70%)	21 (36%)	1 (3%)
	9 (19%)	15 (28%)	25 (43%)	5 (15%)
	1 (2%)	1 (2%)	12 (21%)	28 (82%)

Tableau 6

Répartition de la prodelphinidine chez 4 taxons de Juniperus thurifera

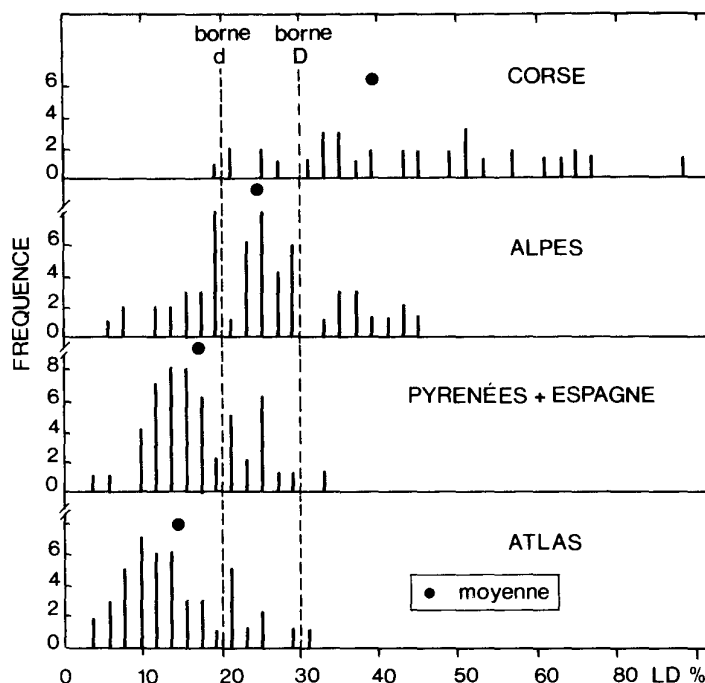


Figure 4

Histogramme de la teneur relative en prodelphinidine chez les 4 taxons de Juniperus thurifera

Dans chaque population, ou groupe de populations, la répartition fréquentielle observée est en parfait accord avec le modèle de HARDY-WEINBERG (hypothèse d'un équilibre panmictique; application de la formule binomiale $p^2 + 2pq + q^2$, où p et q sont les fréquences alléliques D et d , avec $p + q = 1$), ce qui permet de calculer les fréquences alléliques correspondantes, respectivement égales (valeur de p) à 0,11 (Atlas), 0,17 (Espagne), 0,42 (Alpes) et 0,91 (Corse) (voir tableau 6 et tableau 7). Les deux proanthocyanidines ne différant que par un hydroxyle phénolique, il est permis d'envisager l'existence d'un système enzymatique (o -phényl-hydroxylase, cf. formules) correspondant à un "locus prodelphinidine", ce qui situe le problème à un niveau génétique susceptible de fonder une systématique aussi naturelle que possible.

V. SYNTHÈSE SYSTÉMATIQUE

Caractères biométriques (nombre de graines par galbules) et biochimiques (teneur ou fréquence allélique pour la prodelphinidine) peuvent désormais être utilisés pour éprouver les "variétés" jusqu'alors décrites pour le Genévrier thurifère, voire pour proposer d'autres entités infraspécifiques. Le critère biochimique gradue plus qu'il ne sectionne : nous le subordonnerons donc au critère biométrique et subdiviserons l'espèce en deux entités, respectivement nord-africaine et européenne, la première contenant significativement moins de graines par galbule que la seconde. Nous reconnaissons donc le bien-fondé de la démarche de MAIRE décrivant, en 1926, le taxon africana; mais trois remarques sont à faire à ce sujet :

- MAIRE a sans doute procédé par intuition ou par "métier", puisque le critère sur lequel il s'est appuyé - la taille des galbules - ne s'est pas révélé fiable ni suffisamment discriminant;
- MAIRE a qualifié de "variété" le taxon africana, terme vague et quelque peu discutable, subordonnable en tout état de cause à celui de sous-espèce (au sens fondamentalement biogéographique de ce concept);
- notre étude débouche sur deux critères indépendants et néanmoins convergents, même si leur poids respectif peut être discuté.

Nous nous estimons donc fondés à proposer la reconnaissance de deux sous-espèces chez le Genévrier thurifère, dont les diagnostics sont fournies à la suite :

- Juniperus thurifera L. subsp. nov. thurifera (10) : habitat in Europa occidentali-meridionali (Hispania, Gallia, Corsica). Galbuli potius magni, cum generaliter 3, 2 aut 4, rare 1 aut 5, rarissime 6, seminibus. In foliatura, magna, media aut parva copia prodelphinidinae.
- Juniperus thurifera L. subsp. africana (Maire) comb. nov. : habitat in Africa septentrionali. Galbuli potius parvi, cum saepissime 1, rare 2, rarissime 3, seminibus. In foliatura, minima copia prodelphinidinae.

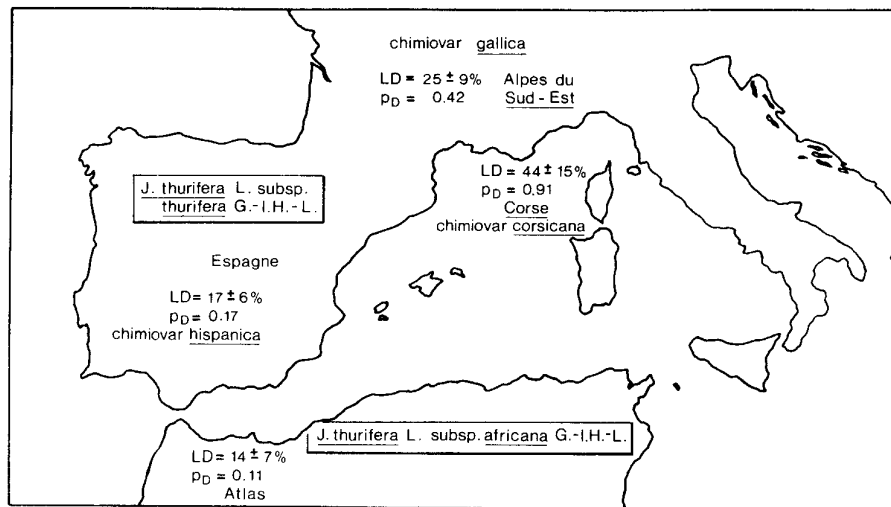


Figure 5 Caractéristiques proanthocyaniques et génétiques des 4 taxons de Juniperus thurifera

Si la sous-espèce africaine paraît homogène, il est loin d'en être de même biochimiquement de la sous-espèce européenne, qui peut donc être subdivisée en trois "variétés chimiques", ou chimiovar (tableau 6 et figure 5) :

- J. th. thurifera chimiovar hispanica, (11), à teneur foliaire plutôt faible en prodelphinidine;
- J. th. thurifera chimiovar gallica, (12), à teneur foliaire moyenne en prodelphinidine;
- J. th. thurifera chimiovar corsicana, (13), à forte teneur foliaire en prodelphinidine.

Reste à donner éventuellement une signification phylogénétique à cette nouvelle systématique de l'espèce. L'existence du cline proanthocyanique peut suggérer le même enchaînement des différents taxons. Une première hypothèse consiste à voir dans les populations marocaines la souche du Genévrier thurifère, conformément à l'opinion de plusieurs auteurs qui invoquent à ce propos des processus de recolonisation post-glaciaires à partir de stations-refuges méridionales, ou bien le transport printanier de graines par des oiseaux migrateurs (in BOREL et POLIDORI, 1983). Biochimiquement parlant, l'hypothèse paraît douteuse, la prodelphinidine étant considérée comme une molécule "primitive", alors que c'est justement au Maroc que sont observés ses minimums de teneur relative et absolue.

Taxon	JUNIPERUS THURIFERA L.			
	subsp. africana G.-I.H.-L.	subsp. thurifera G.-I.H.-L.		
		chimiovar. hispanica	chimiovar. gallica	chimiovar. corsicana
Origine	MOYEN et HAUT-ATLAS (MAROC)	ESPAGNE + PYRENEES (F)	ALPES du SUD-EST (F)	CORSE
Nombre d'individus étudiés	48	53	58	34
LD %	14 +/- 7%	17 +/- 6%	25 +/- 9%	44 +/- 15%
LA (tot)	3.30 +/- 0.72 mg/g	4.01 +/- 1.66 mg/g (Espagne : 2.72 +/- 0.82) (Pyrénées : 5.46 +/- 1.06)	4.36 +/- 1.09 mg/g	4.69 +/- 1.10 mg/g
LD (abs.)	0.46	0.68 (Espagne 0.43; Pyrénées 0.98)	1.09	2.06
dd/ad/DD				
-observé	38/09/01	37/15/01	21/25/12	01/05/28
-calculé pour pD =	38.0/9.4/0.6	36.5/15.0/1.5	19.5/28.3/10.2	0.3/5.6/28.2
	0.11	0.17	0.42	0.91

Tableau 7 Structure proanthocyanique et génétique des 4 taxons de Juniperus thurifera

Inversement, la Corse peut-elle être à son tour considéré comme le foyer (secondaire) de la distribution actuelle du Thurifère, une migration vers l'Ouest puis le Sud expliquant la dérive à la baisse du marqueur biochimique ? Un tel sens s'accorderait en outre avec le point de vue général de LEMOINE-SEBASTIAN (1968) pour qui l'évolution s'accompagne d'une réduction du nombre de graines par galbule au sein de la section Sabina dont relève Juniperus thurifera. Biogéographiquement, l'hypothèse d'un foyer corse paraît pourtant discutable, d'autant que les peuplements actuels sont plutôt réduits, voire vestigiaux (cf. CONRAD, 1986).

Il nous semble en fin de compte préférable de noter que le taux maximal d'hétérozygotie biochimique est observé dans la métapopulation alpestre (par ailleurs très dynamique) : 43 %, contre 15 à 30 % pour les autres taxons, qui pourrait donc être considérée, sinon comme la souche de cette espèce "arcto-tertiaire" (OZENDA, 1985, p. 43), du moins comme son foyer secondaire à l'issue d'une des glaciations plus ou moins récentes. Le peuplement corse pourrait résulter d'un phénomène d'ornithochorie automnale, avec dérive à la hausse de la prodelphinidine par "effet fondateur".

Dans cette hypothèse, la sous-espèce européenne, à la fois type et souche du Thurifère, accorderait bien taxonomie et systématique, selon notre proposition; les populations africaines seraient plus "évoluées", en limite écophysiological (14).

Mais l'on peut également admettre que le Genévrier thurifère présentait au Tertiaire une aire circum-méditerranéenne moins fragmentée, sinon continue; ce que nous observons aujourd'hui ne serait que le résultat de phénomènes micro-évolutifs conduits indépendamment dans chacun de ces isolats progressivement constitués. Peut-être l'espèce a-t-elle accordé à la reproduction (nombre de graines) et aux défenses chimiques (tanins proanthocyaniques foliaires jouant un rôle de dissuasion des Herbivores) des allocations d'énergie différentes selon les conditions locales (certes plus sévères dans le Haut-Atlas qu'à Saint-Crépin, par exemple, hiver comme été), les populations les moins favorisées faisant à la fois l'économie des semences et des polyphénols ? L'hypothèse est tentante, mais on est loin d'observer de l'Atlas à la Corse un gradient climatique tellement simple et régulier qu'il puisse justifier le cline biochimique observé (cf. tableau 1). Quels que soient les mécanismes évolutifs en cause, leur traduction biologique actuelle reste néanmoins à prendre en compte pour fonder une systématique aussi "naturelle" que possible, conformément à notre propos initial.

NOTES

- (1) C'était déjà l'avis de De COINCY notant que le Thurifère d'Algérie est semblable à celui d'Espagne
- (2) L'étude anatomique du bois ne permet pas davantage de différencier les trois variétés (LEMOINE-SEBASTIAN, 1966)
- (3) Le coefficient de variation monte même à 45 % pour l'échantillon espagnol n° 5
- (4) L'un de nous a même pu trouver de gros galbules (environ 300 mg) dans le Haut-Atlas, dans des conditions hydriques favorables
- (5) La répartition est de type Poisson au Maroc, de type Gauss en Europe (voir figure 3)
- (6) Même amplitude donc que chez Juniperus phoenicea L., qui connaît en fait une très nette répartition bimodale (proche de 0, et autour de 65 %) autorisant la définition de deux sous-espèces
- (7) Pas davantage entre Espagne et Moyen-Atlas ($t = 1,00$), géographiquement proches. La différence est par contre significative entre Pyrénées et Haut-Atlas ($t = 2,66$, $p = 0,01$)
- (8) Aux Alpes ont été ajoutés quelques spécimens récoltés ailleurs qu'à Saint-Crépin
- (9) Regroupés de 2 en 2 %, d'où les histogrammes de fréquence traduisant la structure polyphénolique de chaque population (tableau 7 et figure 4)
- (10) Le vocable hispanica Mill. n'englobait pas les Pyrénées françaises, à plus forte raison Alpes et Corse. Il semble en outre préférable de souligner ainsi que l'Europe a servi à définir - en Espagne il est vrai - le type de l'espèce
- (11) hispanica non sensu Miller, puisqu'elle englobe les Pyrénées françaises, biogéographiquement affines à l'Espagne
- (12) gallica non sensu De Coincy, puisqu'elle est restreinte aux Alpes (et débordé même quelque peu sur le versant italien)
- (13) nov. nom. On pourrait peut-être élever ce taxon au rang de sous-espèce, compte-tenu de son originalité biochimique
- (14) Il est de fait que le Genévrier thurifère est (aujourd'hui) bien plus prospère dans les Alpes (voir BOREL et POLIDORI, 1986) qu'il ne l'est au Maroc (voir LEMOINE-SEBASTIAN, 1965; QUEZEL, 1980); l'influence de l'homme, en "déprise" dans le premier cas, toujours destructeur dans le second, paraît en fait déterminante à court terme

REMERCIEMENTS

Les échantillons corses nous ont été fournis par Mr. M. MURACCIOLE (A.G.E.N.C., Ajaccio); les échantillons espagnols nous ont été fournis par Mr. D. RIVERA (Département de Botanique de l'Université de Murcie). D'autres échantillons nous ont été fournis par MM. F. AMOROZ (Lyon), W. BADRI (Marrakech), F. FROMARD (Toulouse), A. HAMMOUD (Marseille) et J.M. PARDE (Toulouse). Mme Ch. BAYET a réalisé l'analyse chimique des échantillons corses et espagnols.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ARCHILOQUE A. & BOREL L., 1965 - Une série résiduelle du Genévrier thurifère dans les Alpes du Sud. Doc. Carte Végét. Alpes, Univ. Grenoble I, 3 : 119-132.
- BOREL A. & POLIDORI J.L., 1983 - Le Genévrier thurifère (*Juniperus thurifera* L.) dans le Parc national du Mercantour (Alpes-Maritimes). Bull. Soc. bot. Fr., 130, Lettres Bot., N°3 : 227-242.
- BOREL A. & POLIDORI J.L., 1986 - Le Genévrier thurifère, espèce nouvelle pour les Alpes-Maritimes. Mondes Plantes, 80, N° 423-424 : 3-6.
- CONRAD M., 1986 - Essai sur la répartition de *Juniperus thurifera* en Corse, en 1985. Mondes Plantes, 80, N° 423-424 : 1-2.
- De COINCY, 1898 - Remarques sur le *Juniperus thurifera* L. et les espèces voisines du bassin de la Méditerranée. Bull. Soc. bot. Fr., 45 : 429-433.
- De LITARDIERE R. & H.G., 1956 - Sur la présence en Corse de *Juniperus thurifera* L. C. R. Acad. Sci., 242 : 2198-2201.
- GAUQUELIN Th., 1988 - Dynamique de la végétation et des formations superficielles dans les montagnes du Bassin occidental de la Méditerranée : groupements à Genévrier thurifère et à Xérophytes épineuses en coussinet. Thèse Doct. Etat, Univ. Toulouse III : 145 p. et annexes.
- GAUQUELIN Th., SAVOIE J.M., LE GALLO J.Y. & HAMDI R., 1987 - Contribution à l'étude systématique de *Juniperus thurifera* L. dans quelques stations de son aire de répartition. Rev. Fac. Sci. Marrakech (Sect. Sci. Vie), N° 3 : 159-174.
- GREUTER W., BURDET H.M. & LONG G., 1984 - Med. Checklist, 1, Pteridophyta, Gymnospermae, Dicotylédones. Genève et Berlin.
- IDRISSI HASSANI M., 1985 - Etude de la variabilité flavonique chez deux Conifères méditerranéennes : le Pin maritime et le Genévrier thurifère. Thèse 3ème Cycle, Univ. LYON-I : 180 p.
- IDRISSI HASSANI M. & LEBRETON Ph., 1986 - Analyse biochimique et génétique du Genévrier thurifère *Juniperus thurifera* L. C. R. Coll. Nat. C.N.R.S. "Biologie des Populations" : 339-345.
- JALAS J. & SUONINEN J., 1973 - Atlas Florae Europae. 2. Gymnospermae : 28-31.
- LEBRETON Ph., 1988 - La chimiotaxinomie des Gymnospermes (Conf. A.G. mai 1988, Soc. fr. Systémat.). Bull. Soc. bot. Fr., sous presse.
- LEMOINE C., 1966 - Les bois des *Juniperus*. Essai d'anatomie écologique de quelques espèces. Botan. Rhedon., série A, n° 2 : 37-86.
- LEMOINE-SEBASTIAN C., 1965 - Ecologie des Genévriers au Maroc. Bull. Soc. Sci. Nat. Phys. Maroc, 45: 49-116.
- LEMOINE-SEBASTIAN C., 1968 - L'inflorescence femelle des *Junipereae* : Ontogenèse, structure, phylogenèse. Trav. Lab. Forest. Toulouse, I (7), art. V : 456 p.
- LINNE C., 1753 & 1756 - Species Plantarum : 1039 & 1471.
- MAIRE R., 1926 - Contribution à l'étude de la flore de l'Afrique du Nord. Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord, 17 : 125-126.
- MAIRE R., 1952 - Flore de l'Afrique du Nord : 116-117. Paris.
- OZENDA P., 1985 - La végétation de la chaîne alpine dans l'espace montagnard européen : 344 p., Paris.
- QUEZEL P., 1980 - L'Homme et la dégradation récente des forêts au Maghreb et au Proche-Orient. Natur. monspeli., n° hors-série : 147-152.
- QUEZEL P., GAMISANS J. & GRUBER M., 1980 - Biogéographie et mise en place des flores méditerranéennes. Natur. monspeli., n° hors-série : 41-51.
- QUEZEL P. & BARBERO M., 1981 - Contribution à l'étude des formations pré-steppiques à Genévriers au Maroc. Bol. Soc. Broter., LIII : 1137-1160.
- REVOL M.L., 1936 - "*Juniperus thurifera* L." dans le Vercors septentrional. Bull. Soc. Linn. Lyon : 100-103.
- ROQUES A., RAIMBAULT J.P. & GOUSSARD F., 1984 - La colonisation des cônes et galbules des genévriers méditerranéens par les insectes et acariens et son influence sur les possibilités de régénération naturelle de ces essences. Ecol. mediterr., X, fasc. 1-2 : 158-169.
- SEBASTIAN C. & BAGNOULS M.F., 1959 - Conditions climatiques du Genévrier de Phénicie et du Genévrier thurifère au Maroc. Bull. Soc. Sci. Nat. Phys. Maroc, 39 : 41-58.
- WIDMANN M., 1951 - Discussion sur les migrations du Genévrier thurifère. Bull. Soc. bot. Fr., 98 : 127-129 (C.R. 78ème session, Alpes, 1950).
- WILLKOMM M. & LANGE J., 1870 - Prodromus Florae Hispanicae, I : 22. Stuttgart.

**Caractéristiques édaphiques des groupements à
Genévrier thurifère des Atlas marocains: étude des
niveaux superficiels des sols sous couvert et hors
couvert.**

T. GAUQUELIN*
J. DAGNAC*

RESUME - Les phytocénoses dominées par le Genévrier thurifère dans les Atlas marocains sont particulièrement menacées par une dégradation intense et une absence quasi-totale de régénération. Les auteurs s'intéressent ici aux niveaux superficiels des sols de ces thurifères, en prenant en compte l'hétérogénéité structurelle de ces formations où les arbres ne présentent que rarement des couronnes jointives. Ainsi deux profils pédologiques: l'un sous le couvert des arbres, l'autre entre les arbres, ont été systématiquement étudiés dans chacune des quatorze formations choisies dans le Moyen et Haut Atlas.

L'extrême diversité du support édaphique de ces peuplements est mise en évidence. L'existence d'un microédaphisme sous le couvert de l'arbre lié, entre autres, à l'accumulation de matière organique générée par les couronnes, est ensuite clairement établie. L'importance de ce microédaphisme, auquel les possibilités de régénération semblent liées, dépend cependant de la structure et de la vitalité des peuplements.

*SUMMARY - Plant communities dominated by *Juniperus thurifera* L. in moroccan Atlas are seriously damaged and show a near total lack of regeneration. The edaphic features of these formations had never been studied.*

Investigations about superficial layers of these soils, taking into account the structural heterogeneity of these communities have been carried out. Thus, two pedological profiles have been systematically studied in each of the fourteen formations selected in the Middle and High Atlas: one beneath the tree crown and one away from canopy influence.

Results show at first the utmost diversity of these soils. They also point out the microedaphism found under tree crown, related with organic matter produced by trees. This microedaphism, playing a part in the regeneration's potentials, is however dependent on Juniper vitality.

MOTS CLES : Genévrier thurifère, édaphisme, Atlas marocains, forêts méditerranéennes, matière organique, couvert arboré.

INTRODUCTION

Les forêts et matorrals** arborés à Genévrier thurifère (*Juniperus thurifera* L.) occupent une place importante dans l'étage montagnard méditerranéen*** et oroméditerranéen** des Moyen et Haut Atlas marocains. Les utilisations multiples de cette espèce arborée, la seule pouvant atteindre près de 3000 m. d'altitude, a conduit à une dégradation importante de ses peuplements, comme l'évoquait EMBERGER déjà en 1938.

L'action anthropique conjuguée à la faiblesse, voire l'absence totale de régénération concourent à la mise en place de peuplements moribonds au niveau desquels toute recolonisation rapide semble exclue. Le rôle dévolu à cette espèce, aussi bien au niveau économique qu'au niveau de la conservation des sols, semble ainsi se réduire et des études précises concernant cette essence sont donc plus que jamais nécessaires.

*Laboratoire de Botanique et Biogéographie, Université Paul Sabatier, 39 Allées Jules Guesde, F 31062 TOULOUSE.

**Nomenclature des types de végétation de IONESCO et SAUVAGE (1962).

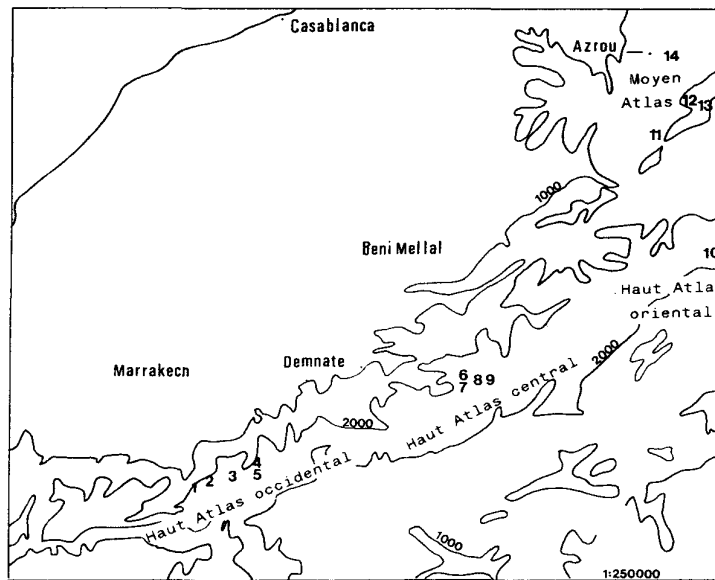
***Au sens de QUEZEL (1976).

Divers travaux (IDRISSI-HASSANI, 1983 ; GAUQUELIN & al, 1987 ; GAUQUELIN, IDRISSI-HASSANI et LEBRETON (à paraître) ont récemment permis de préciser le statut systématique de cette Cupressacée. EMBERGER (1938, 1939), ACCHAL & al (1980) ; PEYRE (1979) et ses élèves : RHANEM (1985), ALIFRIQUI (1986), HALOUI (1986) et OUHAMMOU (1987) se sont, avec d'autres, intéressés à la répartition de ces peuplements et à leurs conditions bioclimatiques. Les conditions édaphiques de développement et de régénération de ce Genévrier n'ont, par contre, été abordées que de façon très fragmentaire (VILLAR, 1947 ; LEMOINE-SEBASTIAN, 1965 et VELASCO en 1977 en Espagne).

L'étude détaillée ici s'inscrit dans le cadre des recherches sur les formations superficielles des groupements à Genévrier thurifère des Atlas marocains, en relation avec leur diversité géographique, climatique, structurale et floristique (GAUQUELIN, 1988). Nous emploierons de préférence le terme de "formations superficielles", moins restrictif que celui de "sol". Les formations superficielles "englobent tous les matériaux, en affleurement, qui diffèrent de la roche en place sous-jacente" (TRICART & KILIAN, 1979).

MÉTHODOLOGIE

Quatorze formations (Tableau I, carte I et, pour les caractères stationnels, Tableau II) dominées par le Genévrier thurifère et appartenant aux quatre entités géographiques : Haut Atlas occidental, Haut Atlas central, Haut Atlas oriental et Moyen Atlas, font l'objet de cette étude.



Localisation des thuriferaies étudiées

Carte I

Au sein de chacune d'elles, deux profils pédologiques ont été réalisés : un sous le couvert d'un Genévrier, à mi-distance du tronc et de l'extrémité de la couronne et l'autre entre les arbres, hors donc du couvert de ceux-ci qui ne présentent que très rarement des couronnes jointives. Dans chaque profil, les prélèvements ont été effectués systématiquement tous les cinq centimètres, permettant ainsi une comparaison rigoureuse des différents profils. Ce mode de prélèvement s'écartant des méthodes pédologiques classiques, qui sont difficilement applicables au milieu altimontain, a pu déjà être éprouvé dans les Pyrénées Orientales (BAUDIÈRE & SERVE, 1971 ; FROMARD, 1978 ; GAUQUELIN, 1982), ainsi que dans le Haut Atlas occidental, au niveau des peuplements à xérophytes épineuses en coussinet (GAUQUELIN, 1985).

Dans le présent travail, seuls les niveaux superficiels 0-5cm et 5-10cm des profils ont été pris en considération ; c'est donc surtout l'impact direct du couvert arboré, source de matière

	n° du relevé	LOCALISATION	Altitude (m)	P ^e estimé ^c (mm)	Etage bioclimatique
HAUT	1	Vallée de l'Azzaden, au dessus de Tizi Ousseml	2250	700-800	Sub-humide moyen
	2	Adrar Agouni, au dessus du Tizi n'Oudite	2350	700-800	Sub-humide moyen
ATLAS	3	Forêt des Fiancés, sous la crête du Tizrag, Massif de l'Oukaïmeden	2400	700-800	Sub-humide moyen
	4	Haute Vallée du Zat, sous le Tizi n'Tilst	2500	700-800	Sub-humide moyen
OCCIDENTAL	5	Haute Vallée du Zat	2300	600-700	Sub-humide inférieur
HAUT	6	Ait bou Guemmez, au dessus de Tabant, sous soux le Tizi Ait Imi	2350	400-500	Semi-aride moyen
	7	Ait bou Guemmez, forêt d'Imelghas	2100	400-500	Semi-aride moyen
ATLAS	8	Tizi n'Illissi, Zaouia Ahansal (schistes)	2450	700-800	Sub-humide moyen
CENTRAL	9	Tizi n'Illissi, Zaouia Ahansal	2400	600-700	Sub-humide inférieur
HAUT ATLAS	10	Jbel Badiy, au nord d' Endt	2500	500-600	Semi-aride supérieur
ORIENTAL					
MOYEN	11	Aari n'Inifif, Aguelmane Sidi Ali, au nord de Tiguelmamine	2100	600-700	Sub-humide inférieur
	12	Jbel Irhane, dominant la plaine de Selrhent	2100	700-800	Sub-humide moyen
ATLAS	13	Tizi n'Tarzeft, près d'Arhbalou arbi	2200	700-800	Sub-humide moyen
	14	Mischliffen, au Sud d'Ifrane	200	1100-1200	Humide inférieur

^c estimé à partir de - de la carte des précipitations de GAUSSEN et ROUX (1957)
des travaux de LECOMPTE (1969), de RHANEM (1985)
des indications aimablement fournies par C. PEYRE

TABLEAU I: Caractéristiques bioclimatiques des thurifères.

organique influant directement sur la pédogenèse, d'autant plus nettement d'ailleurs que l'on se trouve dans des milieux arides (BOTTLNER, 1982), qui a pu être apprécié dans les différentes communautés étudiées. Signalons que l'approche pédologique plus classique de l'ensemble des profils en relation avec les groupements végétaux fera l'objet d'une présentation ultérieure.

La texture n'a pu être déterminée que dans le niveau 5-10 cm du fait de la trop grande richesse en matière organique de certains des niveaux 0-5 cm. L'importance des rapports Ca/Mg et Mg/K échangeables dans les phénomènes de régénération, démontrée pour le Cèdre du Moyen Atlas par LEPOUTRE (1961), nous a incité à faire figurer ces paramètres dans nos analyses. AUBERT (1976) souligne d'ailleurs la grande variabilité de ce rapport et ses conséquences sur les conditions de nutrition minérale dans certains groupements végétaux de Provence.

Parallèlement à cette étude édaphique, l'analyse phytocoenologique des quatorze formations a été réalisée selon les techniques phytosociologiques de l'école Zuricho-Montpellieraine.

Le choix des quatorze stations n'a été ni systématique, ni aléatoire ; il a été guidé par le souci de refléter la diversité de ces formations à Genévrier thurifère.

Les quatorze relevés de végétation limités volontairement aux espèces phanérophytiques et chaméphytiques sont regroupés sur le tableau II.

Numéro du relevé	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Surface (m ²)	400	400	400	400	400	400	400	400	400	400	400	400	400	400
Altitude (m)	2250	2350	2400	2500	2300	2350	2100	2450	2400	2500	2100	2100	2200	2000
Exposition	N	W	W	S	S	N	SE	E	W	N	E		N NE	
Inclinaison (°)	5	40		20		5-10	5-10	15	15-25	30-35	10		5	
Recouvrement (%) (ligneux)	25	40	50	60	35	30	70	20	50	10	25	30	10	25
Recouvrement par le thurifère (%)	25	25	45	25	25	25	50	10	15	10	15	25	10	25
Substrat	Si	Si	Si	Si	Si	Ca	Ca	Ca	Ca	Ca	Ca	Ca	Ca	Ca
MESOPHANEROPHYTES (7-20 m)														
<i>Juniperus thurifera</i> var. <i>africana</i>		321	231		221		331		211			221		221
<i>Cedrus atlantica</i>											111			1 + 1
MICROPHANEROPHYTES (2-7 m)														
<i>Juniperus thurifera</i>	221	321	211	431	221	221	221	121		221	321	221	221	221
<i>Cedrus atlantica</i>											+			
<i>Juniperus oxycedrus</i>			1 + 1				111							
<i>Quercus rotundifolia</i>		221												211
NANOPHANEROPHYTES (0,5-2 m)														
<i>Juniperus thurifera</i>			1 + 1		1 + 1	111	221			111				1 + 1
<i>Berberis hispanica</i>										211				
<i>Genista florida</i>	+	1 + 1	1 + 1	422	211									
<i>Adenocarpus anagyriifolius</i>				1 + 1	422									
<i>Quercus rotundifolia</i>														1 + 1
CHAMÉPHYTES (- de 0,5 m)														
<i>Juniperus thurifera</i>			1 + 1		1 + 1		211							1 + 1
<i>Juniperus oxycedrus</i>			+			111								
<i>Eupatorium spinosum</i>	211	521	1 + 1	211	1 + 1			1 + 1	1 + 1	111	431	421	321	
<i>Alysum spinosum</i>	211					111			321	211				
<i>Cytisus balansae</i>	321		1 + 1			1 + 1			211	321		1 + 1	211	
<i>Erimacra pungens</i>									1 + 1			211		
<i>Vellus mairii</i>									311					
<i>Astragalus ibrahimianus</i>									211					
<i>Aronaria pungens</i>				1 + 1						1 + 1				
<i>Ononis atlantica</i>		211					321							
<i>Crotalaria laciniata</i>												111		
<i>Ribes uva crispa</i>			1 + 1		211									221
<i>Rhamnus lycioides</i>						1 + 1								
<i>Genista scorpius</i>							321							
<i>Daphne laureola</i>			1 + 1											
<i>Crota nitens</i>			1 + 1	321										
<i>Thymus scariosa</i>										1 + 1				
<i>Thymus pallidus</i>	1 + 1	521					211							
<i>Artemisia herba-alba</i>						1 + 1								211
<i>Euphorbia nicoensis</i>						1 + 1	421	2 + 1	211					
<i>Eupatorium atlanticum</i>						211								
<i>Ephedra major</i>					1 + 1									
<i>Teucrium polium</i>							323							
<i>Artemisia atlantica</i>								1 + 1						
<i>Santolina rosmarinifolia</i>														
<i>Helianthemum croceum</i>	2 + 1		1 + 1											
<i>Astragalus armatus</i>												422	321	
(Germinations de <i>Juniperus thurifera</i>)			+				+					211		

TABLEAU II
Analyse phytocoenologique des 14 formations.

RÉSULTATS

I - VÉGÉTATION

On remarquera d'abord que le recouvrement par le Thurifère ne dépasse jamais 50% et a une valeur moyenne de 25%. Ceci confirme le caractère éclairci du couvert forestier qui est une des constantes de ces phytocoenoses méditerranéennes d'altitude constituant, pour certaines, le seuil supraforestier tel que l'a défini RAYNAL (1981). *Juniperus thurifera* occupe principalement les strates microphanérophytique et nanophanérophytique ; il est rare parmi les chaméphytes, ce qui souligne la vieillesse des peuplements où nous n'avons jamais, hormis dans deux d'entre eux, noté de germinations ni de très jeunes individus de ce Genévrier.

Les chaméphytes les mieux représentées sont les xérophytes épineuses en coussinet qui, en altitude, individualisent plutôt les formations de matorrals bas, si caractéristiques du paysage de haute montagne méditerranéenne, et qui, dans certains de nos peuplements (thuriféraires 8,9,10), notamment dans les plus alticoles, sont l'élément structural principal réduisant la thuriféraire à une xérophytaie ponctuée de Thurifères.

Du point de vue phytosociologique, les peuplements du Haut Atlas central et oriental peuvent être intégrés dans l'ordre des *Ephedro Juniperetalia* récemment créé par QUEZEL et BARBERO (1986) et regroupant toutes les formations pré-steppiques du Maroc. Les thuriféraires du Haut Atlas occidental et du Moyen Atlas ont été moins étudiées et leur position synsystématique peut encore être discutée. L'ensemble des peuplements présente en tout état de cause un grand nombre d'espèces caractéristiques de l'ordre des *Erinacetalia* qui regroupe la totalité des formations à xérophytes épineuses en coussinet.

On notera enfin, dans deux des thuriféraires du Moyen Atlas, la présence de *Cedrus atlantica*, vestige de cédraies à Thurifère d'où le Cèdre aurait disparu du fait de sa moins bonne résistance à l'incendie (EMBERGER, 1938).

II - ANALYSES PHYSICO-CHIMIQUES DES NIVEAUX SUPÉRIEURS DES FORMATIONS SUPERFICIELLES.

Les résultats des analyses sont réunis sur les tableaux III et IV ; les numéros des profils correspondent aux numéros des relevés de végétation. La représentation graphique des résultats de certains paramètres envisagés est donnée sur les figures I et II.

III - TRAITEMENT DES DONNÉES PAR L'ANALYSE EN COMPOSANTES PRINCIPALES : MISE EN ÉVIDENCE DU MICROÉDAPHISME SOUS COUVERT.

Deux ACP ont été réalisées traitant indépendamment les niveaux 0-5 cm et 5-10 cm et permettant simplement de visualiser d'éventuelles différences sous couvert et hors couvert.

1 - Analyse du niveau 0-5 cm.

Les 13 variables prises en compte ont été les suivantes : % de terre fine (TF) - % de cailloux (éléments de diamètre > 20 mm) - pH - % de carbone organique - C/N - Ca, Mg, K, échangeables - S - T - S/T - Ca/Mg - Mg/K.

Sur la représentation graphique de cette ACP (figure III), l'axe 1 est fortement lié au pourcentage de carbone organique et aux variables qui lui sont corrélées, c'est à dire Ca-Mg-S-T. L'axe 2 exprime principalement la granulométrie grossière (% de cailloux).

La plupart des niveaux sous couvert sont nettement séparés des niveaux hors couvert correspondants et sont regroupés en partie droite du plan signifiant leur richesse en carbone organique et leurs qualités trophiques supérieures. Cette séparation illustre bien le microédaphisme régnant sous le couvert des arbres que l'on peut observer sur le terrain au niveau de certaines des thuriféraires étudiées. L'hétérogénéité structurale des thuriféraires se double donc d'une hétérogénéité des formations superficielles lorsque la dégradation des peuplements n'est pas trop forte. Il faut, en effet, noter que la séparation des deux milieux hors couvert et sous couvert est très faible pour les thuriféraires 8, 9 et 10, qui représentent les formations les plus dégradées de notre étude. La réduction, ou même la disparition, des parties vertes que l'on peut y observer et qui transforme les thurifères en de véritables squelettes, a pour effet de limiter, voire de supprimer, leur impact sur les niveaux supérieurs des formations superficielles qui présentent alors, en relation avec l'absence de litière, une remarquable homogénéité de surface.

La dispersion des niveaux hors couvert est principalement liée à la granulométrie grossière qui rend compte des différents types de substrat. Cette granulométrie grossière est responsable, dans une plus faible mesure, de la dispersion des prélèvements sous couvert, soustraits pour certains à l'influence directe du substrat par l'épaisse couverture humifère qui les constitue. La teneur en carbone organique, en liaison directe avec la vitalité des arbres, participe encore à leur dispersion.

2 - Analyse du niveau 5-10 cm.

Les 13 paramètres pris en compte sont ici : % de TF ; % de cailloux ; pH ; % de carbone organique ; % de sables ; Ca, Mg, K, échangeables ; S ; T ; S/T ; CaCO₃ total. Ce niveau 5-10 cm n'existe pas pour la thuriféraire 12 au sol très superficiel.

Sur la représentation graphique (figure IV), l'axe 1, lié positivement à Ca, S, T et, mais moins fortement, à C, discrimine encore, moins nettement pourtant que pour le niveau 0-5 cm, les prélèvements sous couvert et hors couvert, montrant ainsi que le microédaphisme ne se manifeste pas

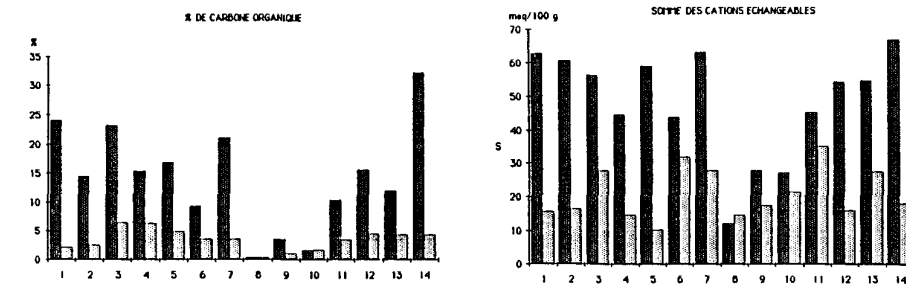
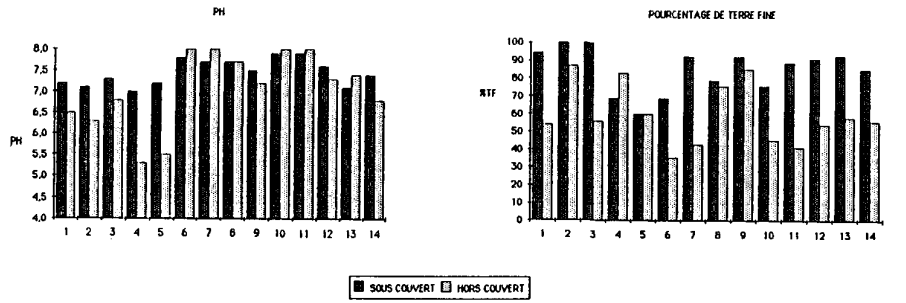


Figure 1: Caractéristiques pédologiques sous couvert et hors couvert du niveau 0-5 cm des 14 formations.

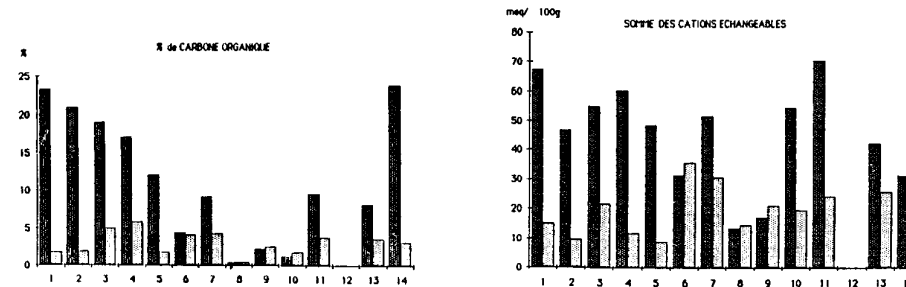
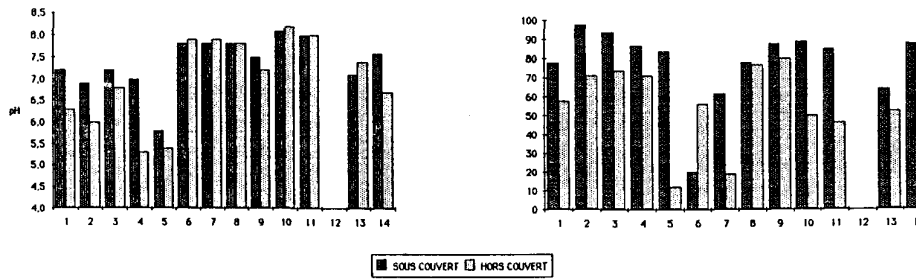


Figure 2: Caractéristiques pédologiques sous couvert et hors couvert du niveau 5-10 cm des 14 formations.

n° Profil	Localisations	Prof	% TP	X > 20	pH	Ca	C/N	Al	Si	Ca	Mg	K	Mg/K	S	T	V	Ca/Mg	CaCO ₃	
																			1 : 0-5
1	SC	0-5 (1)	94	0	7,2	24,0	15				50,5	10,3	1,3	7,8	62,6	62,6	100	4,9	
		5-10 (2)	78	15	7,2	23,4	14	34,1	14,3	62,5	4,3	0,5	8,6	67,3	37	100	14,5	2,3	
	HC	1	54	10	6,5	2,2	14				13,8	1,5	0,5	3,2	15,8	21,2	74,5	9,0	
		2	58	0	6,3	1,8	11,7	21,2	49,7	13,4	1,5	0,3	4,7	15,2	20,1	75,6	8,9	0	
2	SC	1	100	0	7,1	14,5	14,9				55,3	3,7	0,9	3,8	60,6	60	100	14,5	
		2	98	0	6,9	21,0	15,1	27,5	20,5	43,2	2,7	0,6	4,5	46,5	46,5	100	16	1,8	
	HC	1	87	0	6,3	2,5	16,0				9,4	1,0	0,3	3,2	10,7	8,0	100	9,4	
		2	71	9	6	1,9	12,3	24,5	48	8,1	1,3	0,2	6,5	9,6	26,2	36,6	6,2	0	
3	SC	1	100	0	7,3	23,1	20,7				48,8	5,9	1,48	4,0	56,2	78,8	71	8,3	
		2	94	0	7,2	19,1	17,3	33	24	53,8	5,4	0,7	7,5	54,8	54,8	100	10	0	
	HC	1	56	44	6,8	6,5	12,2				23,8	3,0	1,2	2,4	28,1	38,5	73	7,9	
		2	74	23	6,8	5,0	11,9	30	41,8	18,8	27	0,6	4	22	30,4	73	7,0	0	
4	SC	1	72	18	7,0	15,4	16,9				41	2,7	0,8	3,4	44,6	45,5	98	15,3	
		2	87	0	7,0	17,1	15,5	29,9	40	56,2	3,3	0,7	4,4	60,2	60,0	100	17,1	0	
	HC	1	83	0	5,3	6,3	14,2				13,0	1,3	0,6	2,4	14,9	26,5	56,3	10	
		2	71	19	5,3	5,8	15,4	23,3	57	10,3	1,3	0,2	6,5	11,8	23,2	51	7,8	0	
5	SC	1	60	17	7,2	16,9	17				53,0	4,7	1,2	3,4	58,9	60,0	98,9	11,4	
		2	84	0	5,8	12,1	14,4	24,1	43,8	45,8	2,1	0,6	3,2	48,5	48,2	100	22,3	0	
	HC	1	60	0	5,5	4,9	14,0				8,3	1,5	0,6	2,3	10,5	19,2	54,5	5,5	
		2	12	74	5,4	1,7	8,8	17,3	67	7,2	1,3	0,4	5,6	8,9	17,2	51,0	5,5	0	
6	SC	1	69	31	7,8	9,2	19,5				38,9	3,4	1,6	2,1	43,9	49	89,6	11,4	
		2	20	60	7,8	4,4	15,0	25	27,8	27,8	2,8	1,1	2,5	31,7	41,4	76,6	10	16,8	
	HC	1	35	32	8,0	3,6	12,1				28,8	2,4	0,8	3,1	31,9	37,9	84,2	12,2	
		2	56	5	7,9	4,1	12,1	13,4	27,6	32,5	3,0	0,8	3,9	36,3	47,5	76,4	10,8	8,8	
7	SC	1	77	0	7,7	21,0	20,0				52,5	8,6	1,5	5,7	62,6	70	89	6,1	
		2	62	28	7,8	9,2	14,4	28	9,4	45	5,5	1,0	5,6	51,5	61,3	84	8,1	0	
	HC	1	43	39	8,0	3,6	12,5				22,8	4,7	0,5	8,8	27,9	34,1	82	4,9	
		2	19	56	7,9	4,2	14,2	28	22	24,8	5,5	0,4	14,6	30,7	38,5	79,7	4,5	2,4	

Tableau III: Résultats des analyses physico-chimiques.

n° Profil	Localisations	Prof	% TP	X > 20	pH	Ca	C/N	Al	Si	Ca	Mg	K	Mg/K	S	T	V	Ca/Mg	CaCO ₃	
																			1 : 0-5
8	SC	0-5 (1)	79	0	7,7	0,4	24				10,8	1,2	0,4	2,9	12,4	15	83	8,8	
		5-10 (2)	78	0	7,8	0,4	10,1	14,4	69,4	11,9	1,4	0,5	3,1	13,8	16,3	84	8,4	5,6	
	HC	1	76	3	7,7	0,3	14,3				13,4	1,1	0,4	2,7	14,9	18,1	82	12,5	
		2	77	0	7,8	0,4	10,4	16,2	75,5	13,0	1,4	0,4	4,1	14,8	18,5	79,8	9,1	4	
9	SC	1	92	0	7,5	3,7	15				24,1	1,7	2,0	0,8	27,8	38,1	73	14,1	
		2	88	0	7,5	2,2	13,8	25,0	49,7	14,3	1,6	1,6	1	17,4	33,8	51,6	9,0	0	
	HC	1	85	0	7,2	1,1	14,7				15,5	1,2	0,8	1,5	17,6	24,6	71,4	12,5	
		2	80	0	7,2	2,4	15,0	19,5	65,7	18,9	1,5	0,7	2,2	21,1	28,4	74,3	12,3	0	
10	SC	1	76	0	8,0	1,6	10				25	1,5	1,0	1,5	27,4	33	83	16,9	
		2	89	0	8,1	1,2	8,5	23	50	50	3,5	1,1	1,5	54,6	54,6	100	14,3	18,4	
	HC	1	45	5	8,2	1,6	9,3				20	1,1	0,8	1,4	21,8	30	72,3	18,6	
		2	50	9	8,2	1,7	10,4	38	22	18	1,0	0,6	1,8	19,6	57	34,4	17,4	22,4	
11	SC	1	89	0	7,9	10,4	11,3				42	1,9	1,4	1,4	45,1	55	82	21,7	
		2	85	0	8,0	9,5	12	35,2	4,0	67	2,1	1,7	1,3	70,8	70,8	100	31,4	2	
	HC	1	41	26	8,0	3,5	11,4				33	1,4	0,8	1,7	35,3	50	70,6	22,9	
		2	46	32	8,0	3,7	11,1	29,6	3,8	22	1,1	1,2	0,9	24,3	55	44,2	20,5	0,2	
12	SC	1	91	0	7,6	15,6	28,5				44,4	4,9	4,9	1,0	54,2	54,2	100	9,0	
		2	60	18	7,8	7,7	12,1	39,5	8,3	32,9	2,9	2,2	1,3	38,0	38,0	100	11,3	9,5	
	HC	1	54	14	7,3	4,6	14,2				36,9	14,4	0,7	0,8	15,9	19,2	82,8	21,8	
		2																	
13	SC	1	93	0	7,1	12,0	13,3				43,1	5,5	5,9	1,0	54,5	54,5	100	7,8	
		2	64	11	7,1	8,2	12,7	31,9	14,1	37,5	2,1	2,9	0,7	42,4	42,2	100	18,3	31,5	
	HC	1	58	25	7,4	4,4	15				24,4	0,8	2,4	0,4	27,6	31,2	88,5	30,5	
		2	52	17	7,4	3,6	15	30,0	22,6	22,5	1,2	2,2	0,5	25,9	23,5	100	18,9	34,2	
14	SC	1	85	0	7,4	32,1	17				64	2,0	0,6	3,4	66,7	68	98	31,2	
		2	88	0	7,6	23,9	15	26	11	30	1,2	0,2	6	31,4	63	49,8	24,3	0	
	HC	1	56	33	6,8	4,3	12,6				15	2,1	1,1	2	18,2	20	91	7,0	
		2	35	35	6,7	3,1	11,4	28,3	12	15	1,9	0,9	2,1	17,9	28	63,9	77	0	

Tableau IV: Résultats des analyses physico-chimiques.

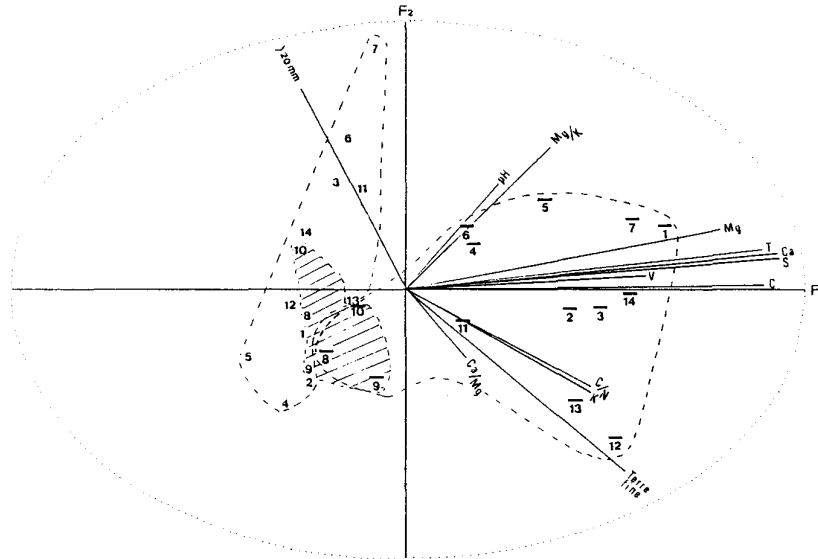


Figure III: Analyse en composantes principales: niveau 0-5 cm.

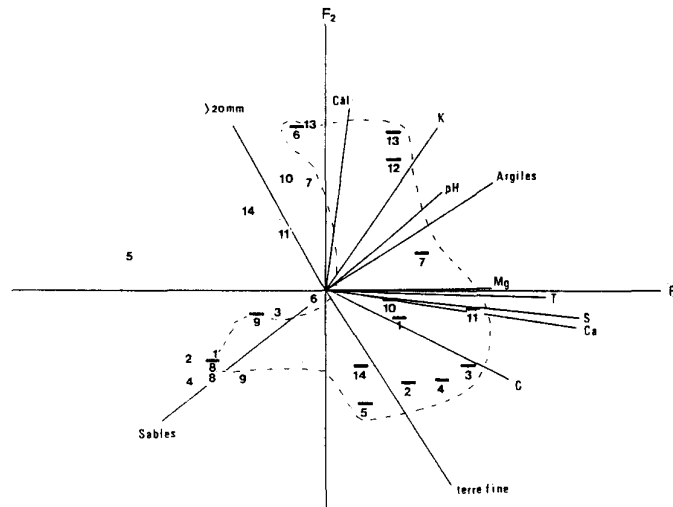


Figure IV: Analyse en composantes principales: niveau 5-10 cm.

Les chiffres correspondent aux numeros des profils. Les chiffres surmontés d'un tiret représentent les niveaux sous couvert et ceux sans tiret les niveaux hors couvert.

La zone hachurée correspond aux trois profils 8,9 et 10 les plus dégradés ou les différences sous couvert et hors couvert sont faibles.

uniquement dans le niveau superficiel. Comme pour le niveau 0-5 cm, les thuriféraires 8 et 9 sont très homogènes ; par contre, la thuriféraire 10 présente deux niveaux 5-10 distincts. On peut y voir la marque du Thurifère sur le milieu édaphique dans une phase passée de plus grande vitalité.

L'axe 2 est fortement lié à la teneur en CaCO_3 et moins nettement au pourcentage de cailloux. Il oppose cependant clairement les thuriféraires sur substrats calcaires compacts (6, 7, 10, 11, 13, 14), riches en argiles de décarbonatation et les thuriféraires sur matériau acide ou schisteux plus riches en sables et en terre fine (1, 2, 3, 4, 5, 8, 9).

IV - CARACTERISTIQUES ANALYTIQUES DES FORMATIONS SUPERFICIELLES.

1 - Granulométrie grossière. (figures I et II)

Le pourcentage de terre fine dans le niveau 0-5 cm sous couvert est compris entre 60 et 100%, alors qu'il est beaucoup plus faible hors couvert où les cailloux sont aussi beaucoup plus nombreux. Cette richesse en terre fine sous couvert peut être mise en relation avec la présence d'un niveau humifère puissant généré par l'arbre. On peut aussi envisager un rôle protecteur du Thurifère atténuant l'intensité des pluies orageuses sous son couvert et limitant ainsi l'effet d'entraînement des particules fines au demeurant mieux liées à la matière organique.

Peut-être peut-on aussi envisager un apport éolien de poussières piégées par le houppier, enrichissant le sol sous couvert après leur pluviolessivage, et/ou fixées au sol préférentiellement dans les zones abritées. Le pourcentage d'éléments inférieurs à 2 mm diminue rapidement dans le niveau 5-10 cm, particulièrement dans les thuriféraires sur calcaires durs dont les sols, même sous couvert, sont de faible épaisseur. La nature et l'épaisseur de la couverture périglaciaire conditionnent, dans les autres thuriféraires, la teneur en terre fine et en cailloux.

Les variations importantes de cette granulométrie grossière au niveau de l'ensemble des groupements montrent la relative indépendance de cette espèce vis à vis de ce caractère.

2 - Le pH. (figures I et II)

Le pH hors couvert s'échelonne de 5,3 à 8,2 ce qui démontre l'indifférence du Thurifère par rapport à ce paramètre, tout au moins en ce qui concerne les montagnes du Maroc.

Sous couvert, par contre, ceci représentant l'une des originalités des thuriféraires, l'échelle des variations de pH se comprime considérablement, puisque, dans le niveau 0-5 cm, les valeurs du pH sont comprises entre 7 et 8. Le Thurifère crée donc sous son couvert un milieu au pH toujours supérieur à 7, affranchi de l'acidité plus ou moins grande du substrat. Les premiers résultats concernant le cycle biogéochimique dans un peuplement à Genévrier thurifère sur substrat gréseux (BADRI, 1987) montrent la richesse en Ca et Mg des rameaux de Thurifère, ainsi que l'importance de la restitution au sol de ces éléments par chute de litière ou pluviolessivage, confirmant ainsi le caractère améliorant de ce Genévrier. Cette augmentation du pH en relation avec le couvert de l'arbre avait été mentionnée par LEMOINE (1965), qui notait un pH de 7,5 sous Thurifère au col de Tichka (2270 m) sur des schistes.

3 - Teneur en CaCO_3 .

Mesuré pour les niveaux 5-10 cm, le calcaire total peut varier de 0 à 34%. Il est à noter que la quantité de carbonate de calcium est généralement plus importante sous couvert que hors couvert où une décarbonatation totale des niveaux superficiels peut apparaître. Ainsi, pour les thuriféraires 1 et 2, prospérant sur un substrat schisteux et gréseux, mais intercalé de bancs calcaires qui alimentent par colluvionnement le versant en carbonates, on remarque une quantité de carbonates de calcium qui est, respectivement, de 2,3% et 1,8% sous couvert, alors qu'ils sont absents hors couvert. Là encore se manifeste un certain effet protecteur de l'arbre, sous lequel l'impact des précipitations est atténué et auquel se superpose un phénomène de piégeage par la litière d'éléments calcaires.

La décalcarification est totale pour les thuriféraires 9 et 14, où le sol est constitué, entre les blocs rocheux, d'argiles de décarbonatation. Même si l'interception, dans ces peuplements ouverts (BADRI, 1988) est de l'ordre de 30%, la pluviosité importante, notamment au niveau de la thuriféraire 14 située dans l'étage bioclimatique humide (1100-1200 mm/an), pourrait expliquer ce phénomène.

4 - Carbone organique. (figures I et II)

Les teneurs en carbone organique sont généralement très importantes sous couvert, sauf pour les trois thuriféraires les plus dégradées (8, 9, 10). Ceci témoigne de la richesse en matière organique des niveaux superficiels, recouverts par une litière abondante qui révèle l'existence d'un processus de minéralisation extrêmement lent, lié aux caractéristiques climatiques du milieu (froid et gelées hivernales, xéricité estivale). Le niveau superficiel correspond donc souvent à un A_o holorganique, c'est à dire très pauvre en éléments minéraux. Le carbone organique, tout en restant abondant pour les profils les plus profonds et les plus humifères, diminue progressivement à partir du niveau 5-10, démontrant la stabilité du milieu édaphique sous couvert, où la matière organique évolue sur place sans subir de déplacements. On notera, enfin, la richesse en carbone organique des niveaux supérieurs dans la thuriféraire 14, qui baigne dans une ambiance bioclimatique humide correspondant plutôt à la cédraie, mais qui favorise ici l'élaboration d'un horizon humifère particulièrement développé sous le Thurifère.

Hors couvert, loin donc de la source principale de matière organique que constitue le Genévrier, les pourcentages de carbone sont nettement plus faibles, restant cependant élevés (profils 3, 4, 5) lorsque le recouvrement par les chaméphytes et les herbacées vivaces est appréciable. Ceci confirme d'ailleurs la liaison étroite entre matière organique du sol et recouvrement par la végétation dans les milieux altimontains méditerranéens, comme le souligne BOTTNER (1982) dans les milieux arides et semi-arides. La baisse du taux de carbone organique dans le niveau 5-10cm est relativement moins importante ici que sous couvert et l'on peut même observer des taux légèrement plus forts à 5-10cm qu'à 0-5cm dans les thuriféraires 6, 7, 9, 11. Un certain brassage des formations superficielles par des phénomènes périglaciaires, particulièrement actifs à cette altitude et auxquels sont soumis préférentiellement les milieux hors couvert, permet d'expliquer cette homogénéité. Pour la thuriféraire 9, on peut aussi émettre l'hypothèse d'une conservation dans le sol de restes carbonés, témoins d'une période d'extension et de vitalité plus grande, qui expliquerait la plus forte teneur en carbone au niveau 5-10cm (2,4%) par rapport au niveau 0-5cm (1,1%) dans une zone de faible recouvrement végétal actuel.

5 - Rapport C/N.

Il est généralement compris, dans le niveau 0-5cm sous couvert, entre 15 et 20. On peut, à ce niveau, s'interroger sur le type d'humus caractérisant les sols sous couvert de Thurifère. Sans aucun doute, il correspond à un type d'humus peu évolué, caractérisé par une forte proportion de matière organique à structure organisée.

Sur roche mère calcaire, on peut très certainement les rapprocher des humus calciques de montagne, tels que les a défini DUCHAUFOR (1977). Il s'agit, en effet "d'humus peu évolués, puisque l'effet des faibles températures des climats montagnards s'ajoute à celui du matériau calcaire pour ralentir les processus d'humidification : l'humine héritée, la matière organique fraîche peu transformée, sont toujours très abondantes et confèrent aux sols une couleur foncée" (DUCHAUFOR, 1977). Leur classification est encore incertaine et on peut hésiter, selon les thuriféraires, entre un Mull calcaire d'altitude, un Mull-moder calcique, ou encore un Mor calcique présentant un C/N plus bas et pH et S/T plus élevés (avec souvent saturation en Ca et Mg) que ceux des Mor acides. Ces caractéristiques se retrouvent au niveau des thuriféraires sur sol acide, dont l'humus doit aussi être rapproché des types précédents, malgré la nature de la roche mère. La sécheresse estivale ambiante qui ralentit encore la décomposition de la matière organique, confère de plus un caractère xérique aux humus qui présentent donc des caractères de xéromor ou xéromoder.

Les seules données concernant l'humus des sols de thuriféraires sont celles de VELASCO et DEL RIO (1986) en Espagne, à une altitude cependant beaucoup plus faible (1100m). Sur gneiss, il est décrit, après étude des différentes fractions humiques, un humus de type Moder mulliforme, avec un pH de 6,7, C/N de 19 et un pourcentage de carbone organique de 7%, plus faible que dans les Atlas en liaison avec l'altitude moindre. Sur calcaire, dans le même secteur géographique, c'est un Mull calcique d'une rendzine forestière (pH = 7,6 ; C% = 7% ; C/N = 13,8) qui est évoqué. L'étude précise de la composition de ces humus, et plus particulièrement du rapport Af/Ah, permettrait de mieux les caractériser.

Le C/N des niveaux hors couvert est généralement compris entre 10 et 15, en liaison avec la plus faible quantité de matière organique. Il reste cependant supérieur à 10, soulignant ainsi la lenteur de l'humification dans ces milieux de haute montagne.

6 - Complexe absorbant. (figures I et II)

En relation avec la quantité importante de matière organique, on observe, sous couvert, dans le niveau 0-5 cm une capacité d'échange très importante comprise entre 30 et 80 meq / 100g avec une saturation du complexe comprise entre 70 et 100%, et le plus souvent proche de 90%. Mais, là encore, les thuriféraires 8, 9, 10, pauvres en matière organique, présentent des valeurs plus basses pour la capacité d'échange et le taux de saturation. Ces paramètres se maintiennent à des valeurs proches dans les niveaux 5-10 cm, moins riches en carbone organique, mais présentant un meilleur complexe argilo-humique favorisé par la forte teneur en argiles.

Hormis pour le profil 14, où les précipitations atteignent 1000 mm, aucune lixiviation ne peut être mise en évidence sous couvert, à moins qu'elle ne soit rapidement compensée par des apports d'éléments dissous par pluviolessivage dont on a pu montrer l'efficacité (GAUQUELIN, 1988).

Hors couvert, les qualités trophiques, conditionnées en partie par ces paramètres, pourront s'avérer moindres ; globalement, la capacité d'échange est plus faible et la saturation moins marquée notamment pour les profils des substrats acides qui présentaient, dans les niveaux humifères sous couvert, une acidité d'échange nulle alors que le taux de saturation hors couvert peut descendre à 50%.

Pour certains des profils, bien fournis par ailleurs en bases (2, 4, 9, 10, 11, 12, 13, 14), des phénomènes d'antagonisme ionique pourraient se présenter, révélés par un rapport Ca/Mg trop fort (>9, in DUCHAUFOR, 1977) ou trop faible (<1, LEPOUTRE, 1961), ou bien encore par un rapport Mg/K trop faible (<1). Aucune corrélation entre ce rapport et des observations concernant la structure et la régénération des formations n'a pu cependant être mise en évidence.

7 - Analyse texturale.

Elle concerne donc uniquement les niveaux 5-10 cm. Le pourcentage d'argile varie de 13 à 18% hors couvert et le pourcentage de sables de 4 à 75%. Soulignons cependant que les teneurs en argile ne sont jamais très faibles et que la plupart des profils se situent sur un diagramme (USDA) dans une texture équilibrée ou argileuse.

L'effet stabilisateur et protecteur du couvert, déjà évoqué plus haut, se manifeste par une plus grande richesse en argiles pour les profils sous couvert dans les thuriféraires les moins dégradées. En retour, les argiles participent activement à la conservation de la matière organique au niveau du complexe argilo-humique.

En plus de cet effet protecteur, peut-être peut-on évoquer un phénomène de néoformation d'argiles sous les arbres que l'étude des types d'argile incriminés permettrait de préciser ?

V - SYNTHÈSE ÉDAPHIQUE SUR LES NIVEAUX SUPÉRIEURS DES FORMATIONS SUPERFICIELLES DES DIFFÉRENTS PEUPELEMENTS.

Une analyse factorielle des correspondances (figure V), portant uniquement sur les profils sous couvert, mais prenant en compte les deux niveaux 0-5 cm et 5-10 cm, a été entreprise afin d'essayer de regrouper édaphiquement les différentes thuriféraires et d'observer les paramètres discriminants de l'analyse édaphique.

Les paramètres analysés ont été les suivants : TF₁ (niveau 0-5 cm) ; TF₂ (niveau 5-10 cm) ; Cailloux₁ ; Cailloux₂ ; pH₁ ; pH₂ ; C₁ ; C₂ ; C/N₁ ; C/N₂ ; AR₂ ; Sa₂ ; Ca₁ ; Ca₂ ; Mg₁ ; Mg₂ ; K₁ ; K₂ ; Mg/K₁ ; Mg/K₂ ; S₁ ; S₂ ; T₁ ; T₂ ; Ca/Mg₁ ; Ca/Mg₂ ; CaCO₃₂.

L'axe 1 est fortement lié au pourcentage de cailloux et moins nettement au CaCO₃ ; l'axe 2 est lié au pourcentage de sables et négativement au pourcentage de carbone. On voit donc que, sous le couvert, les paramètres discriminants sont avant tout physiques, le thurifère s'adaptant à tous ces types de milieux en développant un milieu édaphique particulier, où l'on peut noter une convergence des caractéristiques chimiques du sol, sauf bien sûr dans les thuriféraires les plus dégradées.

CONCLUSION

Cette approche édaphologique des peuplements à Genévrier thurifère nous a permis de mettre en évidence :

1) L'extrême diversité des dix premiers centimètres des formations superficielles dans ces groupements à Genévrier thurifère, diversité qui s'atténue sous couvert lorsque se développe un niveau humifère créant des conditions relativement homogène sous les arbres. Cette diversité souligne cependant la relative indifférence du Thurifère à la nature physique et chimique du substrat.

2) L'existence d'un microédaphisme, lié au couvert de l'arbre et modulé en fonction de la vitalité des peuplements, constituant donc un bon indicateur de leur structure et du dynamisme des thuriféraires. Ce milieu édaphique particulier lié au couvert présente des caractéristiques physico-chimiques, en liaison avec la matière organique généralement abondante, témoignant de qualités trophiques et dynamiques remarquables pour ce domaine altimontain particulièrement sévère. La stabilité édaphique favorise une pédogenèse non négligeable et limite les phénomènes morphogénétiques plutôt actifs hors du couvert des arbres, où l'évolution du sol est ainsi en permanence limitée par le remaniement superficiel. On comprend mieux, au vu aussi des données édaphoclimatiques (SAVOIE et GAUQUELIN, à paraître), que le couvert apparaisse comme le lieu exclusif des germinations de cette espèce. L'importante dégradation des thuriféraires limitant, ou supprimant, ce microédaphisme, peut alors conduire à une impossibilité de recolonisation par cette espèce des zones dégradées, même si elles sont protégées in extremis.

3) Le rôle prédominant joué par la structure de la végétation et la nature du substrat dans l'acquisition des caractéristiques édaphiques des peuplements, comme en atteste la présence de thuriféraires géographiquement éloignées dans les mêmes ensembles édaphiques définis plus haut.

REMERCIEMENTS

Les auteurs tiennent ici à remercier Monsieur Cl. Tosca (Laboratoire d'Ecologie végétale de l'Université Paul Sabatier) qui nous a fait bénéficier de son expérience dans le domaine de l'analyse des données, permettant ainsi la réalisation des analyses multivariées présentées dans cette étude, et Mademoiselle F. Baurès pour son aide technique.

BIBLIOGRAPHIE

- ACHHAL A., AKABLI O., BARBERO M., M'HIRIT O., PEYRE C., QUEZEL P. & RIVAS-MARTINEZ S. (1980). A propos de la valeur bioclimatique et dynamique de quelques essences forestières du Maroc. *Ecologia Mediterranea*, 5, 211-249.
- ALIFRIQUI M. (1986). Contribution à l'étude du milieu et de la végétation dans le Haut-Atlas occidental d'Amizmiz (Massif de l'Erdouz-Igdat). *Thèse 3^o cycle, Univ. Cadi Ayyad, Fac. Sci. Marrakech*. 304 p., 1 carte.
- AUBERT G. (1976). Les Ericacées de Provence. Répartition, édaphologie, phytosociologie, croissance et floraison. *Thèse Doct. Etat, Univ. Aix-Marseille*. 286 p. + 5 annexes.
- BADRI W. (1987). Contribution à l'étude du cycle hydrologique et biogéochimique dans un peuplement à Genévrier thurifère (*Juniperus thurifera* L. var. *africana* Maire) du Haut Atlas de Marrakech, Maroc. *Mém. CEA, Univ. Cadi Ayyad, Fac. Sci. Marrakech*. 29 p.
- BAUDIERE A. & SERVE L. (1971). Organisation morphologique et rôle des végétaux dans la dynamique des formations superficielles en milieu supraforestier. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 118 (1-2), 77-94.
- BOTTNER P. (1982). Evolution des sols et conditions bioclimatiques méditerranéennes. *Ecologia Mediterranea*, VIII (1-2), 115-141.
- DUCHAUFOR Ph. (1977). Pédologie. 1. Pédogenèse et classification. Masson éd., Paris, 477 p.
- EMBERGER L. (1938). Les arbres du Maroc et comment les reconnaître. Larose éd., Paris, 318 p.

- EMBERGER L. (1939). Aperçu général sur la végétation du Maroc. Commentaire de la carte phytogéographique du Maroc au 1/500.000è. *Véröff. gëebot. Inst. Rübel in Zurich*, 14, 40-157 et *Mëm. h. s. Soc. Sci. Nat. Maroc*.
- FROMARD F. (1978). Recherches sur la dynamique de la végétation des milieux supraforestiers pyrénéens : la vallée de Soulcem (Haute-Ariège). *Thèse Doct. 3° cycle, Univ. P. Sabatier, Toulouse*, 159 p.
- GAUQUELIN T. (1982). Végétation et dynamique des formations superficielles sur les montagnes du bassin occidental de la Méditerranée. *Thèse Doct. 3° cycle, Univ. P. Sabatier, Toulouse*, 145 p.
- GAUQUELIN T., SAVOIE J.M., LE GALLO J.Y., HAMDI R. (1987). Contribution à l'étude systématique de *Juniperus thurifera* L. dans quelques stations de son aire de répartition. *Bull. Fac. Sci. Marrakech, Sect. Sci. Vie, III*, 159-174.
- GAUQUELIN T. (1986). Végétation et formations superficielles dans les milieux supraforestiers du Haut Atlas de Marrakech ; Etude d'un transect (Massif de l'Oukaimeden). Colloques Phytosociologiques, XIII Végétation et Géomorphologie, Bailleul, 1985, 149-171.
- GAUQUELIN T., IDRISSE HASSANI M. & LEBRETON Ph. Le Genévrier thurifère *Juniperus thurifera* L. (Cupressaceae) : propositions chimiotaxinomiques et systématiques. *Oecologia mediterr.* (à paraître).
- GAUQUELIN T. (1988). Dynamique de la végétation et des formations superficielles dans les montagnes du bassin occidental de la Méditerranée : Etude des formations à Genévrier thurifère et à xérophytes épineuses en coussinet des Atlas marocains. *Thèse Doct. Etat, Univ. P. Sabatier, Toulouse*. 148 p. + figures.
- HALOUI B. (1986). Contribution à l'étude du milieu et de la végétation du bassin versant de l'Oued Rhighaya, (Haut Atlas de Marrakech). *Thèse Doct. 3° cycle, Univ. Cadi Ayyad, Fac. Sci. Marrakech*. 123 p.
- IDRISSE HASSANI M. (1985). Etude de la variabilité flavonique chez deux conifères méditerranéennes : Le Pin maritime *Pinus pinaster* Ait. et le Genévrier thurifère *Juniperus thurifera* L. *Thèse Doct. 3° cycle, Univ. Cl. Bernard, Lyon I*. 170 p. + biblio.
- IONESCO T. & SAUVAGE Ch. (1962). Les types de végétation au Maroc. Essai de nomenclature et de définition. *Rev. Géogr. Maroc*, 1-2, 75-86.
- LEMOINE SEBASTIAN C. (1965). Ecologie des genévriers du Maroc. *Bull. Soc. Sci. Nat. Phys. Maroc*, 45, 49-108.
- LEPOUTRE B. (1961). Recherches sur les conditions édaphiques de régénération des cédraies marocaines. *Ann. Rech. For. Maroc*, 6 (2), Rabat.
- OUHAMMOU A. (1986). Recherches sur l'étagement de la végétation dans le bassin versant de l'Ourika (Haut Atlas central, Maroc). *Thèse Doct. 3° cycle, Univ. Cadi Ayyad, Fac. Sci. Marrakech*. 181 p. 1 carte.
- PEYRE C. (1979). Recherches sur l'étagement de la végétation dans le massif du Bou Iblane (Moyen Atlas Oriental, Maroc). *Thèse Doct. 3° cycle, Univ. Aix-Marseille III*, 149 p.
- PEYRE C. (1983). Etagement de la végétation et gradients climatiques dans le système atlasique marocain. Le bassin de l'Oued Rdat et le versant Sud de l'Atlas au méridien du Tizi-n-Tichka. *Bull. Fac. Sci. Marrakech*, 2, 87-139.
- POLIDORI J.L. (n.d.). Guide des Conifères du Mercantour : identification, biologie et localisation dans une vallée des Alpes Maritimes, LA TINÉE. CRDP Nice, 2è éd., 48 p.
- QUEZEL P. (1976). Les forêts du pourtour méditerranéen : écologie, conservation et aménagement. UNESCO, note technique du MAB, 2, 9-33.
- QUEZEL P. & BARBERO M. (1981). Contribution à l'étude des formations pré-steppe à Genévriers au Maroc. *Bull. Soc. Broteriana. Coimbra*, 13, 1137-1160.
- QUEZEL P. & BARBERO M. (1986). Aperçu syntaxinomique sur la connaissance actuelle de la classe des *Quercetea ilicis* au Maroc. *Ecologia Mediterranea*, XII, 3-4, 105-111.
- TRICART J. & KILIAN J. (1979). L'éco-géographie et l'aménagement du milieu naturel. François Maspero/Herodote. Paris.
- VELASCO F. & DEL RIO J. (1977). Humification en los sabinares de la comarca de Somosierra (Segovia). *Anal. Edaf.*, 36, 9-10, 859-1086.
- VILLAR E., HUGUET DEL. (1947). Types de sols de l'Afrique du Nord. Fasc. 1 et 2. Tunis, Rabat et inédits.

**Le problème des divisions bioclimatiques et floristiques au Sahara.
Note X. Au Sahara occidental: la dorsale Reguibat et le Hank, approches biogéographiques et géomorphologiques.**

J.P. BARRY*
M.F. COUREL**
J.N. DECONINCK***
X. JAOUEN****
J. MUSSO*****
J. RISER*****
C. ROLANDO*****

RESUME - L'intérêt majeur de cette région est d'autoriser des comparaisons avec le modelé géographique, la végétation et la flore du Sahara central. Une zone érémiqne saharienne peut-être définie par l'absence de certains composants essentiels de la steppe à Acacia et Panicum et l'omniprésence de l'Aervo-Fagonion. Des relations peuvent être établies entre les périodes humides de l'Holocène et la distribution actuelle de la flore qu'explique la juxtaposition, au Sahara occidental, d'éléments floristiques méditerranéens, saharo-arabiques, soudano-zambéziens.

SUMMARY - The main interest of this region is to entitle to make comparisons with goeography, vegetation and flora of the central Sahara. An eremic saharian zone can be characterized by the absence of some essential components of the Acacia and Panicum steppe and the omnipresence of the Aervo-Fagonion. The present distribution of the flora with juxtaposition, in the western Sahara, of some mediterranean, saharo-arabic and sudano-zambeziian floristic elements, can be related with the humid periods of the Holocene.

MOTS CLES - Afrique - Sahara - Mauritanie - Régions arides - Phytogéographie - Phytoécologie - Phytosociologie - Biogéographie - Climatologie - Géomorphologie.

"Mieux vaut voir de ses yeux que d'être informé par autrui" (Proverbe touareg).

La dorsale Reguibat, socle cratonique qui a gardé la trace des orogénèses du cycle Libérien ($\pm 2\ 500$ Ma) et du cycle Eburnéen ($\pm 1\ 700$ Ma), présente à sa périphérie des ensembles sédimentaires sub-horizontaux continentaux ou marins de mers peu profondes, dont l'âge s'étend du Protérozoïque supérieur ($\pm 1\ 000$ Ma) au Carbonifère (± 250 Ma) : au Sud, le bassin de Taoudeni dont le rebord septentrional constitue El Hank et El Khatt ; au Nord, le bassin de Tindouf dont le rebord méridional se confond en partie avec le Zemmour. Ces deux rebords sont éloignés l'un de l'autre de quatre cents kilomètres environ (Fig. 1).

Notre prospection concerne le Khatt, le Hank jusqu'aux environs d'El Mreïti et le Ghallamane, partie méridionale de la dorsale Reguibat recouverte, au Sud-Ouest, par l'erg El Hammami et à l'Est par l'erg Iguidi qui le sépare des Eglabs.

Ce qui frappe en premier lieu, c'est la faible puissance des *falaises* - nous conservons ce terme, consacré par la tradition - qui ne dominant que d'une trentaine de mètres la vaste, monotone et plane surface de la dorsale, en deuxième lieu la grande homogénéité édaphique. Le milieu est composé, pour l'essentiel, par de l'arène parfois couverte par des plateaux hammadiens de faible commandement fossilisant la paléogéographie. Il existe çà et là quelques inselbergs : Tsallabiyat, Tmimichât Ghallamane, Zedness, et de rares accidents spectaculaires comme le cratère d'explosion de Ténoumer, mais rien ne sait interrompre la platitude immense et grandiose de ce Plat Pays.

Un fait est essentiel : au Permo-Carbonifère (230-250 Ma) la mer se retire et, depuis, *le Sahara abandonné par les flots se chauffe au soleil* (Th. Monod, 1988, p 21). Phénomène exceptionnel, depuis des millions et des millions d'années tout ce pays est resté hors de l'eau. Il n'a plus jamais connu d'incursion marine.

* Labo Ecologie Régions arides, Parc Valrose, 06034 NICE

** CNRS Imageo, 191 rue St Jacques, 75005 PARIS

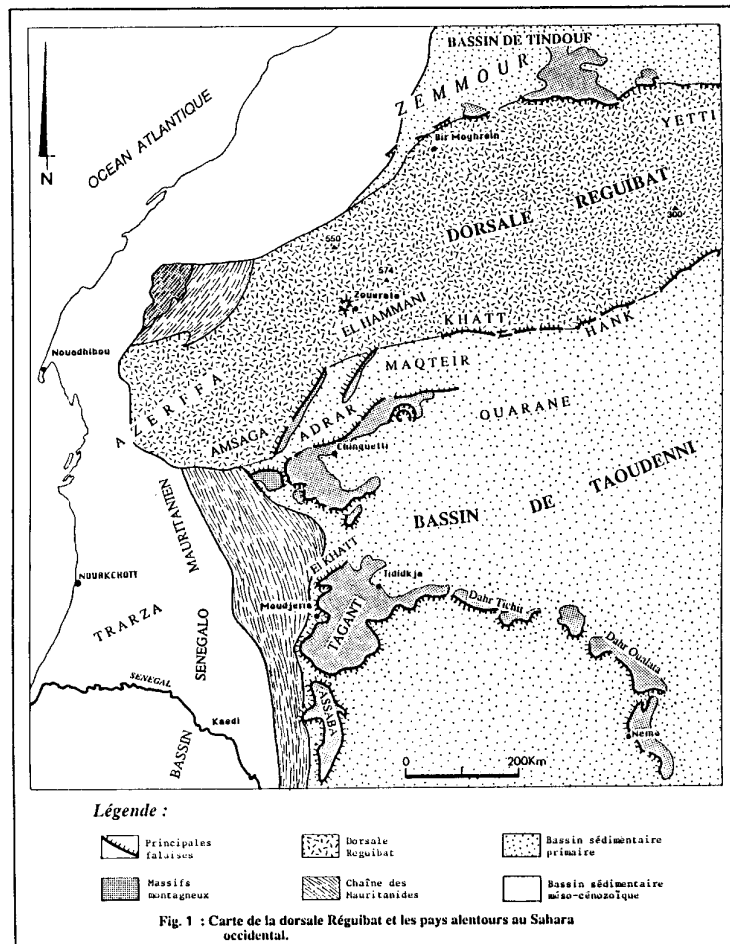
*** Institut Supérieur Scientifique, BP 5026 NOUAKCHOTT, Mauritanie

**** 20 bis rue des Quatre Pompes, 29200 BREST

***** Centre Interuniversitaire de Calcul, av. de l'Université, 83130 LA GARDE

***** UFR Géographie, rue Violette, 84000 AVIGNON

***** CNRS, Inst. Médit. Ecol. Paléo. rue Henri-Poincaré, 13397 MARSEILLE CEDEX 13



Les régions étudiées peuvent se diviser en trois domaines naturels :

La région de Zouerate, bordée au Sud par l'erg Hammami, se caractérise par l'existence de gels de quartzite ferrifère. Elle est occupée dans sa partie occidentale par la vaste sebkha d'El-Jill.

La dorsale Reguibat elle-même se présente comme un bombement de faible ampleur topographique modelé dans des granites et des roches métamorphiques. Elle est par endroits recouverte par des calcaires hamadiens probablement plio-pléistocènes.

Enfin **le Hank** est façonné dans la couverture sédimentaire primaire de la dorsale Reguibat. C'est un paysage de cuestas développé dans une succession de roches résistantes : dolomies et calcaire, interstratifiés avec des schistes et des shales (Gevin, 1960 ; Durozoy, 1960 ; Fabre, 1976, 1983).

Les formations superficielles de ces trois régions sont liées à la fragmentation des roches sur place sous l'effet des agents météoriques, au ruissellement sur les versants et à la sédimentation des matériaux fins dans les dépressions, à l'action du vent et à l'altération des granites.

Les regs de fragmentation et de dépôts ruisselés

Les formations superficielles dépendantes de la fragmentation sur place se rencontrent sur les calcaires hamadiens et sur le revers des cuestas du Hank. Les regs issus du transport des matériaux sur les pentes, au bas des versants et le long des principaux oueds sont fins car la compétence des ruissellements diffus ou même concentrés est faible, faute de pluies abondantes et de reliefs vigoureux. Ces regs graveleux ravinent parfois, comme à l'oued Alazzar, un sol brun steppique ou des limons argileux bruns.

Au pied des guebbs de la région de Zouerate, et en particulier sur le pourtour de la kediet El-Jill, les ruissellements torrentiels ont donné naissance à une série de cônes de déjection du Pléistocène moyen et récent dont l'épaisseur et la superficie sont en rapport direct avec l'importance et la complexité topographique des impluviums amont. Les plus anciens de ces cônes sont fortement cuirassés (Nahon, 1976).

Sur la dorsale Reguibat, outre les regs de fragmentation des calcaires hamadiens, s'observent des regs à petits galêts de quartz très blancs provenant de la météorisation des filons de quartz lardant les granites et les roches métamorphiques. La désagrégation des granites sous l'influence des agents mécaniques ou de l'altération donne naissance à des étendues d'arène granitique à grains de quartz et sable éolisé.

Les modelés éoliens

L'action subactuelle du vent est à l'origine de plusieurs modelés communs dans tout le Sahara. L'erg Hammami est constitué de longs alignements dunaires sud-ouest nord-est aux formes arrondies. Ces alignements semblent faiblement remaniés par les vents actuels, certains creux interdunaires comportant des dépôts lacustres holocènes. Sur la dorsale Reguibat, les dunes sont inexistantes et ce massif granitique apparaît au contraire comme une zone d'intense déflation et de transit des matériaux. On peut la considérer comme un *réservoir* de matériel éolien par désagrégation in situ des granites.

Les formations lacustres

Elles sont moins étendues que dans la cuvette de Taoudenni, autour de l'erg Ine-Sakhane ou dans la région d'Araouane. Toutefois, dans les dépressions subséquentes des cuestas du Khatt et du Hank s'étendent quelques dépôts limono-sableux à larges fentes de dessiccation comme par exemple entre Melzen-el-Fras et Zemlet-ould-Amar (Tourine, Y 22°30, X 11°10, 11°20). Ces formations peuvent être définies comme des maaders. Dans la même position topographique, et en particulier dans le Khatt, secteur d'Aguel el Mabha, les dépôts lacustres à rares *Melania*, bulins et planorbes, se sont sédimentés. Ils occupent parfois des talwegs creusés dans le plateau hamadien (Aguel el Mabha, Y 22°40, X 9°30, cf relevé n° 88111102). L'un de ces fonds lacustres a pu être daté sur *Melania tuberculata* de 8040 ± 60 BP. Cette datation matérialise ponctuellement la présence de la période humide Holocène. En revanche, aux alentours de Zouerate comme à Azreg (Y 22°30, X 12°20) quelques ossements de siluriformes sont associés aux mollusques. De même, à la sebkhet El-Jill (Y 22°35-22°55, X 12°50-13°00), le faciès de sebkha s'étend autour des salines exploitées alors qu'au sud des guebbs Zoulouga et Tin-Tekret, ce sont essentiellement des argiles sableuses verdâtres à Ostracodes, Charophytes et quelques Mollusques qui se sont sédimentés.

Les manifestations morphologiques de l'aridité

Autour de Zouerate, les manifestations de l'écoulement pluvial sont variés non seulement dans le Quaternaire moyen et récent (cônes de déjection) mais aussi dans l'Holocène : incision linéaire du réseau hydrographique, alimentation par ruissellement et par les nappes phréatiques de la sebkha El-Jill. Au sud de Zouerate, les dépôts lacustres probablement holocènes sont encore nombreux dans quelques creux interdunaires de l'erg Hammami. En revanche, vers l'est de l'escarpement du Hank, ces formations sont peu représentées, de faible épaisseur, d'étendue réduite et pauvres en faune et une seule datation a pu être réalisée. Très souvent, les dépôts lacustres holocènes sont remplacés par des maaders et des sebkha. Les autres manifestations de l'activité du ruissellement (terrasses, cônes de déjection, glacis d'ablation) sont peu étendues et le matériel sédimenté de petite taille. Enfin, les habituels sols bruns sont presque absents dans ce secteur. Il en est de même pour les sites préhistoriques.

L'absence de ces marqueurs de l'humidité ne signifie pas aridité. Des causes locales ont pu l'accroître : absence de reliefs élevés et d'impluvium étendus, faibles réserves phréatiques des granites et des roches métamorphiques...

Qu'en conclure ? Le pays Reguibat, le Hank, le Khatt sont certainement restés en dehors de ces alternances climatiques bien connues par ailleurs (Petit-Maire et Riser, 1984 ; Leredde, 1957). Représentent-ils le coeur de la région qui demeura au cours des temps, et demeure encore la plus sèche du plus grand désert du Monde ? On ne sait !

De nombreux auteurs (Beucher, 1971 ; Camps, 1968 ; Pons et Quézel, 1957 ; Quézel et Martinez, 1960 ; Rognon, 1976, 1980 ; Van Campo et al., 1964, 1965, 1967) pensent aussi que la diversité des paysages n'est pas liée aux climats actuels mais à l'alternance des périodes arides et des pluviaux du Quaternaire récent qui apportèrent quelques troubles au grand homogénéisateur qu'est le Temps.

Les masses d'air océanique ne rencontrent aucun obstacle à leur pénétration sur le continent (Capot-Rey, 1953 ; Monteil et Sauvage, 1949 ; Leroux, 1981 ; Barry et al., 1987), la pluie y est aussi aléatoire qu'au Tanezrouft, *terrain parfaitement stérile, désert intégral à un degré qui ne doit guère se rencontrer ailleurs* (Monod, 1989, p 222).

On pourrait croire que ce pays, un des plus secs parmi les plus secs, est simple à appréhender dans ses particularités ? Ce serait inexact ! *Le retrécissement de désert à l'ouest, rapprochant Sahara steppique et Sahara sahélien qui, sous le méridien d'Idjil, ne sont guère qu'à trois cents kilomètres l'un de l'autre* (Capot-Rey, 1953, p 377) ne vient pas simplifier les choses.

C'est l'intérêt majeur de cette région qui ne doit pas être analysée *per se*, mais en corrélation avec celles présentant une distribution identique du Végétal. Nous les avons rencontrées et reconnues comme appartenant à la zone érimique saharienne du Thermoméditerranéen caractérisée par l'absence d'arbre (Barry et al., 1976, 1981).

Ce sont les pays de la Tefedest, de l'Ahnet, du Mouydir, le Tanezrouft, le Tidikelt, l'Aguemour, où souvent d'importants espaces sont dépourvus - ou presque - de végétation. La dorsale Reguibat et ses dépendances n'en sont que leurs prolongements naturels (Fig. 3 et 4). On doit ajouter les Eglabs où, bien que relativement proche de l'Océan atlantique (600 km), l'influence côtière ne se fait plus autrement sentir que dans le régime des vents. En effet, les répercussions des influences atlantiques ne dépassent pas Tindouf (méridien 8°25) ce qui... lui confère son climat saharien ; située au sud du 27e parallèle, les Eglabs font partie des zones d'aridité extrême selon la classification internationale (moins de 50 mm de pluie annuelle) (Michel et Clariond, 1960 ; Leroux, 1981) (Fig. 2).

Cette zone érimique saharienne abrite de très rares phanérophytes. Exclu des nombreuses surfaces arénacées et des regs rigoureusement plans, l'arbre apparaît dès qu'un relief, même modeste, s'individualise. Il en est ainsi dans presque tous les ravins du Hank, du Khatt, de Tourine.

On ne peut expliquer cette si particulière mais constante disposition (Barry et al., 1981 ; Barry, 1989) observée autour du Tanezrouft non pas par la très grande rareté des pluies aussi bien en plaine que sur les reliefs, mais par la présence d'inféro-flux, fait essentiel à la compréhension de la distribution de la végétation et de la flore.

Ainsi la savane à *Acacia* et *Panicum* est exclusive à ces seules stations privilégiées de fonds de talwegs ; le reste de ce plat pays est le domaine de l'*Aervo-Fagonion*, végétation contractée par excellence. Reléguée aux creux, aux dépressions, aux oueds, elle constitue le paysage si particulier de cette steppe désertique... dans la partie méridionale du Sahara central, les oueds s'enrichissent en *Cornulaca monacantha*, pour constituer le groupement aphanérophytique des oueds de plaines qui se substitue à la steppe à *Acacia-Panicum* (Barry et al., 1981, p 11-13).

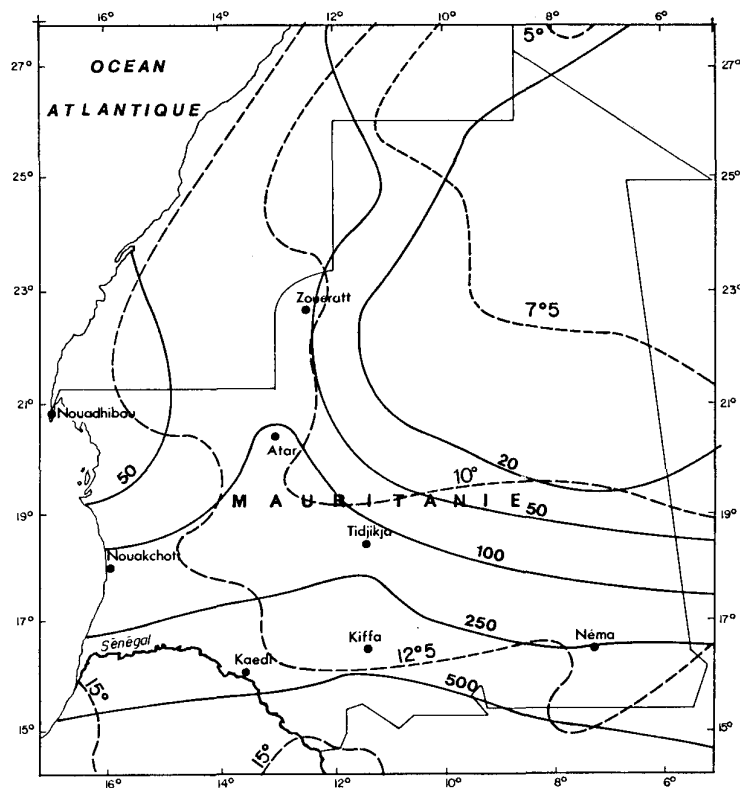


Fig. 2 : Carte climatique du Sahara Occidental

- : Pluie (moyenne annuelle)
- - - : Température (moyenne des minima des mois les plus froids)

Il en est de même au Hank, mais l'unicité du Had (*Cornulaca monacantha*) au Tanezrouft n'est plus. *Nucularia perrini*, endémique du Sahara occidental, vient s'y joindre ; elle occupe d'immenses surfaces à l'état de peuplements très clairsemés dans le Hank, la région d'Idjil et des Eglabs, son recouvrement varie entre 1-10 % (Quézel, 1965, p 215). Si ces deux espèces ont la même signification bioclimatique, elles n'ont pas la même écologie : la première préfère les biotopes sablonneux, la seconde affectionne les regs limoneux. Monteil et Sauvage (1949) soulignent que la répartition de *Cornulaca monacantha* Boiss. est complémentaire de celle de *Nucularia perrini* Batt..

Rien n'interdit de raccorder ces formations à l'*Aervo-Fagonion* caractéristique du Sahara occidental, central et méridional. Elles correspondent aux steppes désertiques à *Cornulaca monacantha* Delile et Salsolacées, et aux steppes à *Cornulaca monacantha* Delile et *Fagonia bruguieri* DC. (Barry et al., 1981 : 13, tabl. 3-22).

L'autre formation liée à ces espaces hyper-arides s'organise complémentirement : c'est la steppe à *Salsola foetida* Delile et *Randonia africana* Cosson (Barry et al., 1981) élective des basses plaines sahariennes (400-700 m d'altitude) du Sahara septentrional et du Sahara occidental de la zone érémiqne saharienne du Thermoméditerranéen .

Cette convergence floristique n'est pas le fruit du hasard ! Pour la comprendre on ne peut qu'invoquer une identité climatique .

Pourquoi ce privilège accordé au climat et à lui seul ?

- Parce que que les conditions édaphiques ne sont guère dissemblables : reg, arène granitique sont homologues.
- Parce que l'endoréisme est la règle ; la végétation est toujours dans la même situation élective, releguée aux seuls creux naturels (cuvette, talwegs...), aux rares plateaux hammadiens, fossilisant les anciennes topographies et susceptibles de constituer des zones plus favorables au stockage d'eau au dessus du socle.

On ne voit pas trop quels autres facteurs devraient être invoqués pour justifier cette distribution d'une grande rigueur et d'une grande constance.

La seule diversité paraît n'être que d'ordre chorologique .

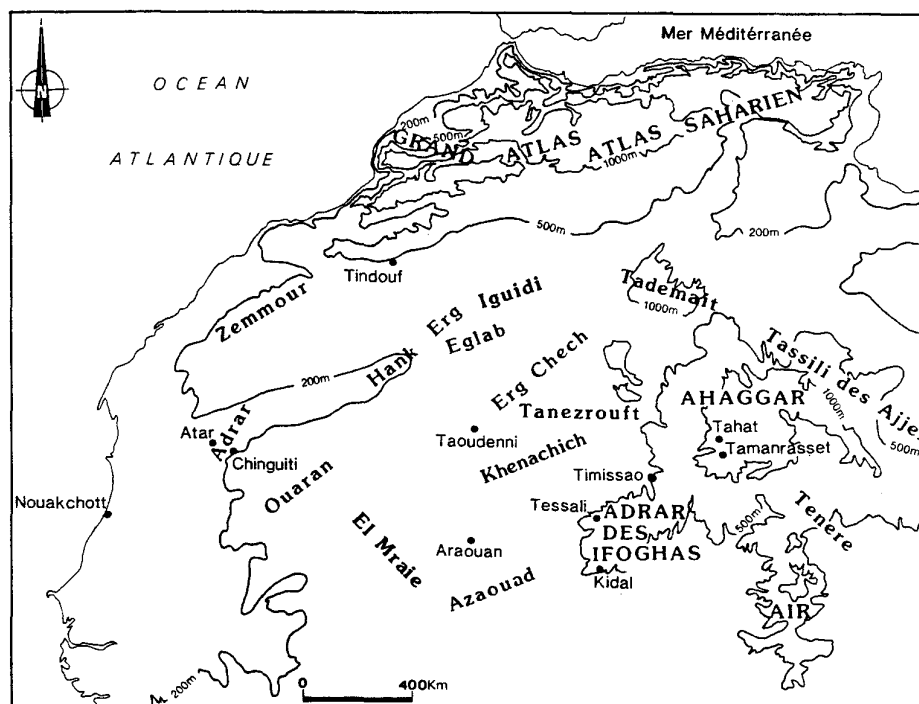


Fig. 3 - Carte de situation du Sahara central et occidental.

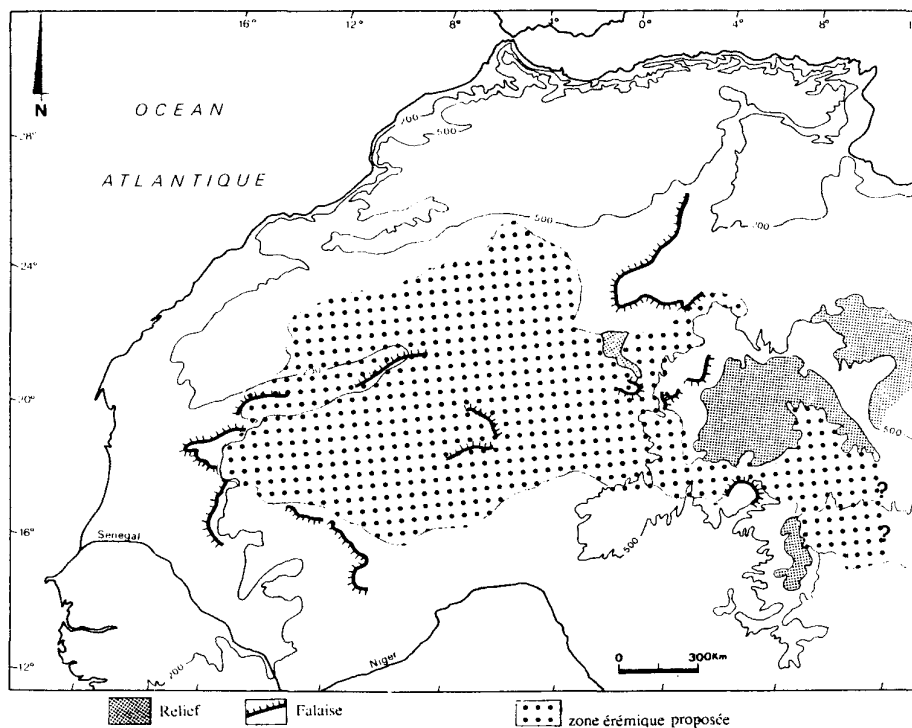


Fig. 4 - Carte de la zone érémiqne saharienne au Sahara central et occidental.

ANALYSE PHYTOSOCIOLOGIQUE.

Nous avons choisi de classer les huit tableaux phytosociologiques selon deux critères que synthétise le tableau de Constance/Importance (Tableau n° 9). Le premier critère retenu est la présence ou l'absence de certains phanérophytes caractéristiques de l'*Acacio-Panicion* (*Acacia tortilis* (Forsk.) Hayne subsp. *raddiana* (Savi) Brenan et *Acacia ehrenbergiana* Hayne) présents dans les tableaux 1 à 5 et absents des autres, le deuxième repose sur la présence ou l'absence de quatre espèces essentielles de l'*Aervo-Fagonion* : *Salsola foetida* Delile, *Randonia africana* Cosson, *Nucularia perrini* Batt. et *Cornulaca monacantha* Delile ; seuls les tableaux 4 et 5 en sont dépourvus.

Il était aussi essentiel de présenter à nouveau deux tableaux (Tableaux 1 et 6) des steppes désertiques de l'érémiqne saharien du Sahara central (Barry et al., 1981 ; tab. I p 12-13, tab. III p 22-23), car ils se rapportent à des pays semblables.

I - Les oueds aphanérophytiques de l'érémiqne saharien (Fig. 5)

Il est nécessaire, si l'on souhaite une analyse exhaustive de ces steppes, de comparer les ensembles du Sahara central (Tableau 6) avec ceux du Sahara occidental (Tableau 7-8).

Tableau 6

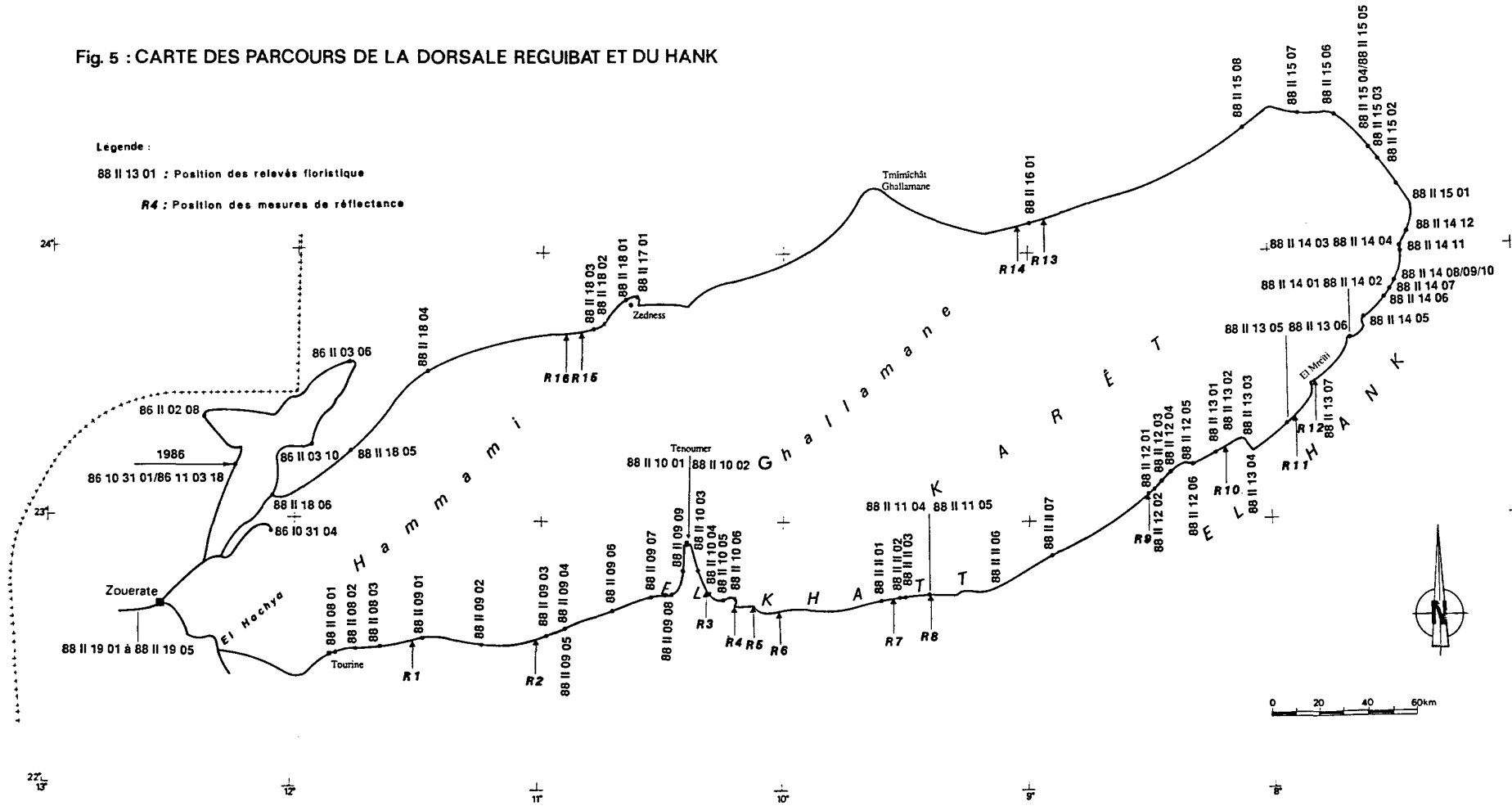
Lorsque l'on réunit les individus d'associations des groupements aphanérophytiques du Sahara central, on constate que deux espèces de l'*Aervo-Fagonion* : *Salsola foetida* Delile et *Randonia africana* Cosson sont omni-présentes (relevés 85T1E41R à 85T1A04R) alors que *Cornulaca monacantha* Cosson, pour des raisons édaphiques (85T1F43R à 853B0881), est sous représenté.

La rareté de *Nucularia perrini* Batt. (85T1A03R à 85T1A07R) est un fait chorologique, cette endémique du Sahara occidental atteint au Tanezrouft une de ses limites orientales.

Cinquante espèces, aussi bien annuelles que vivaces, réunies en cinquante relevés représentent une richesse floristique satisfaisante compte tenu de l'extrême rigueur des conditions de vie en ces pays, néanmoins certains individus d'association (85T1C24R à 85T1E40R) sont pauvres floristiquement - 5 à 8 espèces - : c'est la conséquence d'années d'exceptionnelle rigueur climatique. Certes, les stations sont rares, isolées, les surfaces libres de végétation dépassant largement l'espace occupé.

Une curiosité : deux stations (853B0878-853B0881) abritent une espèce saharo-arabique qui atteint là une de ses limites occidentales *Artemisia judaica* L. subsp. *sahariensis* Chevall.

Fig. 5 : CARTE DES PARCOURS DE LA DORSALE REGUIBAT ET DU HANK



Par ailleurs, il faut souligner que la forte évaporation permet dans certaines stations (85T1A03R à 85T1B15R) une augmentation de sulfates et de chlorures qui favorise un cortège remarquable de cette particularité édaphique : *Traganum nudatum* Delile, *Suaeda mollis* (Desf.) Delile, *Capparis spinosa* L. var. *coriacea* (Cosson) Daveau.

Tableaux 7 et 8

Pourquoi l'analyse conjointe de ces deux tableaux ? Parce que les individus d'association, bien qu'appartenant aux mêmes groupements, ne sont point similaires. Le tableau 7 (63 espèces/ 53 relevés) présente peu d'ensembles propres à la bordure saharienne septentrionale, aucun représentant, ou presque, de l'*Anvilleo-Zillion macropterae*, de l'*Arthrophyton scopariae* alors que le tableau 8 (79 espèces/17 relevés) en présente.

La similitude avec le tableau 6 est grande : même absence d'*Acacio-Panicion*, même représentants de l'*Aervo-Fagonion* avec l'évidente dominance de *Nucularia perrini* Batt., spécifique de cette partie du Sahara, qui peut être soit seul (Tableau 7 - 88111305 à 86110613), soit associé aux espèces habituelles (Tableau 7 - 88110902 à 88111206 ; Tableau 8 : 88111306 à 88111412) et qui en constitue une des principales originalités.

La présence conjointe d'espèces de la bordure saharienne et des steppes arborées sahéliennes (Tableau 7 - 86110508 à 86110613 ; Tableau 8 - 88111502 à 86110316) confirme l'importance du rétrécissement du désert à l'ouest rapprochant Sahara steppique et Sahara sahélien (Capot-Rey, 1953, p 377).

A propos de ces formations les plus déshéritées du Sahara que l'on peut caractériser négativement par l'absence de phanérophytes, que peut-on proposer ?

Comme on constate une grande similitude dans la constitution de l'*Aervo-Fagonion* aussi bien au Sahara central qu'au Sahara occidental, ne pourrait-on pas prendre cette formation comme caractéristique de ces régions où la pluie peut parfois ne pas tomber tous les ans. En réalité, la limite du vrai désert est malaisée à établir, en l'absence de données météorologiques suffisantes. Cependant, les régions ainsi délimitées sont des régions extrêmement arides où la pluie est un phénomène très rare (UNESCO, 1963, p. 24-25). La présence de *Nucularia perrini* Batt. liée à un fait chorologique et la juxtaposition d'éléments de la bordure saharienne, liée à un fait bioclimatique, caractérisant la zone érémiqne du Sahara occidental.

Ainsi, on pourrait individualiser une zone érémiqne saharienne (Fig. 4) : ...De grandes régions vers Koufra sont presque de vrais déserts où seules les éphémérophytes représentent la végétation quand il a plu... allant vers l'ouest, après avoir traversé les immensités désertiques du Ténére... c'est l'immensité du vrai désert du Tanezrouf traversé de dunes qui couvrent de grandes surfaces vers le sud. Continuant vers l'Océan, on trouve un désert moins inhospitalier qui conduit jusqu'à la Côte... On distingue... une zone hyperaride à 400-500 kilomètres vers l'intérieur, avec une végétation concentrée en quelques points (UNESCO, 1970, p. 19).

II - Les groupements de l'*Acacio-Panicion* (Fig. 5)

Une des particularités tout à fait remarquable de cette zone érémiqne saharienne est que la présence de reliefs, même modestes, permet l'organisation d'inféro-flux qui favorise l'expansion de la végétation et une plus grande richesse floristique. Autrement dit, l'*Acacio-Panicion* n'est plus appauvri.

Tableau 1

Nous sommes au Sahara central et l'on constate aisément que ce qui le distingue du Tableau 6 c'est une plus grande diversité de la végétation et de la flore (46 espèces/21 relevés).

Les éléments de l'*Aervo-Fagonion* avec *Salsola foetida* Delile (853A0045 à 853C0717), *Cornulaca monacantha* Delile (853B1053 à 853B1572) sont toujours aussi abondants alors que *Nucularia perrini* Batt. l'est toujours aussi peu (853C0306 à 853C0739) et qu'une espèce soudano-zambézienne atteint sa limite septentrionale et probablement occidentale : *Solenostemma argel* (Delile) Hayne.

Mais une réflexion s'impose : au Sahara central, l'*Acacio-Panicion* est riche de trois espèces. Deux souvent associées, *Zilla spinosa* (L.) subsp. *costata* Maire et Weiler et *Pulicaria crispa* (Forsk.) Benth et Hooker (Barry et al., 1981, Tab. II, 20-21) qui le caractérisent très certainement et une, ici isolée : *Chrozophora brocchiana* (Vis.) Schweinf., annonciatrice du Sahel.

Enfin, on doit souligner la très grande rareté d'*Asteriscus graveolens* (Forsk.) DC. qui devrait s'observer avec *Pergularia tomentosa* L. dans l'ensemble des formations végétales du Sahara (Quézel, 1965, 102). En fait, il semblerait qu'*Asteriscus graveolens* (Forsk.) DC. soit plus amplement réparti sur la bordure saharienne septentrionale. C'est pour mieux comprendre sa répartition que nous réunissons au :

Tableau 2 (101 espèces/ 28 relevés) tous les individus d'association où *Asteriscus graveolens* (Forsk.) DC. est présent. On constate une notable abondance d'espèces de la bordure saharienne : *Salvia aegyptiaca* L., *Paronychia arabica* (L.) DC., *Seetzenia africana* R. Br. de l'*Antirrhino-Pituranthion scopariae*. La steppe à *Arthrophyton scoparium* Pomel n'est plus très loin (Barry et Riser, 1988). Peut-être faudrait-il revoir son statut phytosociologique ? Comme on devait s'y attendre, les mêmes ensembles de la bordure saharienne et du Sahel coexistent.

Tableaux 3-4-5 représentent la diversité de l'*Acacio-Panicion*.

Tableau 3 réunit les individus d'association où l'*Acacio-Panicion* présente conjointement un *Aervo-Fagonion* riche, favorisé par la situation topographique. Les mêmes ensembles des bordures saharienne et sahélienne s'y cotoient (107 espèces/22 relevés).

Cet ensemble complète les observations antérieures (Barry et al., 1987). Si on compare ce tableau avec le tableau 2, on note que l'absence d'*Asteriscus graveolens* (Forsk.) DC. n'a aucune incidence sur la diversité du cortège.

Tableau 4 (88 espèces/16 relevés). L'*Aervo-Fagonion* est appauvri. Sur cette partie de la dorsale Reguibat, l'*Acacio-Panicion* est représentatif du Sahara occidental avec *Plantago akkensis* (Cosson) Murb., *Gallonia reboudianum* Cosson et Durieu, *Capparis decidua* (Forsk.) Edgw., *Fagonia latifolia* Delile, *Barleria schmittii* Benoist...

Tableau 5 (106 espèces/34 relevés). L'*Aervo-Fagonion* n'est presque plus représenté (88111105 à 86111512). L'*Acacio-Panicion* avec son cortège caractéristique du Sahara occidental (86110603 à 86110609) acquiert progressivement (88111203 à 86110701) les éléments de l'*Acacio-Aristidion* (88111806 à 86110506) et montre en réalité que tous ces ensembles s'organisent en un continuum déterminé à la fois par la chorologie et l'édaphisme.

CONCLUSIONS

Notre réflexion comparant les territoires érémiques du Sahara central avec ceux du Sahara occidental permet de saisir toutes les ressemblances et toutes les dissemblances. Existe-t-il des différences tant sur le plan floristique que paléoclimatique ?

Le Groupe mauritanien qui s'organise au sein de l'*Acacio-Panicion* avec *Fagonia latifolia* Delile, *Gaillonia reboudianum* Cosson et Durieu, *Caylusea hexagyna* (Forsk.) Maire, *Plantago akkensis* (Cosson) Murb. ... (Tableau 9), certes distinct de celui du Sahara central qu'individualisent notamment : *Pulicaria crispa* (Forsk.) Benth et Hooker, *Zilla spinosa* (L.) Prantl. subsp. *costata* Maire et Weiler, se retrouve dans les oueds de l'*Aervo-Fagonion*, ce qui conforte notre idée que la présence ou l'absence de phanérophtes n'a pas d'autres significations qu'écologique, alors que la diversité spécifique en a une chorologique.

Si nous comparons (Tableau 9) les divers *Aervo-Fagonion*, on constate par contre qu'il n'y a pas de différence floristique notable si ce n'est la présence de *Nucularia perrini* Batt., d'*Atractylis babelii* Hochreutiner qui sont aussi liées à la chorologie.

Par contre, une des observations les plus remarquables est la présence simultanée des éléments de la bordure saharienne *Salvia aegyptiaca* L., *Paronychia arabica* (L.) DC. et de la bordure sahélienne *Aristida mutabilis* Trin. et Rupr., *Aristida funiculata* Trin. et Rupr. *Dichanthium annulatum* Delile ...

BIBLIOGRAPHIE

- BARRY J.-P., CELLES J.-C., MANIERE R., 1976 - Le problème des divisions bioclimatiques et floristiques au Sahara . Note II Le Sahara central et le Sahara méridional. *Nat. monspel.*, sér. Bot., 26, 211-242.
- BARRY J.-P., CELLES J.-C., 1981 - Le problème des divisions bioclimatiques et floristiques au Sahara . Note III : L'analyse de la végétation de la région d'In Salah et de Tamanrasset. *Nat. monspel.*, sér. Bot., 44, 1-48.
- BARRY J.P., JAOUEN X., MUSSO J., RISER J., 1987 - Le problème des divisions bioclimatiques et floristiques au Sahara. Note VI : L'Adrar mauritanien entre Sahel et Sahara. Approches biogéographique et géomorphologique. *Ecologia mediterranea*, XII (1/2), 131-181.
- BARRY J.P., RISER J., 1988 - Relations entre le bioclimat et la distribution de la végétation au centre et au Nord-Ouest du Sahara. *Time Scales and Water stress*, 13-25. Rec. 5th Internat. Conf. on Medit. Ecosystems.
- BARRY J.P., 1989 - Bioclimat et végétation des montagnes du Sahara central et du Sahara occidental. *Rev. Géographie Alpine* (à paraître).
- BEUCHER F., 1971 - *Etude palynologique des formations néogène et quaternaire au Sahara nord-occidental*. Thèse Sci. nat., Paris, 796 p.
- CAMPS G., 1968 - Amekni, Néolithique ancien du Hoggar. *Mém. du C.R.A.P.E.*, 10, 230 p.
- CAPOT-REY R., 1953 - *Le Sahara français*. Edit. P.U.F., Paris, 564 p.
- DUROZOY G., 1960 - Reconnaissance géologique dans le Hank (Sahara occidental). *Bull. Serv. Carte géol. Algérie, nlle ser.*, 28, 21-42.
- FABRE J., 1976 - *Introduction à la géologie du Sahara algérien et des régions voisines*. S.N.E.D. Alger, 421 p.
- FABRE J., 1983 - *Afrique de l'Ouest, introduction géologique*. Pergamon édit., Oxford, 396 p.
- GEVIN P., 1960 - *Etudes et reconnaissances géologiques sur l'axe cristallin Yetti-Eglab et ses bordures sédimentaires*. T1. Thèse Doct. Sci., Paris et *Bull. Serv. Carte géol. Algérie, Nlle ser.*, 23, 328 p.
- LEROUX M., 1981 - *Le climat de l'Afrique tropicale*. Thèse Doct. Etat, Univ. Dijon, 3 tomes, 1427 p.

- LERREDE C., 1957 - *Etude écologique et phytogéographique du Tassili N'Ajers*. Inst. Rech. Sahar., Mém. Algérie, Mission scientifique au Tassili N'Ajjer, II : 455 p.
- MICHEL R., CLARIOND L., 1960 - Le gisement de fer de Tindouf Gara-Djebilet. *Annales des Mines, Janv. 1960*, 1-17.
- MONOD Th., 1989 - *Méharées*. Edit. Terres d'aventures (Actes Sud), 234 p.
- MONTEIL V., SAUVAGE C., 1949 - Contribution à l'étude de la flore du Sahara occidental. *Inst. Hautes Et., Maroc, Notes et doc. V*, 120 p, Ed. Larose Paris.
- NAHON D., 1976 - *Cuirasses ferrugineuses et encroûtements calcaires au Sénégal occidental et en Mauritanie. Systèmes évolutifs : géochimie, structures, relais et coexistence*. Thèse Doct. Sci., Aix-Marseille III, 232 p.
- PETIT-MAIRE N., RISER J., 1984 - *Sahara ou Sahel ?* Ed. Centre nation. Rech. sci., 473 p., 85 fig., 58 tabl., LIX pl. phot.
- PONS A., QUEZEL P., 1957 - Première étude de quelques paléosols sahariens. *Trav. Inst. Rech. Sahar., Alger, XVI, 205*, 15-40.
- QUEZEL P., 1965 - *La végétation du Sahara . Du Tchad à la Mauritanie*. Gustav. Fischer Verlag ; Stuttgart, Masson et Cie Edit. Paris , 333 p.
- QUEZEL P., MARTINEZ C., 1960 - Le dernier interpluvial au Sahara central. Essai de chronologie palynologique et paléoclimatique. *Libyca, 6-7*, 211-227.
- ROGNON P., 1976 - Les oscillations du climat saharien depuis 40 millénaires . Introduction à un vieux débat. *Rev. Géogr. phys. Géol. dynam., Fr., 18 (2-3)*, 147-156.
- ROGNON P., 1980 - Une extension des déserts (Sahara et Moyen-Orient) au cours du Tardiglaciaire (18000 -10000 ans B.P.). *Rev. Géogr. phys. Géol. dynam., Fr., 22 (4-5)*, 313-328.
- TOUPET Ch., PITTE J.-R., 1977 - *La Mauritanie*. Edit. P.U.F. , Que sais-je ?, 125 p.
- UNESCO-FAO, 1963 - Carte bioclimatique de la zone méditerranéenne. *Recherches sur la zone aride, 21*, 60 p., 5 cartes h.t.
- UNESCO-FAO, 1970 - Carte de la végétation de la région méditerranéenne. *Recherches sur la zone aride, 30*, 90 p., 2 cartes h.t.
- VAN CAMPO M., AYMOUNIN G., GUINET P., ROGNON P., 1964 - Contribution à l'étude du peuplement végétal quaternaire des montagnes sahariennes : l'Atakor. *Pollen et spores, 6(1)*, 169-194.
- VAN CAMPO M., COHEN J., GUINET P., ROGNON P., 1965 - Contribution à l'étude du peuplement végétal quaternaire des montagnes sahariennes. II - Flore contemporaine d'un gisement de mammifères tropicaux dans l'Atakor. *Pollen et spores, 7 (2)*, 361-371.
- VAN CAMPO M., GUINET P., COHEN J., DUTIL P., 1967 - Contribution à l'étude du peuplement végétal quaternaire des montagnes sahariennes III - Flore de l'oued Outoul (Hoggar). *Pollen et spores , 9 (1)* , 107-119.

				8 8 8	8 8 8 8 8 8	8 8 8 8 8 8 8 8 8 8 8 8
				8 6 6	8 8 6 8 8 8	8 8 8 6 6 6 6 6 6 6 6 6
				1 1 1	1 1 1 1 1 1	1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1
				1 1 1	1 1 1 1 1 1	1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1
				1 0 0	1 1 0 1 1 0	1 1 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0
Fre	Pre	A	Reco	0 4 5	3 9 5 3 3 9	0 1 4 3 3 3 5 5 6 7 6
que	sen	d	uvre	0 0 0	0 0 1 0 0 0	0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 1 0
nce	ce	m	ment	4 1 1	1 1 1 2 3 6	3 1 1 6 7 4 3 4 4 3 2 5 8

LES GROUPEMENTS CLIMATIQUES

GROUPE de la Bordure Saharienne.

Ordre: Helianthemetalia lippiis.

Complexe Méditerranéo Saharo-sindien (Holarctis).			
Sahara septentrional.			
Salvia aegyptiaca L.	2	I +	4.5
Paronychia arabica (L.) DC.	2	I +	4.5

Complexe Sindo-angolan (Holarctis et Paletotropis).			
Omni-Sahara.			
Hippocrepis multisiliquosa L.	1	I +	2.3
Lotus Jolyi Batt.	1	I +	2.3
Sahara central et Sahara septentrional.			
Euphorbia calyptrata Cosson & Durieu	1	I +	2.3
Polycarpon repens (Forsk.) Monod	1	I +	2.3

Alliance: Arthrophytion scopariae.

Complexe Méditerranéo Saharo-sindien (Holarctis).			
Sahara septentrional.			
Androcymbium gramineum (Cav.) Macbride	1	I +	2.3

Ordre: Gymnocarpo-Atractyletalia serratuloides.

Complexe Méditerranéo Saharo-sindien (Holarctis).			
Sahara septentrional.			
Fagonia glutinosa Delile	8	III +	18.2
Echium trygorrhizum Pomel	1	I +	2.3

Alliance: Antirrhino-Pituranthion scopariae.

Sahara central et Sahara septentrional.			
Ziziphus lotus L.	1	I +	2.3
Rhus tripartita (Ucria) Grande	1	I +	2.3
Reseda villosa Cosson	1	I +	2.3
Setzenia africana R. Br.	5	II +	11.4
Astragalus sinaicus Boiss.	5	II +	11.4

Alliance: Anvilleo - Zillion macropterae.

Sahara central et Sahara septentrional.			
Launaea arboreascens (Batt.) Maire	1	I +	2.3

LES REGS ET QUEDS OMNI-SAHARIENS

Classe: Asterico-Pergulariетеа tomentosi.

Complexe Sindo-angolan (Holarctis et Paletotropis).			
Omni-Sahara.			
Pergularia tomentosa L.	8	III +	18.2 +
Colocynthis vulgaris (L.) Schrader	13	III +	197.7
Crotalaria saharae Cosson	2	I +	81.8
Heliotropium bacciferum Forskal	12	III +	27.3
Linaria aegyptiaca (L.) Dum.-Courset	4	II +	9.1
Farsetia occidentalis B. L. Burtt	1	I +	2.3
Trichodesma africanum (L.) Lehm.	5	II +	11.4
Asphodelus tenuifolius Cav.	2	I +	4.5

LES REGS (Les steppes désertiques à ...)

Alliance: Aervo-Fagonion.

Complexe Méditerranéo Saharo-sindien (Holarctis).			
Sahara central et Sahara septentrional.			
Salsola foetida Delile ex Sprengel	4	II +	9.1
Randonia africana Cosson	2	I +	25.0
Nucularia perrini Batt.	16	IV 2	1134.1
Cornulaca monacantha Delile	3	I +	27.3
Monsonia heliotropioides (Cav.) Boiss.	1	I +	2.3
Monsonia heliotropioides (Cav.) Boiss. subsp. nivea (Decne) Sauvage & Guine	2	I +	4.5
Neurada procumbens L.	7	II +	15.9
Atractylis babilii Hochreutiner	1	I +	2.3

Complexe Sindo-angolan (Holarctis et Paletotropis).			
Omni-Sahara.			
Fagonia olivieri Boiss.	9	III 1	545.5
Stipagrostis plumosa (L.) Munro ex T. Anders.	2	I +	25.0
Stipagrostis plumosa (L.) Munro ex T. Anders. subsp. lanuginosa (Trabut) Maire	5	II +	256.8
Schouwia purpurea (Forsk.) Schweinf.	4	II +	177.3
Schouwia purpurea (Forsk.) Schweinf. subsp. schimperii (Jaub. & Spach) Muschl	2	I +	81.8
Hyoscyamus muticus L. subsp. falezi (Cosson) Maire	2	I +	4.5
Transition Sahara-Sahélienne.			
Aerva javanica (Burm. fil.) Juss. ex Schultes	1	I +	2.3
Farsetia stylosa R. Brown subsp. garrantum Maire	3	I +	27.3
Farsetia stylosa R. Brown	5	II +	11.4
Tribulus terrester L.	4	II +	9.1
Tribulus ochroleucus Maire	2	I +	4.5
Zygophyllum simplex L.	2	I +	4.5
Convolvulus microphyllus Sieber	2	I +	4.5
Astragalus vogelii (Webb) Hutch.	4	II +	9.1

LES QUEDS.

GROUPE de l'Acacia-Panicum turgidum.

Alliance: Acacio-Panicion.

Sahara central et Sahara septentrional.			
Pulicaria crispa (Forsk.) Benth & Hooker	2	I +	4.5
Farsetia aegyptiaca Turra	1	I +	2.3
Paoralea plicata Delile	3	I +	6.8
Astragalus pseudo trigonus Batt. & Trabut	2	I +	81.8
Lasiurus hirsutus (Forsk.) Boiss.	3	I +	6.8
Cleome arabica L.	4	II +	9.1
Aristida adscensionis L.	2	I +	4.5
Pulicaria undulata (L.) DC.	1	I +	2.3
Panocratium trianthum Herbich	1	I +	170.5
Complexe Sindo-angolan (Holarctis et Paletotropis).			
Omni-Sahara.			
Acacia tortilis (Forsk.) Hayne subsp. raddiana (Savi) Brenan	22	V 1	825.0 + + 1
Acacia ehrenbergiana Hayne	1	I +	22.7
Panicum turgidum Forskal	13	III 2	1018.2 +

Transition Saharo-Sahélienne.							
<i>Maerua crassifolia</i> Forskal	8 III + 234.1	1	+ 2	1	+ 2 1	+	
<i>Stipagrostis ciliata</i> (Desf.) De Winter	1 I + 2.3						
<i>Balanites aegyptiaca</i> (L.) Delile	1 I + 2.3		+				
<i>Cassia italica</i> (Miller) Lam. ex F.W.Andrews	2 I + 172.7		+ 3				
<i>Chrosophora brocchiana</i> (Vis.) Schweinf.	2 I + 4.5						
<i>Attractylis aristata</i> Batt.	4 II + 9.1		+				
<i>Euphorbia granulata</i> Forskal	7 II + 15.9		+				
<i>Lavandula coronopifolia</i> Poiret	2 I + 4.5		+				
<i>Eragrostis barrelieri</i> Davaeu	1 I + 2.3						
Acacio-Panicion (Groupe Mauritanien)							
<i>Plantago akkensis</i> (Cosson) Murb. subsp. <i>ounifensis</i> (Batt.) Maire	1 I + 2.3						
<i>Gaillonia reboudiana</i> Cosson & Durieu	1 I + 2.3		+				
<i>Caylusea hexagyna</i> (Forsk.) Maire	2 I + 4.5		+				
<i>Capparis decidua</i> (Forsk.) Edgew.	4 II + 86.4		+				
<i>Fagonia latifolia</i> Delile	6 II + 90.9		2 +				
<i>Sclerocephalus arabicus</i> Boiss.	1 I + 2.3						
<i>Caylusea hexagyna</i> (Forsk.) Maire	2 I + 4.5		+				
<i>Aizoon canariensis</i> L.	3 I + 6.8		+				
<i>Ephedra altissima</i> Desf.	2 I + 4.5		+				
<i>Lycium intricatum</i> Boiss.	1 I + 170.5		3				
<i>Beta patellaris</i> Moq.	1 I + 22.7		1				
<i>Launaea resedifolia</i> O.Kuntze	1 I + 2.3						
<i>Tricholeena teneriffae</i> (L. fil.) Link	1 I + 2.3		+				
<i>Barleria schmittii</i> Benoist	1 I + 2.3		+				
LES STEPPES ARBOREES SAHELIENNES ET SAHELO-SOUDANIENNES.							
Classe: Boerhavia-Tephrosiacea purpureae.							
Complexe Sahélo-Soudanien.							
<i>Boerhavia repens</i> L.	5 II + 11.4		+				
<i>Boerhavia coccinea</i> L. subsp. <i>viscosa</i> (Lag. & Rodr.) R.M., Mosc.	1 I + 22.7		1				
<i>Enneapogon desvauxii</i> Beauv.	2 I + 4.5						
<i>Corchorus depressus</i> (L.) Stocks	2 I + 4.5						
LES STEPPES ARBOREES SAHELIENNES.							
GROUPE de l'Acacia-Aristida pl.sp.							
Alliance: Acacio-Aristidion mutabilae.							
Complexe Saharo-Sahélien.							
<i>Aristida mutabilis</i> Trin. & Rupr.	6 II + 13.6		+				
<i>Tragus racemosus</i> (L.) All.	1 I + 2.3						
<i>Dichanthium foveolatum</i> (Del.) Roberty	5 II + 11.4		+				
Complexe Sahélien.							
<i>Combretum aculeatum</i> Vent.	1 I + 2.3						
<i>Andrachne telephioides</i> L.	2 I + 4.5						
<i>Polygala erioptera</i> DC.	1 I + 2.3		+				
<i>Triraphis pumilio</i> R. Br.	1 I + 2.3						
<i>Polycarpon prostratum</i> (Forsk.) Ascherson & Schweinf.	1 I + 2.3		+				
LES GROUPEMENTS EDAPHIQUES.							
LES ERGS.							
Complexe Sindo-angolan (Holarctis et Palearctis).							
Omni-Sahara.							
<i>Morettia canescens</i> Boiss.	2 I + 4.5		+				
<i>Stipagrostis pungens</i> (Desf.) De Winter	3 I + 125.0	2 1 1					
Sahara central et Sahara méridional.							
<i>Athenatherum forskalii</i> (Vahl) Nevski	7 II + 113.6		+				
<i>Forskaelia tenacissima</i> L.	3 I + 27.3		1				
<i>Stipagrostis acutiflora</i> (Trin. & Rupr.) De Winter	5 II + 256.8	3 +					
<i>Cyperus conglomeratus</i> Rothb.	1 I + 2.3						
Sahara occidental (Mauritanie)							
<i>Fagonia longispina</i> Batt.	3 I + 6.8						
LES GYPSES (gypso-salé, fech-fech).							
Complexe Sindo-angolan (Holarctis et Palearctis).							
Omni-Sahara.							
<i>Tamarix balansae</i> Gay	1 I + 2.3		+				
<i>Tamarix</i> sp.	1 I + 170.5		3				
Complexe Méditerranéo-Saharo-sindien (Holarctis).							
Sahara central et Sahara méridional.							
<i>Zygophyllum waterlotii</i> Maire	2 I + 45.5		1	1			
Sahara occidental (Mauritanie)							
<i>Suaeda fruticosa</i> Forskal ex J.-F. Gmelin	1 I + 2.3		+				
LES FORMATIONS ANTHROPIQUES.							
Les formations des cultures et des stades post-cultureux.							
Association à <i>Gisekia pharnaceoides</i> et <i>Dactyloctenium aegyptiacum</i> .							
<i>Glinus lotoides</i> L.	1 I + 2.3						
<i>Mollugo cerviana</i> (L.) Ser.	1 I + 2.3		+				
LES ELEMENTS BIOGEOGRAPHIQUES.							
MEDITERRANEENNE.							
<i>Asparagus altissimus</i> Munby	1 I + 2.3						
SAHARO-SINDIENNE.							
Saharo-sindienne méditerranéenne.							
<i>Astragalus eremophilus</i> Boiss.	1 I + 2.3						

Tableau 3(2) - Acacio-Panicion du Sahara occidental à Aervo-Fagonion.

LES OUEDS.

GROUPE de l'Acacia-Panicum turgidum.
Alliance: Acacio-Panicion.

Sahara central et Sahara septentrional.									
Farsetia aegyptiaca Turra	3	II	+	9.4			++	+	
Psoralea plicata Delile	3	II	+	240.6	3			+	+
Astragalus pseudo trigonus Batt. & Trabut	1	I	+	234.4	3				
Lasiurus hirsutus (Forsk.) Boiss.	4	II	+	225.0				+	2
Cleome arabica L.	2	I	+	6.3				+	
Aristida caerulescens Desf.	4	II	+	175.0				+	2 1 1
Pancretrium trianthum Herbich	3	II	+	9.4			+	++	
Atractylis delicatula Batt. & Chevall.	1	I	+	3.1					+
Complexe Sindo-angolan (Holarctis et Paletropis).									
Omni-Sahara.									
Acacia tortilis (Forsk.) Hayne subsp. raddiana (Savi) Brenan	16	V	2	1387.5	3 2 + 1 3 + + 1			2 2 2	+ 1 1 3 2
Acacia ehrenbergiana Hayne	7	III	+	184.4	+ 1			1	++ 2
Panicum turgidum Forskal	11	IV	2	1181.3	+ 1 3 3 +			2 2 2	2 3 +
Cymbopogon schoenanthus (L.) Sprengel	1	I	+	3.1					+
Transition Saharo-Sahélienne.									
Ziziphus lotus L. subsp. saharae Maire	2	I	+	112.5					+ 2
Maerua crassifolia Forskal	7	III	+	212.5	1 2				++ + 1 + 1
Balanites aegyptiaca (L.) Delile	1	I	+	3.1					+
Chrosophora brocchiana (Vis.) Schweinf.	1	I	+	3.1					+
Atractylis aristata Batt.	2	I	+	6.3					+
Euphorbia granulata Forskal	3	II	+	9.4					++
Cassia siamea Lam.	1	I	+	3.1					+
Acacio-Panicion (Groupe Mauritanien)									
Plantago akenensis (Cosson) Murb. subsp. oumifensis (Batt.) Maire	3	II	+	115.6					
Gaillonia reboudiana Cosson & Durieu	4	II	+	68.8					
Capparis decidua (Forsk.) Edgew.	5	II	1	506.3					
Fagonia latifolia Delile	4	II	+	118.8					
Sclerocephalus arabicus Boiss.	1	I	+	3.1					
Aizoon canariensis L.	1	I	+	31.3					
Ephedra altissima Desf.	2	I	+	237.5					
Lycium intricatum Boiss.	1	I	+	109.4					
Beta patellaris Moq.	1	I	+	3.1					
Launaea resedifolia O.Kuntze	2	I	+	34.4					
Lavandula coronopifolia Poiret	2	I	+	237.5					
Barleria schmittii Benoit	2	I	+	237.5					
LES STEPPES ARBOREES SAHELIENNES ET SAHELO-SOUDANIENNES.									
Classe: Boerhavia-Tephrosietea purpureae.									
Complexe Sahélo-Soudanien.									
Boerhavia repens L.	2	I	+	6.3					+
Boerhavia coccinea L. subsp. viscosa (Lag. & Rodr.) R.M., Mosc.	1	I	+	109.4					2
Enneapogon desvauxii Beauv.	3	II	+	9.4					++
Tephrosia quartiniiana Cupodontis	1	I	+	3.1					+
LES STEPPES ARBOREES SAHELIENNES.									
GROUPE de l'Acacia-Aristida pl.sp.									
Alliance: Acacio-Aristidion mutabilae.									
Complexe Saharo-Sahélien.									
Aristida mutabilis Trin. & Rupr.	6	III	+	153.1					++ + 1 2 +
Boscia senegalensis (Pers.) Lam. ex Poiret	1	I	+	3.1					+
Dichanthium foveolatum (Del.) Roberty	1	I	+	3.1					+
Complexe Sahélien.									
Tribulus longipetalus Viv. subsp. alatus (Delile) Ozenda & Quesel	1	I	+	3.1					+
Polygala erioptera DC.	1	I	+	3.1					+
Triraphis pumilio R.Br.	2	I	+	6.3					++
LES GROUPEMENTS EDAPHIQUES.									
LES ERGS.									
Complexe Méditerranéo Saharo-sindien (Holarctis).									
Sahara septentrional.									
Moltkiopsis ciliata (Forsk.) Johnst.	1	I	+	3.1					+
Calligonum comosum L'Her.	1	I	+	3.1					+
Fagonia microphylla Pomel var. fruticans (Cosson) Maire	2	I	+	6.3					++
Complexe Sindo-angolan (Holarctis et Paletropis).									
Omni-Sahara.									
Morettia canescens Boiss.	3	II	+	9.4					++
Stipegrostis pungens (Desf.) De Winter	3	II	1	453.1	1 4 1				+
Sahara central et Sahara méridional.									
Asthenatherum forskalii (Vahl) Nevski	9	III	+	84.4	1 + + +				+ 1 ++ +
Forskalea tenacissima L.	1	I	+	109.4					2
Stipegrostis acutiflora (Trin. & Rupr.) De Winter	4	II	+	146.9	++ 1 2				
Sahara occidental (Mauritanie)									
Fagonia longispina Batt.	1	I	+	3.1					+
LES GYPSES (gypso-salé, fech-fech).									
Complexe Sindo-angolan (Holarctis et Paletropis).									
Omni-Sahara.									
Tamarix amplexicaulis Ehrenb.	1	I	+	3.1					+
Complexe Méditerranéo Saharo-sindien (Holarctis).									
Sahara central et Sahara méridional.									
Salsola sieberi C. Presl	1	I	+	3.1					+
Zygophyllum waterlotii Maire	1	I	+	234.4	3				

Tableau 4(2) - Acacio-Panicion du Sahara occidental & Aervo-Fegonion appauvri..

	Fre que nce	Pre ce	A m	Reco uvre ment	8 8 8 8 8 8 8 8 8 6 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 0 1 1 9 9 3 5 0 0 0 0 1 5 3 5 9 2	8 8 8 8 8 8 6 8 8 8 8 6 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 0 1 1 0 0 0 6 1 1 2 2 5 6 0 0 0 0 0 0 3 4 7 1 2 2 9	8 8 8 8 8 8 8 8 8 8 8 8 6 6 6 6 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 0 1 1 0 0 0 0 2 8 9 1 5 6 6 6 7 0 0 0 0 1 0 0 1 0 3 1 4 2 5 1 2 0 1	8 8 8 8 8 8 8 8 8 8 8 6 6 6 6 6 6 8 6 6 6 6 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 0 0 1 1 1 1 0 0 0 0 0 3 0 3 3 1 0 0 8 2 3 5 5 6 1 8 1 1 9 5 5 0 0 1 1 1 1 0 0 0 0 0 0 0 6 9 1 0 4 1 4 3 2 3 2 5 6
LES GROUPEMENTS CLIMATIQUES								
GROUPE de la Bordure Saharienne.								
Ordre: Helianthemata lipiis.								
Complexe Méditerranéo-Saharo-sindien (Holarctis). Sahara septentrional.								
Salvia aegyptiaca L.	3	I	+	4.4				++
Paronychia arabica (L.) DC.	2	I	+	2.9				+ +
Medicago laciniata (L.) Miller	1	I	+	1.5				+ +
Complexe Sindo-angolan (Holarctis et Paletropis). Omni-Sahara.								
Hippocrepis multisiiliquosa L.	2	I	+	2.9				+
Sahara central et Sahara septentrional.								
Euphorbia calyptrata Cosson & Durieu	8	II	+	25.0				+ 1 + + + + +
Alliance: Arthrophyton scopariae.								
Complexe Méditerranéo-Saharo-sindien (Holarctis). Sahara septentrional.								
Androcymbium gramineum (Cav.) Macbride	3	I	+	17.6	1			+ +
Ordre: Gynocarpo-Atractyletalia serratuloides.								
Complexe Méditerranéo-Saharo-sindien (Holarctis). Sahara septentrional.								
Fagonia glutinosa Delile	22	XIII	+	276.5	+	+	+	++ 3 + + + + 1 3 +
Asphodelus refractus Boiss.	1	I	+	1.5				
Echium trygorrhizum Pomel	2	I	+	2.9				+ +
Launaea nudicaulis (L.) Hooker fil.	1	I	+	1.5				+ +
Plantago ciliata Desf.	1	I	+	1.5				+ +
Alliance: Antirrhino-Pituranthion scopariae.								
Sahara central et Sahara septentrional.								
Ziziphus lotus L.	1	I	+	1.5				
Rhus tripartita (Ucria) Grande	2	I	+	52.9				2
Seetzenia africana R.Br.	12	XIII	+	94.1				+ + + + + 2 + + 1
Astragalus sinaiticus Boiss.	3	I	+	4.4				+ +
Alliance: Anvilleo - Zillion macropterae.								
Sahara central et Sahara septentrional.								
Centaurea pungens Pomel	2	I	+	2.9				+ +
Launaea arborescens (Batt.) Maire	1	I	+	51.5				2
LES REGS ET OUEDES OMNI-SAHARIENS								
Classe: Asterico-Pergularietea tomentosi.								
Complexe Sindo-angolan (Holarctis et Paletropis).								
Pergularia tomentosa L.	15	XIII	+	148.5				2 1 1 + + +
Colocynthis vulgaris (L.) Schrader	13	XIII	+	19.1				+ + + + + + +
Crotalaria saharae Cosson	3	I	+	4.4				+ +
Heliotropium becciferum Forskal	26	IV	+	223.5	3	1		+ 1 + 2 + + + + + + +
Linaria aegyptiaca (L.) Dum.-Courset	5	I	+	7.4				+ +
Anastatica hierochuntica L.	6	II	+	22.1				+ 1 +
Farsetia occidentalis B.L. Burt	9	II	+	39.7				+ + + + + 1 + +
Trichodesma africanum (L.) Lehm.	4	I	+	5.9				+ + + + +
Asphodelus tenuifolius Cav.	4	I	+	5.9				+ + + + +
LES REGS (Les steppes désertiques à...)								
Alliance: Aervo-Fagonion.								
Complexe Méditerranéo-Saharo-sindien (Holarctis). Sahara central et Sahara septentrional.								
Monsonia heliotropioides (Cav.) Boiss.	3	I	+	17.6				1 1 + +
Monsonia heliotropioides (Cav.) Boiss. subsp. nivea (Decne.) Sauvage & Guine	5	I	+	129.4	+	3		1 + + + + +
Neurada procumbens L.	12	XIII	+	17.6	+			+ + + + + + + + +
Complexe Sindo-angolan (Holarctis et Paletropis). Omni-Sahara.								
Fagonia olivieri Boiss.	11	II	1	392.6	3			+ + + 3 3 2 + + + +
Stipagrostis plumosa (L.) Munro ex T. Anders.	1	I	+	1.5				
Stipagrostis plumosa (L.) Munro ex T. Anders. subsp. lanuginosa (Trabut) Maire	18	XIII	1	579.4	3	2		1 2 3 + 1 + 3 2 + + + + 2 + + + + +
Schouwia purpurea (Forsk.) Schweinf.	8	II	+	11.8				+ + + + + + + + + + +
Hyoscyamus muticus L. subsp. falezlez (Cosson) Maire	2	I	+	16.2	1			+ + + + +
Transition Sahara-Sahélienne.								
Aerva javanica (Burm. fil.) Jus. ex Schultes	1	I	+	1.5				
Farsetia stylosa R. Brown subsp. geramantum Maire	4	I	+	19.1				+ 1 +
Farsetia stylosa R. Brown	8	II	+	11.8				+ + + + + + + + + + +
Tribulus terrester L.	2	I	+	2.9				+ + + + +
Tribulus ochroleucus Maire	2	I	+	2.9				+ + + + +
Lineum indicum Stokes ex T. Anders	1	I	+	1.5				
Fagonia arabica L.	2	I	+	2.9				+ + + + +
Zygophyllum simplex L.	1	I	+	1.5				+ + + + +
Convolvulus microphyllus Sieber	3	I	+	4.4				+ + + + +
Astragalus vogelii (Webb) Hutch.	1	I	+	1.5				+ + + + +
LES OUEDES.								
GROUPE de l'Acacia-Panicum-turgidum. Alliance: Acacio-Panicion.								
Sahara central et Sahara septentrional.								
Farsetia aegyptiaca Turra	3	I	+	4.4				+ +
Paoralea plicata Delile	4	I	+	223.5				+ + + + +
Astragalus pseudo-trigonus Batt. & Trabut	1	I	+	110.3				
Lasiurus hirsutus (Forsk.) Boiss.	7	II	+	123.5				1 + 2 + 2
Cleome arabica L.	4	I	+	5.9				+ + + + +
Aristida caerulea Desf.	5	I	+	83.8				+ + + + + 2 1 1
Pancretium trianthemum Herbich	6	II	+	8.8				+ + + + +
Atractylis delicatula Batt. & Chevall.	1	I	+	1.5				+ + + + +
Complexe Sindo-angolan (Holarctis et Paletropis). Omni-Sahara.								
Acacia tortilis (Forsk.) Hayne subsp. raddiana (Savi) Brenan	16	XIII	1	652.9				3 2 + 1 3 + + 1 2 2 2 + 1 1 3 2
Acacia ehrenbergiana Hayne	7	II	+	86.8				+ 1 + + + + +
Panicum turgidum Forskal	21	XIII	1	760.3				2 1 1 + + 2 + + 1 3 3 + + 1 2 2 2 2 2 3 +
Cyathopogon schoenanthus (L.) Sprengel	2	I	+	2.9				+ + + + +

Tableau 5(1) -

LES STEPPES ARBOREES SAHELIENNES ET SAHELO-SOUDANIENNES.										
Classe: Boerhavia-Tephrosiëtea purpureae.										
Complexe Sahélo-Soudanien.										
Boerhavia repens L.	2	I	+	2.4					+	+
Enneapogon desvauxii Beauv.	1	I	+	11.9					1	
LES STEPPES ARBOREES SAHELIENNES.										
GROUPE de l'Acacia-Aristida pl.sp.										
Alliance: Acacio-Aristidion mutabilae.										
Complexe Saharo-Sahélien.										
Aristida mutabilis Trin. & Rupr.	2	I	+	23.8					1	1
Dichanthium foveolatum (Del.) Roberty	1	I	+	1.2					+	
Indigofera sessiliflora DC.	1	I	+	1.2					+	
Complexe Sahélien.										
Tribulus longipetalus Viv. subsp. alatus (Delile) Ozenda & Quezel	1	I	+	1.2						+
LES GROUPEMENTS EDAPHIQUES.										
LES ERGS.										
Complexe Méditerranéo Saharo-sindien (Holarctis).										
Sahara septentrional.										
Calligonum comosum L'Her.	2	I	+	2.4						+
Complexe Sindo-angolan (Holarctis et Paleotropis).										
Omni-Sahara.										
Morettia canescens Boiss.	2	I	+	2.4						+
Stipagrostis pungens (Desf.) De Winter	10	II	1	507.1	3				+	+
Aethenatherum forskalii (Vahl) Nevski	7	II	+	140.5	2	2			+	+
Forakalea tenacissima L.	2	I	+	2.4						
Stipagrostis acutiflora (Trin. & Rupr.) De Winter	17	III	+	229.8					+	+
Sahara occidental (Mauritanie)										
Fagonia longispina Batt.	1	I	+	1.2						+
LES GYPSES (gypso-salé, fech-fech).										
Complexe Sindo-angolan (Holarctis et Paleotropis).										
Omni-Sahara.										
Tamarix balansae Gay	1	I	+	89.3						3
Complexe Méditerranéo Saharo-sindien (Holarctis).										
Sahara central et Sahara méridional.										
Traganum nudatum Delile	4	I	+	56.0					1	
Salsola sieberii C. Presl	3	I	+	3.6						2
Suaeda monodiana Maire	3	I	+	132.1						+
Zygophyllum waterlotii Maire	13	II	+	206.0					+	+
Sahara occidental (Mauritanie)										
Suaeda fruticosa Forskal ex J.-F. Gmelin	1	I	+	41.7						2
Frankenia pulverulenta L.	1	I	+	1.2						
LES ESPECES DES MILIEUX HUMIDES SAHELO-SOUDANIENS.										
LES FORMATIONS ANTHROPIQUES.										
Les formations des cultures et des stades post-cultureaux.										
Association à Gisekia pharmaceoides et Dactyloctenium aegyptiacum.										
Mollugo cerviana (L.) Ser.	1	I	+	1.2						
LES ELEMENTS BIOGEOGRAPHIQUES.										
MEDITERRANEENNE.										
Méditerranéenne à irradiation Saharo-sindienne.										
Aeluropus littoralis (Gouan) Parl.	1	I	+	11.9						1

Tableau 7(2) - Groupement aphanérophytique de l'érenique saharien du Sahara occidental à Asterisco-Pergulariëtea.

				8 8 8 8 8 8 8	8 8 8 8 8 8 8 8 8 8
				8 6 6 6 6 6 6	8 8 8 8 6 8 8 6 6 8
				1 1 1 1 1 1 1	1 1 1 1 1 1 1 1 1 1
				1 1 1 1 1 1 1	1 1 1 1 1 1 1 1 1 1
				1 1 1 1 1 1 1	1 1 1 1 1 1 1 1 1 1
				1 0 0 0 0 0 0	1 1 1 1 0 1 1 0 0 1
Fre	Pre	A	Reco	5 2 2 3 3 3 3	3 5 5 4 7 7 5 3 3 4
que	sen	d	uvre	0 1 0 0 1 0 1	0 0 0 0 0 0 0 1 1
nce	ce	m	ment	2 0 2 2 2 3 6	6 1 3 7 4 1 8 8 3 2

LES GROUPEMENTS CLIMATIQUES

GROUPE de la Bordure Saharienne.

Ordre: Helianthemalia lippiis.

Complexe Méditerranéo Saharo-sindien (Holarctis).
Sahara septentrional.
Salvia aegyptiaca L.
Paronychia arabica (L.) DC.
Medicago laciniata (L.) Miller

4	II	+	11.8	+	+	+	+
6	III	+	17.6	+	+	+	+
1	I	+	2.9				

Complexe Sindo-angolan (Holarctis et Paleotropis).
Omni-Sahara.
Hippocrepis multisiliquosa L.
Sahara central et Sahara septentrional.
Euphorbia calyptrata Cosson & Durieu

4	II	+	11.8	+	+	+	+
4	II	+	11.8				

Alliance: Arthrophytion scopariae.

Complexe Méditerranéo Saharo-sindien (Holarctis).
Sahara septentrional.
Androcymbium gramineum (Cav.) Macbride

2	I	+	5.9	+	+		
---	---	---	-----	---	---	--	--

Ordre: Gymnocarpo-Atractyletalia serratuloides.

Complexe Méditerranéo Saharo-sindien (Holarctis).
Sahara septentrional.
Fagonia glutinosa Delile
Asphodelus refractus Boiss.
Echium trygorrhizum Pomel
Launaea nudicaulis (L.) Hooker fil.

9	III	+	126.5	+	+	+	+	2	+	+
2	I	+	5.9							
2	I	+	5.9							
2	I	+	32.4							

Alliance: Antirrhino-Pituranthion scopariae.

Sahara central et Sahara septentrional.
Reseda villosa Cosson
Brocchia cinerea (Delile) Vis.
Seetzenia africana R.Br.
Astragalus sinaicus Boiss.

1	I	+	29.4					1		
2	I	+	5.9	+						
9	III	+	26.5					+	+	+
2	I	+	5.9							

Alliance: Anvilleo - Zillion macropterae.

Sahara central et Sahara septentrional.
Anvillea radiata Cosson & Durieu
Centaurea pungens Pomel

2	I	+	5.9					+	+
2	I	+	5.9						

LES REGS ET OUEDES OMNI-SAHARIENS

Classe: Asterico-Pergulariotea tomentosi.

Complexe Sindo-angolan (Holarctis et Paleotropis).
Asteriscus graveolens (Forsk.) DC.
Pergularia tomentosa L.
Colocynthis vulgaris (L.) Schrader
Crotalaria saharae Cosson
Heliotropium bacciferum Forskal
Linaria aegyptiaca (L.) Dum.-Coursat
Anastatica hierochuntica L.
Trichodesma africanum (L.) Lehm.
Asphodelus tenuifolius Cav.

17	V	I	717.6	+	1	+	1	3	3	+	+	1	+	1	+	1	+	1	+	1
9	III	+	26.5																	
9	III	+	52.9																	
4	II	+	11.8																	
11	III	+	58.8																	
8	III	+	23.5																	
3	II	+	8.8																	
1	I	+	2.9																	
3	II	+	8.8																	

LES REGS (Les steppes désertiques à ...)

Alliance: Aervo-Fagonion.

Complexe Méditerranéo Saharo-sindien (Holarctis).
Sahara central et Sahara septentrional.
Salsola foetida Delile ex Sprengel
Randonia africana Cosson
Nucularia perrini Batt.
Monsonia heliotropioides (Cav.) Boiss.
Monsonia heliotropioides (Cav.) Boiss. subsp. nivea (Decne) Sauvage & Guine
Neurada procumbens L.
Atractylis babbili Hochreutneuer

4	II	+	164.7																	
1	I	+	2.9																	
10	III	+	300.0																	
1	I	+	2.9																	
5	II	+	14.7																	
4	II	+	11.8																	
1	I	+	2.9																	

Complexe Sindo-angolan (Holarctis et Paleotropis).

Omni-Sahara.
Fagonia olivieri Boiss.
Fagonia cretica L.
Stipsagrostis plumosa (L.) Munro ex T. Anders.
Stipsagrostis plumosa (L.) Munro ex T. Anders. subsp. lanuginosa (Trabut) Maire
Schouwia purpurea (Forsk.) Schweinf.
Schouwia purpurea (Forsk.) Schweinf. subsp. schimperii (Jaub. & Spach) Muschl
Transition Saharo-Sahélienne.
Farsesia stylosa R. Brown subsp. garamantum Maire
Farsesia stylosa R. Brown
Tribulus terrester L.
Astragalus vogelii (Webb) Hutch.
Lotus glinoides Delile

8	III	+	102.9	1																
1	I	+	2.9																	
1	I	+	2.9																	
14	IV	2	1338.2	4	2	1	3	+												
7	III	+	238.2																	
1	I	+	2.9																	
1	I	+	29.4																	
3	II	+	8.8																	
1	I	+	2.9																	
4	II	+	11.8																	
1	I	+	2.9																	

Tableau 8(1) -

LES OUEDES.									
GROUPE de l'Acacia-Panicum turgidum.									
Alliance: Acacio-Panicion.									
Sahara central et Sahara septentrional.									
Pulicaria crispa (Forsk.) Benth. & Hooker	1	I	+	2.9					+
Psoralea plicata Delile	3	II	1	444.1	3				+
Lasiurus hirsutus (Forsk.) Boiss.	3	II	+	35.3	+ 1				+
Cleome arabica L.	4	II	+	11.8					+
Aristida adscensionis L.	2	I	+	223.5				3	+
Aristida caerulescens Desf.	1	I	+	2.9					+
Pancreaticum trianthem Herbich	4	II	+	11.8					+
Complexe Sindo-angolan (Holarctis et Palearctis).									
Omni-Sahara.									
Panicum turgidum Forsk.	6	III	1	341.2	1 3	1			1 + 1
Transition Saharo-Sahélienne.									
Maerua crassifolia Forsk.	6	III	+	17.6	+++	+			+
Atractylis aristata Batt.	6	III	+	117.6	+	+			++ + 2
Euphorbia granulata Forsk.	7	III	+	20.6	+++	+			+
Acacio-Panicion (Groupe Mauritanien).									
Plantago akkensis (Cosson) Murb. subsp. oumifensis (Batt.) Maire	1	I	+	2.9					+
Gallonia reboudiana Cosson & Durieu	1	I	+	2.9					+
Cayusea hexagyna (Forsk.) Maire	4	II	+	11.8				+	++
Capparis decidua (Forsk.) Edgew.	1	I	+	29.4		1			+
Fagonia latifolia Delile	1	I	+	2.9					+
Sclerocephalus arabicus Boiss.	5	II	+	14.7	+	+	+	+	+
Reseda sp.	1	I	+	2.9					+
Ephedra altissima Desf.	1	I	+	2.9					+
Launaea resedifolia C.Kuntze	2	I	+	5.9					++
LES STEPPES ARBOREES SAHELIENNES.									
GROUPE de l'Acacia-Aristida pl.sp.									
Alliance: Acacio-Aristidion mutabilae.									
Complexe Saharo-Sahélien.									
Aristida mutabilis Trin. & Rupr.	1	I	+	220.6					3
Aristida funiculata Trin. & Rupr.	1	I	+	220.6					3
Dichanthium foveolatum (Del.) Roberty	3	II	+	208.8	2	2			+
Tragus racemosus (L.) All.	1	I	+	2.9					+
Complexe Sahélien.									
Andrachne telephioïdes L.	4	II	+	11.8					++++
Glossonema boveanum (Decne) Decne	1	I	+	2.9					+
Polygala erioptera DC.	5	II	+	14.7					++++
Triraphis pumilio R.Br.	2	I	+	5.9					++
LES GROUPEMENTS EDAPHIQUES.									
LES ERGS.									
Complexe Sindo-angolan (Holarctis et Palearctis).									
Omni-Sahara.									
Asthenatherum forskalii (Vahl) Nevski	2	I	+	223.5					+
Forskalea tenacissima L.	1	I	+	2.9					+
Stipagrostis acutiflora (Trin. & Rupr.) De Winter	1	I	+	2.9					+
Cyperus conglomeratus Rottb.	1	I	+	2.9					+
LES GYPSES (gypso-salé, fèch-fèch).									
Complexe Méditerranéo Saharo-sindien (Holarctis).									
Sahara central et Sahara méridional.									
Salsola sieberi C.Presl	1	I	+	2.9					+
Zygophyllum waterlotii Maire	2	I	+	5.9					++
LES FORMATIONS ANTHROPIQUES.									
Les formations des cultures et des stades post-cultureux.									
Association à Gisekia pharnaceoides et Dactyloctenium aegyptiacum.									
Mollugo cerviana (L.) Ser.	3	II	+	8.8					++
LES ELEMENTS BIOGEOGRAPHIQUES.									
SAHARO-SINDIENNE.									
Saharo-Sindienne méditerranéenne.									
Astragalus eremophilus Boiss.	1	I	+	2.9					+

Tableau 8(2) - Groupement aphanérophytique du Sahara occidental à Asterisco-Pergulariætea appauvri.

	1	2	3	4	5	6	7	8
LES GROUPEMENTS CLIMATIQUES								
GROUPE DE LA BORDURE SAHARIENNE								
Ordre: Helianthemetalia lippis.								
Complexe Méditerranéo Saharo-sindien (Holarctis)								
Sahara septentrional								
Salvia aegyptiaca L.		III	I	I	I		I	II
Paronychia arabica (L.) DC.		III	I	I	I		I	III
Medicago lacinata (L.) Miller					I			I
Complexe Sindo-angolan (Holarctis et Paletotropis).								
Omni-Sahara.								
Anabasis articulata (Forsk.) Moq.	I						I	
Lotus joli Batt.		I	I					
Hippocrepis multisiliquosa L.		I	I		I			II
Hippocrepis multisiliquosa L. subsp. constricta (O.Kunze) Maire		I						
Sahara central et Sahara septentrional								
Euphorbia calyptrata Cosson & Durieu		III	I	II	II			II
Polycarpon repens (Forsk.) Monod		I	I					
Alliance: Arthrophyton scopariae.								
Complexe Méditerranéen Saharo-sindien (Holarctis)								
Sahara septentrional								
Androcymbium gramineum (Cav.) Macbride		I	I	I	I			I
Ordre: Gymnocarpo-Atractyletalia serratuloides.								
Complexe Méditerranéen Saharo-sindien (Holarctis)								
Sahara septentrional								
Fagonia glutinosa Delile		III	III	IV	III		II	III
Asphodelus refractus Boiss.				I	I			I
Echium trygorrhizum Pomel		II	I	I	I			I
Launaea nudicaulis (L.) Hokker fil.		II			I			I
Plantago ciliata Desf.					I			
Alliance: Antirrhino-Pituranthion scopariae								
Sahara central et Sahara septentrional								
Ziziphus lotus L.			I	I	I			
Rhus tripartita (Ucria) Grande			I	I	I			
Reseda villosa Cosson		I	I				I	I
Brocchia cinerea (Delile) Vis.		I					I	I
Seetzenia africana R.Br.		III	II	III	III		I	III
Astragalus sinaicus Boiss.		I	II	I	I			I
Alliance: Anvilleo-Zillion macropterae								
Sahara central et Sahara méridional								
Anvillea raddiata Cosson & Durieu	I	I						I
Centaurea pungens Pomel		II		I	I			I
Launaea arborescens (Batt.) Maire			I	I	I			
LES REGS ET OUEDES OMNI-SAHARIENS								
Classe: Asterisco-Pergulariotea tomentosi.								
Complexe Sindo-angolan (Holarctis et Paletotropis).								
Asteriscus graveolens (Forsk.) DC.	I	V				II		V
Pergularia tomentosa L.	II	III	III	III	III	I	II	III
Colocynthis vulgaris (L.) Schrader	I	IV	III	III	III	I	II	III
Crotalaria saharae Cosson	I	II	I	I	I	I	I	II
Heliotropium bacciferum Forskal	I	IV	III	IV	IV	I	II	III
Linaria aegyptiaca (L.) Dum.-Courset		III	II	I	I	I	II	III
Linaria aegyptiaca (L.) Dum.-Courset subsp. suffruticosa (Desf.) Maire	I							
Anastatica hierocuntica		II		II	II	I	I	II
Farsetia occidentalis B.L.Burt	II	II	I	III	II			I
Trichodesma africanum (L.) R.Br.	I	II	II	I	I	I	I	I
Asphodelus tenuifolius Dav.		II	I	I	I		I	II
LES REGS (Les steppes désertiques à ...)								
Alliance: Aero-Fagonion.								
Complexe Méditerranéo Saharo-sindien (Holarctis).								
Sahara central et Sahara septentrional.								
Salsola foetida Delile	III	I	II		III	III	II	
Randonia africana Cosson		I	I				II	I
Nucularia perrini Batt.	II	II	IV		II	IV	III	
Cornulaca monacantha Delile	III		I		II	II		
Artemisia judaica L. subsp. sahariensis Chevall.						I		
Monsonia heliotropioides (Cav.) Boiss.		I	I	II	I			I
Monsonia heliotropioides (Cav.) Boiss. nivea (Decne) Sauvage & Guinet		I	I	I	I	I	I	II
Neurada procumbens L.		II	II	III	III	I	I	II
Carduncellus eriocephalus Boiss.						I		
Atractylis babelii Hochreutiner		I	I					I
Complexe Sindo-angolan (Holarctis et Paletotropis).								
Omni-Sahara.								
Fagonia olivieri Boiss.	II	II	III	II	II	III	III	III
Fagonia cretica L.	II					II		I
Stipagrostis plumosa (L.) Munro ex T.Anders		I	I	I	I			I
Stipagrostis plumosa (L.) Munro ex T.Anders subsp. lanuginosa (Trabut) Maire	II	III	II	III	III	III	III	IV
Schouwia purpurea (Forsk.) Schweinf.		III	II	II	II			III
Schouwia purpurea (Forsk.) Schweinf. schimperii (Jaub. & Spach) Muschler		I	I			I	I	I
Hyoscyamus muticus L. subsp. faleziensis (Cosson) Maire	II		I	I	I	II	II	
Transition Saharo-Sahélienne.								
Aerva javanica (Burm. fil.) ex. Schultes	III	I	I		I	II		
Farsetia stylosa R. Brown subsp. garamantum Maire	I	I	I		I	I	II	I
Farsetia stylosa R. Brown		I	II	II	II		II	II
Tribulus terrester L.	I	II	II	I	I	I	I	I
Tribulus ochroleucus Maire		I	I	I	I			
Astragalus vogelii (Webb) Hutch.	I	I	II				I	II
Astragalus vogelii (Webb) Hutch. subsp. prolixus (Sieber) Maire						I		
Lineum indicum Stokes ex T.Anders		I						
Fagonia arabica L.								
Fagonia arabica L. var. vicidissima Maire								
Zygophyllum simplex L.								
Convolvulus microphyllus Sieber		I	I	I	I			
Lotus glinoides Delile		I						I

La vegetazione dei suoli argillosi pliocenici della Toscana meridionale.

3. Evoluzione dei pascoli nelle Crete senesi.*

A. BOSCAGLI**

RIASSUNTO - Sono stati esaminati pascoli costituiti in tre differenti modi: con la semina di Hedysarum coronarium L., con la semina di Medicago sativa L. e con l'inerbimento spontaneo. Nei primi due l'evoluzione iniziale è influenzata dal grado di persistenza della specie seminata, mentre negli altri consiste in una tipica colonizzazione post-culturale. C'è, comunque, un'evidente convergenza e un buon livello di somiglianza a partire dal quinto anno. Ovunque aumentano il numero e la copertura delle specie perenni a danno di quelle annuali, dominano le graminacee e le leguminose nella copertura e le forbs (1) nella flora.

SUMMARY - Vegetation on pliocene clay soils of the Southern Tuscany. 3. Evolution of the pastures in the Crete senesi area.

Pastures established by sown and spontaneous re-vegetation have been examined. Persistence degree of sown species (Hedysarum coronarium L. and Medicago sativa L.) affects the initial evolution while an old-field colonization occurs in the unsown pastures. However a convergent evolution occurs and there is also a significant similarity among pastures from the fifth year. Number and cover of perennial species increase to the detriment of annual ones; grasses and legumes dominate in cover, forbs in flora.

KEYWORDS: Pasture evolution, Hedysarum coronarium L., Medicago sativa L., clay soils, Central Italy.

INTRODUZIONE

Nella regione delle Crete senesi il pascolo è diventato un ecosistema assai diffuso per il successo che ivi ha avuto l'allevamento ovino. Di regola lo stato iniziale di questo ecosistema è assai artificiale, risultando dalla semina di qualche leguminosa (Hedysarum coronarium (2) soprattutto e Medicago sativa nelle condizioni più favorevoli). Non di rado, però, può essere costituito solo per inerbimento spontaneo dopo la raccolta di un cereale vernino (più di frequente Triticum aestivum). In entrambi i casi c'è un'evoluzione delle cenosi ed è presumibile che ci sia anche una qualche relazione tra questa e la condizione iniziale. E' noto, infatti, che la diversità di strategie biologiche e di attributi vitali delle specie, la diversa storia vegetazionale di ogni sito, la diversa presenza di propaguli accumulatisi nel tempo e la diversa composizione floristica iniziale sono determinanti per il ripristino e l'evoluzione della vegetazione dopo un drastico disturbo (in questo caso rappresentato dall'aratura per il rinnovo del pascolo o per la coltivazione

* Lavoro eseguito con il contributo del M.P.I. (60%).

** Dipartimento di Biologia Ambientale, Sez. Botanica, Via Mattioli 4, 53100 Siena, Italia.

(1) Termine anglosassone usato per indicare le specie erbacee ampiefogliate.

(2) La nomenclatura delle specie è in accordo con Tutin et al. (1964-1980).

del cereale) (EGLER, 1954; CONNELL e SLATYER, 1977; HARPER, 1977; GRIME, 1979; NOBLE e SLATYER, 1980).

Esaminare l'evoluzione dei pascoli delle Crete senesi e l'influenza della condizione iniziale è stato lo scopo di questa indagine.

DESCRIZIONE DELL'AREA

Le Crete senesi occupano buona parte del sud della provincia di Siena, dove si estendono per circa 750 Km² a partire dalla stessa città di Siena e fino ai piedi del Monte Amiata e del Monte Cetona e al confine con la regione Lazio (Fig. 1).

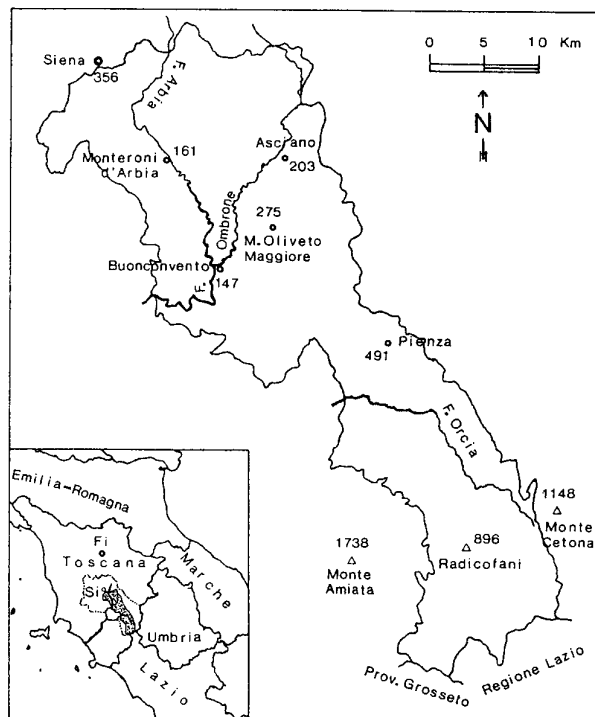


Fig. 1 - Area delle Crete senesi e sua collocazione geografica.

Dal punto di vista geomorfologico l'area è tipicamente collinare: con basse colline nella parte settentrionale e con quote maggiori in quella meridionale, in particolare attorno al cono vulcanico di Radicofani. I suoli sono di origine pliocenica e quasi sempre estremamente argillosi. La loro fertilità chimica potenziale è buona, ma le loro caratteristiche fisiche sono decisamente negative, soprattutto in relazione alla porosità e al contenuto idrico. Il periodo secco estivo è infatti molto pronunciato in quest'area.

Secondo l'elaborazione fatta da ARRIGONI (1973) dei dati di tre stazioni termopluviometriche poste lungo l'asse maggiore dell'area (Siena, Monte Oliveto Maggiore e Pienza), il clima è mesotemico e oscillante dal secco-subumido di Pienza (636 mm di precipitazioni) all'umido-subumido di Siena e Monte Oliveto Maggiore (867 e 763 mm di precipitazioni rispettivamente). Il regime pluviometrico delle tre stazioni è tipicamente submediterraneo o leggermente continentale, mentre

quello termico ha in gennaio il mese più freddo e in luglio quello più caldo. Non sono disponibili dati per la parte meridionale dell'area, ma è verosimile che le temperature siano un poco più basse e le precipitazioni più abbondanti in considerazione delle maggiori quote e della vicinanza ai rilievi montuosi del Monte Amiata e del Monte Cetona.

METODI

Sono stati esaminati pascoli moderatamente pascolati e costituiti in tre differenti modi: con la semina di sulla (H. coronarium), con la semina di medica (M. sativa) e con l'inerbimento spontaneo dopo la raccolta di T. aestivum. Per ciascuna di queste modalità sono stati esaminati pascoli di uno, due, tre, cinque, sette e nove anni. Di regola, infatti, i pascoli delle Crete non hanno vita più lunga di 9-10 anni poiché l'elevato compattamento del suolo ne pregiudica abbastanza presto le qualità.

Durante gli anni 1977-1978, 1981-1982 e 1986 sono stati effettuati dieci rilevamenti per ciascuna classe d'età e al momento della massima crescita primaverile. La superficie di ogni rilevamento è stata più ampia di quella minima (circa 50 m² contro 32 m²) e la distribuzione dei rilevamenti è stata uniforme lungo il gradiente esposizionale nord-sud in accordo con l'importanza di questi (BOSCAGLI et al., 1983). Il rilevamento della vegetazione e la conversione dei valori d'abbondanza in quelli di copertura percentuale sono stati effettuati secondo BRAUN-BLANQUET (1964). Per ogni specie la copertura è stata espressa come media dei dieci rilevamenti.

I tre tipi di pascoli sono stati studiati sia singolarmente sia comparativamente mediante i seguenti parametri:

- Copertura delle specie seminate;
- Ricchezza floristica espressa come numero medio di specie nei dieci rilevamenti di ogni età;
- Somiglianza floristica secondo l'indice di Sørensen:

$$IS = (2c/(a+b)) \times 100$$

dove a è il numero di specie dell'anno o della condizione x_i, b è il numero di specie dell'anno o della condizione x_j e c è il numero di specie in comune tra i due anni o le due condizioni;

- Somiglianza della copertura secondo l'indice di Dahl e Hadač:

$$SP = \frac{2 \sum \min(x_i, y_i)}{\sum (x_i + y_i)} \times 100$$

dove x_i e y_i sono le coperture della i-esima specie nell'anno o nella condizione x e nell'anno o nella condizione y rispettivamente e min(x_i, y_i) è la minore delle due coperture;

- Distribuzione delle specie spontanee più abbondanti, cioè con copertura media non inferiore al 10% in almeno una classe d'età;
- Contributo alla flora e alla copertura delle differenti forme di crescita limitatamente alle specie spontanee.

RISULTATI

Copertura delle specie seminate (Fig. 2a)

Entrambi le specie seminate hanno un rapido declino, ma la medica è chiaramente quella

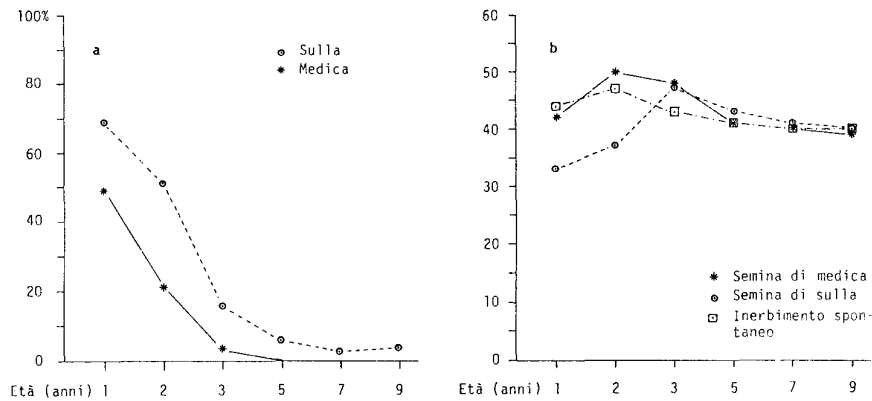


Fig. 2 - a) Copertura delle specie seminate;
b) Numero medio di specie per rilevamento in pascoli costituiti con le tre modalità.

meno persistente: la sua copertura è solo del 22% già al secondo anno e diventa esigua o del tutto inapprezzabile nei successivi 1-2 anni. La sulla, invece, conserva una presenza apprezzabile anche alle età più avanzate seppure minima.

Ricchezza floristica (Fig. 2b)

In tutti i pascoli la ricchezza floristica ha un'evoluzione a parabola e mostra una fase ascendente più breve di quella discendente. Durante quest'ultima l'esclusione delle specie è un poco più alta nella semina della medica che negli altri due casi. Tuttavia, la ricchezza floristica dei tre pascoli è assai vicina al terzo anno ed è la stessa o pressoché tale dal quinto in poi.

Somiglianza floristica (Fig. 3a, b)

La somiglianza tra le classi attigue d'età è alta fin dai primi anni, in particolare nei pascoli "spontanei", e raggiunge valori del 96-97% tra il quinto e il settimo anno. La somiglianza tra i tre tipi di pascolo è inizialmente modesta, ma la convergenza è comunque rapida, in particolare tra quelli spontanei e quelli seminati con la medica; tant'è che i valori sono alti già al quinto anno. La somiglianza finale tra i pascoli è inferiore a quella entro i pascoli.

Somiglianza della copertura (Fig. 3a, b)

La composizione della copertura evolve rapidamente in tutti i pascoli e raggiunge un buon livello di stabilità tra il quinto e il settimo anno, quando i valori sono dell'84-88% e pressoché uguali a quelli finali. I cambiamenti più regolari si hanno in quelli spontanei, mentre la maggiore variabilità si ha in quelli seminati e durante i primi 2-3 anni.

Inizialmente la somiglianza tra i pascoli è molto bassa, ma anche per questo aspetto c'è una netta convergenza che porta a valori del 74-77% già al quinto anno e a valori finali non molto inferiori a quelli entro i pascoli.

Specie spontanee più abbondanti (Fig. 4)

Trifolium resupinatum, T. echinatum, T. repens ssp. repens, Lolium perenne, L. multiflorum, Gaudinia fragilis, Dactylis glomerata ssp. hispanica e Phleum pratense ssp. bertolonii sono le specie più abbondanti in tutti i pascoli e per lo più con coperture non molto differenti o pressoché uguali; Medicago polymorpha e Picris echioides sono abbondanti nei pascoli spontanei;

Trifolium campestre e Bromus hordeaceus ssp. hordeaceus in quelli seminati con la sulla e Medicago lupulina in quelli seminati con la medica. Rispetto all'evoluzione della copertura queste specie si possono distinguere in: i) specie che hanno la massima copertura nei primi anni e che poi diminuiscono sensibilmente, quali B. hordeaceus ssp. hordeaceus, P. echinoides, G. fragilis e M. polymorpha;

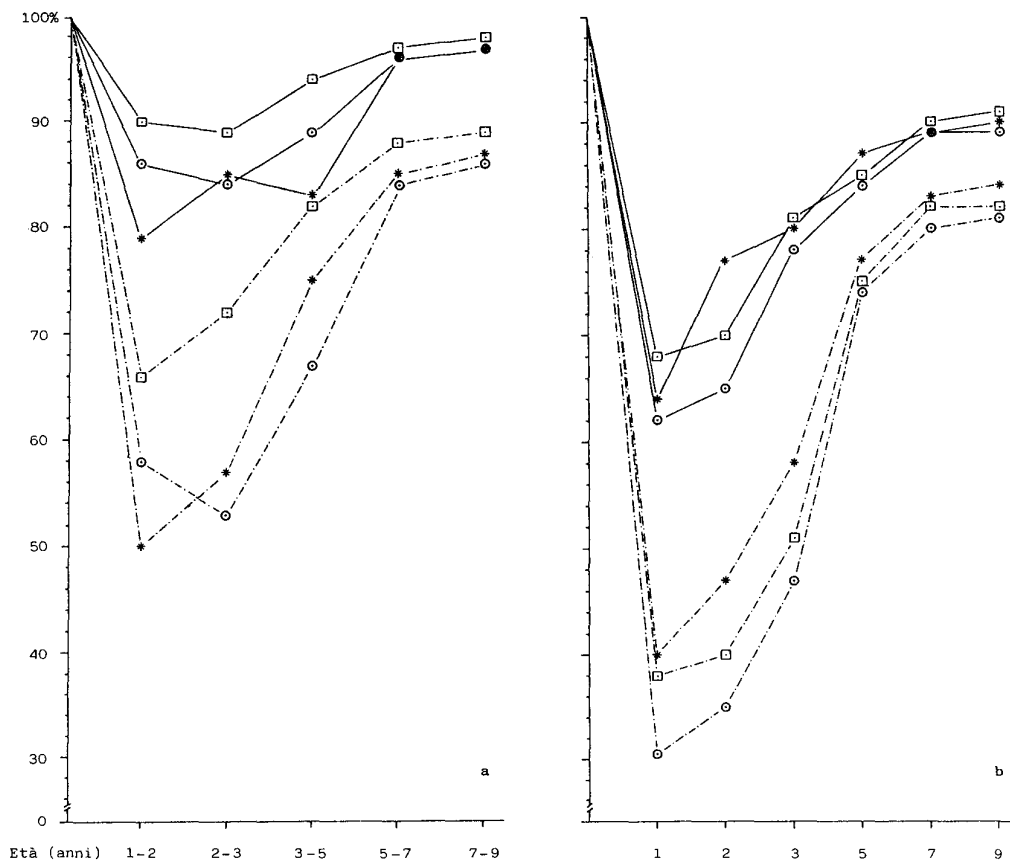


Fig. 3 - Somiglianza floristica (linee continue) e somiglianza della copertura (linee tratto-punto).

- a) Entro ogni tipo di pascolo (* = semina della medica; O = semina della sulla; □ = inerbimento spontaneo);
 b) Tra i tre tipi di pascolo (* = cfr. tra semina della medica e inerbimento spontaneo; O = cfr. tra semina della medica e semina della sulla; □ = cfr. tra semina della sulla e inerbimento spontaneo).

ii) specie che raggiungono la massima copertura più tardi (tra il terzo e il quinto anno) e che sono sufficientemente rappresentate anche alle età più avanzate, quali T. resupinatum, T. echinatum, T. campestre e M. lupulina e iii) specie che diventano via via più abbondanti, quali T. repens ssp. repens, D. glomerata ssp. hispanica, L. perenne e P. pratense ssp. bertolonii.

Forme di crescita nella flora e nella copertura (Fig. 5)

La distribuzione delle forme di crescita mostra le stesse fondamentali caratteristiche nei tre tipi di pascolo. Ovunque c'è:

- Un progressivo incremento della componente perenne sia nella copertura che nella flora. Nella prima soprattutto per la crescita delle graminacee e poi delle leguminose; nella seconda soprattutto per la crescita delle forbs e poi delle graminacee;
- Un incremento della componente annuale durante i primi 2-3 anni (molto maggiore nella copertura

- che nella flora) e una diminuzione nei successivi 6-7;
- Una povertà di geofite, in particolare nella copertura dove sono inapprezzabili;
 - Un incremento in copertura delle leguminose annuali fino al terzo anno e un successivo modesto calo;
 - Un incremento iniziale di graminacee e leguminose, in termini di copertura, e una loro stabilizzazione a partire dal terzo anno;
 - E un buon numero di forbs (fin'anche il 57% della flora) con una modesta copertura nella componente perenne.

Non mancano, tuttavia, significative differenze. Per esempio, l'incremento iniziale delle annuali è sensibilmente maggiore nei pascoli seminati con la medica, se espresso come numero di specie, e in quelli "spontanei" se espresso come copertura. La copertura delle graminacee annuali è molto maggiore nei pascoli "spontanei" in corrispondenza dei primi anni e sensibilmente più alta in quelli seminati con la medica in corrispondenza del terzo-quinto anno. Inoltre, la copertura delle graminacee è inizialmente più alta e successivamente molto più stabile nei pascoli "spontanei" che altrove.

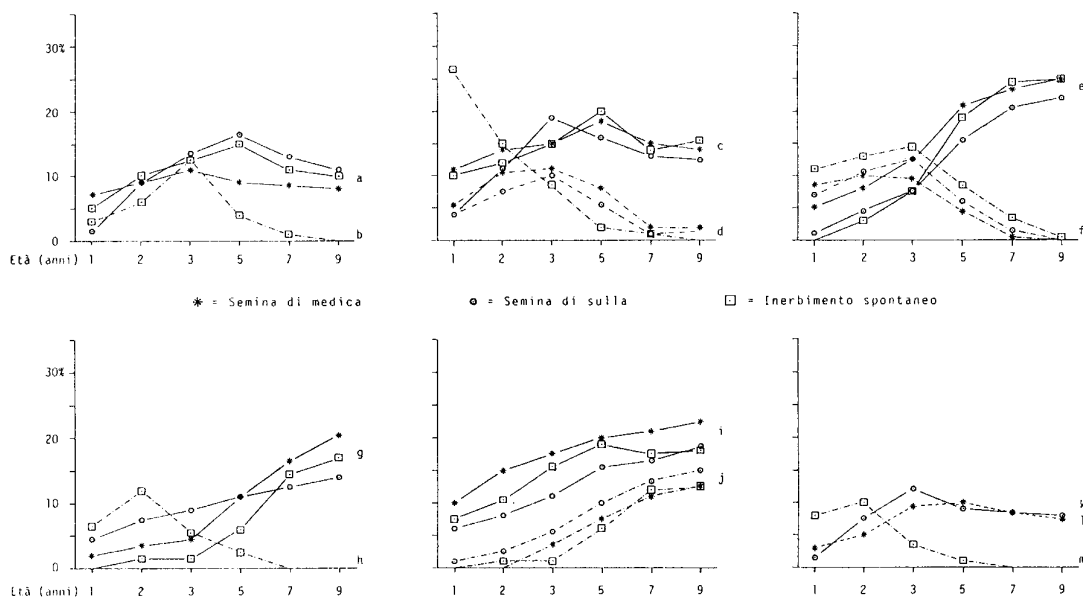


Fig. 4 - Copertura delle specie più abbondanti nei tre tipi di pascolo.

a= *Trifolium resupinatum*; b= *Medicago polymorpha*; c= *Trifolium echinatum*; d= *Lolium multiflorum*; e= *Trifolium repens* ssp. *repens*; f= *Gaudinia fragilis*; g= *Dactylis glomerata* ssp. *hispanica*; h= *Picris echioides*; i= *Lolium perenne*; j= *Phleum pratense* ssp. *bertolonii*; k= *Trifolium campestre*; l= *Medicago lupulina*; m= *Bromus hordeaceus* ssp. *hordeaceus*.

DISCUSSIONE

Comportamento delle specie seminate

M. sativa si è mostrata particolarmente vulnerabile com'era ampiamente atteso. E' noto, infatti, che la specie ha una biologia poco compatibile con il pascolamento prolungato (LEACH, 1967; in LEACH, 1978) quale di regola è praticato nell'area delle Crete senesi; che lo stress

da iperpascolamento ne aumenta la sensibilità alla siccità estiva (SOUTHWOOD e ROBARDS, 1975); che è assai ricercata dagli animali pascolanti per la sua elevata palatabilità (LEACH, 1978); che è poco adatta per i suoli molto argillosi come quelli in questione (BONCIARELLI, 1979) e che è incapace di sostituire le piante perse perché priva sia di riproduzione vegetativa sia di piantule in grado di sopravvivere alla concorrenza della vegetazione preesistente (CAMPBELL, 1974).

H. coronarium si è mostrata più idonea. Si tratta, infatti, di una specie che si adatta bene ai terreni argillosi; che è in grado di contenere gli effetti della siccità estiva entrando in riposo vegetativo e sviluppando un profondo apparato radicale; che può assumere un portamento prostrato o semiprostrato che la rende più protetta dal morso dell'animale; che ha una spiccata capacità autoriseminante e che costituisce una durevole banca semi con la produzione di semi duri (SARNO e STRINGI, 1982). Tutte queste caratteristiche compensano in qualche misura il carattere prevalentemente annuale o biennale della specie e ne favoriscono una lunga persistenza seppure a bassi livelli d'abbondanza.

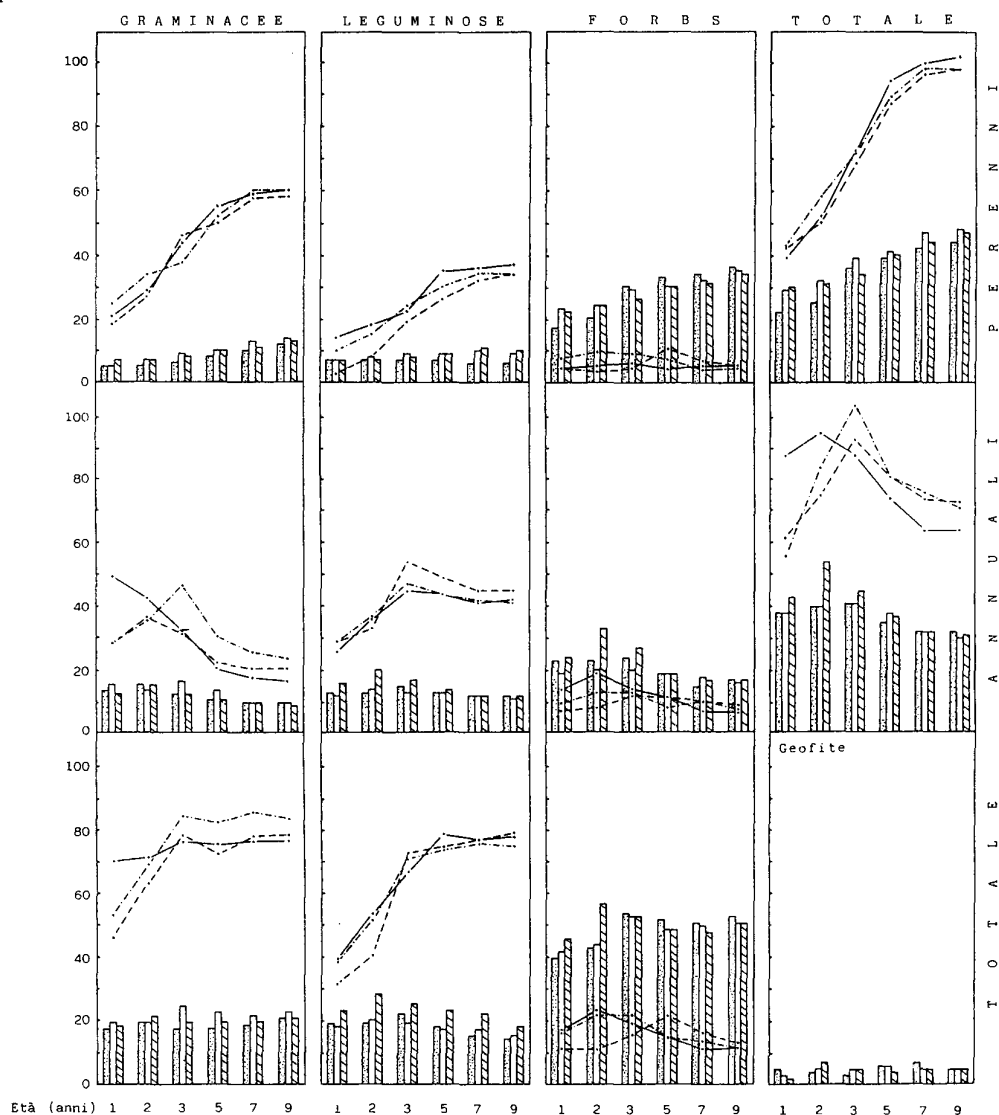


Fig. 5 - Copertura percentuale (linee) e numero di specie (istogrammi) delle forme di crescita nei pascoli costituiti con la semina della medica (linee tratto-punto e istogrammi bar-rati), con la semina della sulla (linee tratteggiate e istogrammi vuoti) e per inerbimento spontaneo (linee continue e istogrammi punteggiati).

Evoluzione dei pascoli.

La successione è fondamentalmente quella di un abbandono post-culturale (vedi per esempio TRAMER, 1975), anche se c'è l'interferenza delle specie seminate. Cioè a una fase di rapida colonizzazione segue una momentanea saturazione e poi un assestamento come le specie ecologicamente più adatte monopolizzano le risorse disponibili. La fase di colonizzazione è molto rapida in accordo con il fatto che nei suoli dei pascoli si accumulano propaguli di un po' tutte le specie. Per lo stesso motivo, fin dagli stadi iniziali dell'evoluzione, c'è sia un'alta somiglianza floristica che la presenza della maggior parte delle specie dominanti alle età successive. L'evoluzione di questi pascoli, perciò, consiste per lo più in un avvicendamento di specie in termini d'abbondanza piuttosto che in termini di presenza. Ossia ha più peso il modello di EGLER (1954) della composizione floristica iniziale di quello di CLEMENTS (1916, 1936) dei relays floristici. I dati indicano anche il passaggio da condizioni in cui predomina la r-selezione, che premia il massimo sforzo riproduttivo delle specie annuali, a quelle in cui predomina la K-selezione, che, a sua volta, premia la cattura e l'accumulo di risorse operato dalle specie perenni. Queste, in genere, hanno apparati radicali più estesi e rapporti radici/fusti più alti delle specie annuali e ciò, in accordo con MONK (1966), è espressione sia di un'accrescita pressione competitiva entro la comunità vegetale sia di una maggiore capacità tamponatrice rispetto a stress ambientali. C'è, quindi, un progressivo aumento del controllo biologico sul sistema.

Dal punto di vista delle strategie biologiche nel senso di GRIME (1979), fino ai tre anni predominano le specie ruderali, quelle cioè capaci di sopportare un buon grado di disturbo e di evitare lo stress idrico estivo per l'alta velocità di crescita e di maturazione dei semi. Successivamente, invece, predominano le specie a cicli più lunghi e a crescita più lenta, ma con maggiori capacità competitive. In particolare hanno successo specie come L. perenne, D. glomerata ssp. hispanica e P. pratense ssp. bertolonii, che possiedono sia ecotipi capaci di superare il periodo secco estivo entrando in quiescenza (CENCI, 1980; 1984) sia buone chances di disseminazione poiché la pecora pascolante ricerca assai poco i loro ricacci sufficientemente sviluppati e induriti (HODGSON, 1966; HARPER, 1977) e sia una buona tolleranza rispetto al pascolamento, che, anzi, ne stimola la formazione di popolazioni più dense e continue. Oppure hanno successo specie come T. repens ssp. repens, che sono dotate di riproduzione vegetativa molto efficiente, che sono favorite dal pascolamento, se non eccessivo, perché eliofile e poco competitive per la luce (FRAME e NEWBOULD, 1986), che sono autoriseminanti e produttrici di semi duri e che sono capaci di sviluppare una varietà di forme tra cui quelle resistenti all'aridità estiva (BROUGHAM et al., 1978).

Verosimilmente, la presenza contemporanea dell'autorisemina e della produzione di semi duri deve avere un peso non trascurabile anche per le leguminose annuali. Tutte quelle più abbondanti, infatti, sono tipiche autoriseminanti e produttrici di semi duri. Non si può escludere, nelle età più avanzate del pascolo, che la maggiore copertura delle leguminose annuali, rispetto alle graminacee annuali, sia anche una conseguenza della loro produzione di semi duri. Le graminacee annuali, infatti, sono ugualmente buone autoriseminanti, ma non producono questo tipo di semi. Si tratta ovviamente di ipotesi che andrebbero verificate con osservazioni più appropriate.

Una costante di tutti i pascoli è il progressivo riequilibrio tra leguminose e graminacee a partire da una prevalenza delle seconde. E' evidente che non c'è concordanza, almeno in termini di copertura, con il fatto generalmente osservato che le leguminose, apportando azoto al suolo, preparano la loro sostituzione a opera delle graminacee perché meno efficienti di queste nell'utilizzazione dell'ambiente (VALLIS, 1978; HAYNES, 1980).

Caratteristica di tutti i pascoli è pure il gran numero di forbs (più del 50% di tutte le specie presenti). Si tratta di specie per lo più con radice fittonante e in parte con

fusti minimi o di minor peso rispetto alla rosetta basale, quali Leontodon hirtus, Plantago spp., Scorzonera laciniata, Hypochoeris achyrophorus e Taraxacum officinale, o con portamento strisciante quali Potentilla reptans e Ajuga reptans. Il loro elevato numero può essere quindi sia una conseguenza della capacità di raggiungere risorse più profonde di quelle utilizzate dalla maggior parte delle altre specie sia una conseguenza della presenza di condizioni a moderata competizione per la luce, quali si hanno di regola per effetto del pascolamento. In aggiunta, una parte di esse ha gemme poste alla sommità del fittone e ben protette dal morso della pecora e quindi in grado di tollerare il pascolamento anche se pabulari o relativamente pabulari. Tali sono T. officinale, L. hirtus, Cichorium intybus, Picris hieracioides ssp. hieracioides, Lactuca saligna, Plantago lanceolata, Sanguisorba minor ssp. muricata e Daucus carota ssp. carota. Tuttavia, nonostante l'elevato numero, le possibilità di successo delle forbs sono piuttosto limitate come si può rilevare dalla loro copertura contenuta o moderata.

Infine, sia la somiglianza della flora che quella della copertura sono risultati utili mezzi per valutare i cambiamenti delle cenosi in accordo con BORNKAMM (1981). Da questo punto di vista, e ancora in accordo con questo autore che considera lenti, rapidi e assai rapidi i cambiamenti complessivi (flora + copertura) del 5-35%, del 36-65% e superiori al 65% rispettivamente, tutti i pascoli esaminati sono caratterizzati da un rapido cambiamento iniziale e da un successivo e lento assestamento. Tuttavia, l'esistenza di un'alta somiglianza floristica fin dalle prime età e di cambiamenti quasi sempre diretti verso una maggiore somiglianza, fanno sì che nella flora e nella copertura sia raggiunto un buon equilibrio a partire dal quinto anno.

Influenza della condizione iniziale

E' evidente dai risultati che le flore e le coperture dei tre tipi di pascolo mostrano le maggiori differenze durante i primi 2-3 anni e che, quindi, su di esse c'è un'influenza della condizione iniziale. Nei pascoli costituiti per inerbimento spontaneo avviene una libera e immediata colonizzazione a partire dai propaguli presenti nel suolo; tant'è che già al primo anno sia il numero che la copertura delle specie più tipicamente colonizzatrici (le annuali) sono assai vicini ai valori massimi. Molto pronunciato, in essi, è il carattere annuale della copertura iniziale dovuto in gran parte al successo di una specie (L. multiflorum) che può essere ben rappresentata anche nelle colture di grano che precedono il pascolo. Quando, invece, c'è l'interferenza della specie seminata, è l'evoluzione di questa a condizionare i cambiamenti dei primi anni. Difatti, come si può osservare dalla somiglianza entro i pascoli, con la semina di sulla i cambiamenti sono più gradualmente che con la semina di medica, proprio perché pure più graduale è la diminuzione della specie seminata e quindi sia l'ingresso che la diffusione di altre specie. In entrambi i pascoli seminati sono le specie annuali a trarre il maggior profitto come quella seminata regredisce. Ciò si manifesta essenzialmente in termini di copertura, ma nei pascoli impiantati con la semina di medica pure in termini di numero di specie, in particolare al secondo anno e in accordo con il fatto che a questo momento la copertura della medica è ridotta al 20% contro più del doppio della sulla. Da notare, infine, l'influenza della semina di entrambe le leguminose rispetto all'abbondanza delle graminacee, almeno quando essa è espressa in termini di copertura.

BIBLIOGRAFIA

- ARRIGONI P.V. (1973). Ricerche fitoclimatiche sulla Toscana a sud dell'Arno. *Atti Soc. Tosc. Sci. Nat., Mem., serie B*, 79, 97-106.
- BONCIARELLI F. (1979). La coltivazione dei terreni argillosi. In: L'utilizzazione dei terreni argillosi dell'Appennino, Mancini F., Landi R., Bonciarelli F., Bagnaresi U., Manfredi E. (Ed.i), 69-92. Edagricole, Bologna.

- BORNKAMM R. (1981). Rates of change in vegetation during secondary succession. *Vegetatio*, 47, 213-220.
- BOSCAGLI A., DE DOMINICIS V., CASINI S. (1983). La végétation des sols argileux pliocènes de la Toscane méridionale. 2. Influence de l'exposition et de l'intensité du pâturage sur la végétation des prairies des Crete senesi (Sienne, Italie). *Ecol. Medit.*, 9, 77-89.
- BRAUN-BLANQUET J. (1964). Pflanzensoziozoologie, grundzüge der vegetationskunde. 3.Aufl. Springer, Wien, New York.
- BROUGHAM R.W., BALL P.R., WILLIAMS W.M. (1978). The ecology and management of white clover-based pastures. In: Plant relations in pastures, Wilson J.R. (Ed.), 309-324. CSIRO, Melbourne.
- CAMPBELL M.H. (1974). Establishment, persistence and production of lucerne-perennial grass pastures surface sown on hill country. *Aust. J. Exp. Agric. Anim. Husb.*, 14, 507-514.
- CENCI C.A. (1980). Evaluation of differently adapted types of Phleum pratense L. 2. *Pflanzensüchtg.* 85, 148-156.
- CENCI C.A. (1984). La dormienza come meccanismo di adattamento delle Graminee poliennali all'ambiente mediterraneo. *Inf. Bot. Ital.*, 16, 79-93.
- CLEMENTS F.E. (1916). Plant succession. Cornegie Institute Washington, Publ. 242.
- CLEMENTS F.E. (1936). Nature and structure of the climax. *J. Ecol.*, 24, 252-284.
- CONNELL J.H., SLATYER R.O. (1977). Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *Amer. Nat.*, 111, 1119-1144.
- EGLER F.E. (1954). Vegetation science concepts. 1. Initial floristic composition, a factor in old-field vegetation development. *Vegetatio*, 4, 412-417.
- FRAME J., NEWBOULD P. (1986). Agronomy of white clover. *Adv. Agr.*, 40, 1-88.
- GRIME J.P. (1979). Plant strategies and vegetation processes. John Wiley and Sons, Chichester, New York, Brisbane, Toronto.
- HARPER J.L. (1977). Population biology of plants. Academic Press, London, New York, San Francisco.
- HAYNES R.J. (1980). Competitive aspects of the grass-legume mixtures. *Adv. Agr.*, 33, 227-261.
- HODGSON J. (1966). The frequency of defoliation of individual tillers in a set stocked sward. *J. Brit. Grassl. Soc.*, 21, 258-263.
- LEACH G.J. (1978). The ecology of lucerne pastures. In: Plant relations in pastures, Wilson J. R. (Ed.), 290-308. CSIRO, Melbourne.
- MONK C. (1966). Ecological importance of root/shoot ratios. *Bull. Torrey Bot. Club*, 93, 402-406.
- NOBLE I.R., SLATYER R.O. (1980). The use of vital attributes to predict successional changes in plant communities subject to recurrent disturbances. *Vegetatio*, 43, 5-21.
- SARNO R., STRINGI L. (1982). Sulla (Hedysarum coronarium L.). In: Coltivazioni erbacee, Baldoni R., Giardini L. (Ed.i), 897-907. Patron Editore, Bologna.
- SOUTHWOOD O.R., ROBARDS G.E. (1975). Lucerne persistence and the productivity of ewes and lambs grazed a two stocking rates within different management systems. *Aust. J. Exp. Agric. Anim. Husb.*, 15, 747-752.
- TRAMER J.E. (1975). The regulation of plant species diversity on an early successional old-field. *Ecology*, 56, 905-914.
- TUTIN T.G., HEYWOOD V.H., BURGESS N.A., MOORE D.M., VALENTINE D.H., WALTERS S.M., WEBB D.A. (1964-1980). Flora Europaea, voll. 1-5. Cambridge University Press, Cambridge.
- VALLIS I. (1978). Nitrogen relationships in grass/legume mixtures. In: Plant relations in pastures, Wilson J.R. (Ed.), 190-201. CSIRO, Melbourne.
- WATKIN B.R., CLEMENTS R.J. (1978). The effects of grazing animals on pastures. In: Plant relations in pastures, Wilson J.R. (Ed.), 273-289. CSIRO, Melbourne.

**A simulation model for predicting water balance
and canopy water potential of a *Quercus coccifera*
garrigue after fire.**

S. RAMBAL*

SUMMARY - We have built a model and simulated flows of water in a *Quercus coccifera* garrigue. The essential concept of this model is that the water status of the canopy is governed by the water lost by transpiration and the water supplied by the roots.

For mature *Q. coccifera* canopy, the test of validation of the model indicates : 1) the general reliability of predicted evapotranspiration rates, and 2) that the trend of leaf water potential is well simulated.

For burned *Q. coccifera*, a better knowledge of the physiology of resprouting is necessary. *Q. coccifera* does not seem to maintain a deep, functional root system after fire.

KEY WORDS - *Quercus coccifera* L., mediterranean evergreen shrub, water relations, fire, simulation model.

INTRODUCTION

To be useful a model must be neither too complex and unmanipulable nor too simple (GENTIL and BLAKE, 1981). The search for multi-purpose models, although a dream of many modelers, does not seem accessible today due to the numerous factors involved. A reasonable modeling approach therefore seems to isolate and model only those factors that appear important for the specific application. When the different parts of the whole system become well understood, they might be integrated into a more complex model. Our model deals only with the water budgets of a *Quercus coccifera* garrigue. Analysis of water uptake and water use patterns seems necessary 1) as a basis for the examination of growth patterns after fire and 2) to predict plant water status and then, to deduce its ignibility.

The essential concept of the model is that the water status of the canopy is governed by the water lost by transpiration and the water supplied by the roots. The soil balance is obtained by a difference solution of the differential equation describing water flow and storage in the root zone. Water uptake by the plant is assumed equal to plant water loss (no storage within the plant). The amount of water lost to the atmosphere is regulated by an interaction between atmospheric demand, soil water potential, and canopy (or leaf) water potential. This last factor determining finally the stomatal resistance.

* Centre L. Emberger, CNRS, BP 5051, 34033 MONTPELLIER CEDEX France

I - GOVERNING EQUATIONS

A. ATMOSPHERE

Solar radiation, air temperature

Rates of incoming short-wave radiation are estimated by assuming that the hourly rates during the day are sinusoidally distributed about solar noon and the night rate is zero. The maximum hourly radiation occurs at solar noon. For a given day, computation of its daylengths requires 1) the number of days after January and 2) the geographic latitude of the study site (BROCK, 1981).

To get hourly air temperature a sine wave was used to interpolate between the daily minimum and maximum, and the daily maximum and next-day minimum temperature. Maximum and minimum temperatures were assumed to occur at dawn and 3 PM each day, respectively.

Hourly potential evapotranspiration

To compute potential evapotranspiration, the equation proposed by PRIESTLEY and TAYLOR (1972) is used :

$$PET = a \Delta (R_n - S) / (L (\Delta + \gamma))$$

where PET is potential evapotranspiration, a is a constant (1.3 - 1.5), Δ is the slope of the saturation water vapor pressure curve, γ is the psychrometric constant, R_n is net radiation, S is soil heat flux, and L is the latent heat of vaporization for water. The soil heat is assumed to be zero for daily calculations. Net radiation is calculated from measurements of incoming short-wave radiation with an empirical linear equation. The slope of the saturation water vapor pressure curve is obtained from BRUTSAERT (1982). For leaf area index of about 2.5 - 3, the atmospheric demand PET is not separated into transpiration and evaporation.

B - SOIL WATER BALANCE

A good simulation of the soil water content through the year is an important characteristic of a model predicting plant response to water. In our model, actual evapotranspiration, and plant water uptake are simulated. Deep drainage is assumed to occur at the bottom of the soil profile as a result of a constant gradient in soil water potential. A detailed description of this part of the model is proposed in RAMBAL (1987).

C - SOIL-PLANT-ATMOSPHERE INTERACTIONS

The canopy is treated essentially as if it was a "big leaf" and this is an idealization which makes no explicit reference to the canopy structure or its variation in time.

Actual stomatal conductance, canopy water potential

Works of many authors have shown that lowering canopy water potential has no effect on stomatal resistance until a critical value at which stomatal closure occurs. The response of stomatal conductance CS to canopy water potential may be described by :

$$CS = 1 / (1 + (H_c / H_c^*)^n)$$

where H_c is the canopy water potential, H_c^* is the critical canopy potential for closure, and n is an empirically determined constant. Stomatal conductance times potential evapotranspiration is the actual evapotranspiration AET.

$$AET = CS \cdot PET$$

We assume that canopy generates a potential value just sufficient to equal actual evapotranspiration and root extraction. The search for an appropriate canopy potential is made by an iterative procedure.

Root water uptake

The root system is treated as a single unit characterized by its conductance. The flux is related to a unit of soil surface, not to unit surface of leaf or root. To compute the water uptake Q the following equation is used :

$$Q = (H - H_e) / (R_s + R_p)$$

where R_s is the soil hydraulic resistance to flow of water in the soil and from the soil to the root surface, and R_p is the plant resistance to liquid water transport from the roots to the mesophyll of the leaves. The water potential H_c is clearly not uniform throughout a canopy, but for hydrological-type analysis can be treated as uniform without significant loss of accuracy. Soil water potential in

the root zone H is updated each day by the model. The soil hydraulic resistance R_s can be calculated from a parametric form of the GARDNER-COWAN equation :

$$R_s = B / K(H)$$

where B is the root density-resistance factor that takes into account the length and geometry of the root system. FEDDES and RIJTEMA (1972) give detailed informations about determination of parameter B. The value of the unsaturated hydraulic conductivity can be estimated from the soil water potential H (see RAMBAL and LETERME, 1987).

II - INITIAL AND DAILY INPUT OF THE MODEL

The initial inputs for the model are as follows :

- geographic latitude
- root depth
- initial soil water content
- soil b value arising from the expression : $H / H_e = (\theta / \theta_s)^{-b}$ where H is the soil water potential, H_e is an entry potential, θ is the soil water content and θ_s is soil water content at saturation. b is a coefficient to fit a power function to the moisture retention curve of the soil
- saturated conductivity of the soil
- critical leaf water potential for stomatal closure. It is estimated from data of TENHUNEN et al (1981).

Daily inputs to the model are :

- daily maximum temperature
- daily minimum temperature
- daily incoming short-wave radiation
- precipitation.

Maximum and minimum temperature, solar radiation, and precipitation come from weather records.

III - TESTING THE MODEL

To test the model soil water content and canopy water potential were simulated for the experimental plot of Puech du Juge at Saint-Gély-du-Fesc, in 1980.

A - SITE DESCRIPTION

The study site is located 10 km north of Montpellier (43°41'N, 3°49'E), at the top of a west-facing 15 % slope. This karst formation is characteristic of the Lutetian formation. It is heterogeneous and composed of soft to hard limestone covered with a very shallow soil mantle. Clay loam soil fills up the cracks and fractures and this provides a source of water throughout the long dry summers of some penetrating deep-rooted species.

The vegetation is a dense continuous canopy of shrubs. Unburned since 1951, it is about 80 cm high with a total cover varying within the range 80 % - 100 %. Average spring cover, expressed in percent of ground shaded, is 95 % for shrubs and 15 % for grasses and herbs. The shrub cover consists of 95 % *Quercus coccifera* L. The herbaceous understory is principally *Brachypodium retusum* (Pers.) Beauv. The leaf area index of *Quercus coccifera* is about 2.5.

The area has a mediterranean-type climate. Rainfall occurs during autumn and winter, and 78 % is between September and April. Mean annual precipitation is 957 mm with a range of 500-1803 mm, recorded over the previous 33 years. Mean monthly temperatures range from 5.8°C in January to 22°C in July with a mean annual value of 13.3°C.

B - SOIL WATER CONTENT AND WATER BALANCE

The model was used to predict soil water content and water balance in 1980. The experimental data are from the work of RAMBAL (1984). Tab. 1 shows a comparison between measured and predicted AET. Error in prediction are reasonably small, indicating that the model has good predictive capability.

Month	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	TOTAL
Rainfall (mm)	74	42	75	76	70	16	13	118	3	46	83	20	636
Predicted AET (mm)	15	30	51	77	84	109	83	57	54	31	23	17	631
Measured AET (mm)	-	-	-	72	81	97	80	77	54	39	-	-	
Predicted drainage (mm)	36	22	25	22	6	0	0	0	0	0	0	0	112

Tab. 1 - Comparison of predicted and measured monthly water balances of a 30 year-old *Quercus coccifera* garrigue.

C - LEAF WATER POTENTIAL

The model was also run to simulate canopy water potential. The time course of predawn and midday water potential, as measured and simulated by the model, is shown in Tab. 2. The general trend of leaf water potential as a function of time is well simulated. It can be concluded that the model seems to provide a reliable tool to predict plant water status. This is the basis for ignibility prediction.

	29 April	28 June	6 August	3 October
Measured predawn	-2.0	-4.2	-5.8	-5.9
midday	-14.5	-20.7	-35.2	-23.6
Predicted predawn	-1.8	-2.8	-7.7	-5.3
midday	-12.6	-18.4	-38.5	-22.1

Tab. 2 - Comparison of measured and predicted leaf water potential at predawn and at midday for a 30 year-old *Quercus coccifera* garrigue.

IV - HOW TO IMPROVE THE MODEL TO SIMULATE Q. COCCIFERA AFTER FIRE

A - ECOPHYSIOLOGY OF RESPROUTING

As an example, we present in Tab. 3 some data on leaf water potential of burned (2 year-old) and unburned (30 year-old) *Q. coccifera* shrubs.

	15 June	13 July	30 August
Resprout predawn	-5.1	-5.0	-8.0
midday	-20.5	-22.0	-25.3
Mature predawn	-3.5	-4.4	-6.1
midday	-20.3	-26.0	-30.3

Tab.3 - Values of predawn and midday potential (bars) for leaves from mature and resprout *Q. coccifera* shrubs in summer 1980.

Resprouts had higher midday potentials during the summer of 1980. Predawn water potentials remained relatively high and were similar for burned and unburned shrubs. However, predawn potentials were 2 bars lower for burned shrubs as compared to unburned ones. This result supports the hypothesis that *Q. coccifera* do not maintain a deep functional root system during sprouting and suggest 1) knowledge gaps in the ecophysiology of resprouting and 2) that new processes must be included in the model. In the near future, some studies focusing on the water relations of post-fire resproutings during the first and second summer droughts following a wild fire will be necessary.

B - INCLUDING EVAPORATION FROM BARE SOIL

For dense canopy, evaporation from bare soil represents 5-10 % of the total actual evapotranspiration. Soil water evaporation and transpiration are limited by different mechanisms and

fall below their potential rates at different times after a rain. After fire, due to sparse canopy, it is therefore desirable to model them separately.

C - LINKAGE WITH A CANOPY MODEL

We have little understanding of the canopy closure dynamic. This dynamic can be measured and used as input of this water balance model. Now, we are seeing in the literature some modeling efforts to build canopy models. In the near future, our model may be linked with a canopy model, as the one developed by CALDWELL et al. (1987) to simulate carbon fluxes in *Q. coccifera* canopies.

REFERENCES

- BROCK T.D., 1981 - Calculating solar radiation for ecological studies. *Ecol. Model.*, 14 , 1-19.
- BRUTSAERT W., 1984 - Evaporation into the atmosphere. Theory, history, and applications. Reidel Pub. Comp., Dordrecht, 299 p.
- CALDWELL M.M., MEISTER H.P., TENHUNEN J.D. and LANGE O.L., 1987 - Canopy structure, light microclimate and leaf gas exchange of *Quercus coccifera* L. in Portuguese macchia : measurements in different canopy layers and simulation with a canopy model. *Trees*, 1 , 25-41.
- FEDDES R.A. and RIJTEMA P.E., 1972 - Water withdrawal by plant roots. *J. Hydrol.*, 17 , 33-59.
- GENTIL S. and BLAKE G., 1981 - Validation of complex ecosystems models. *Ecol. model.*, 14 , 21-38.
- PRIESTLEY C.H.B. and TAYLOR R.J., 1972 - On the assessment of surface heat flux and evaporation using large-scale parameters. *Mon. Weather Rev.*, 100 , 81-92.
- RAMBAL S., 1984 - Water balance and pattern of root water uptake by a *Quercus coccifera* L. evergreen scrub. *Oecologia*, 62, 18-25.
- RAMBAL S. and LETERME J., 1987 - Changes in above-ground structure and resistance to water uptake in *Quercus coccifera* along a rainfall gradient. In : Plant response to stress - Functional analysis in mediterranean ecosystems. (Tenhunen, J.D., Catarino, F., Lange, O.L., Oechel, W.C., eds.) 191-200, NATO ASI Series, vol. G15, Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New-York, Tokyo.
- RAMBAL S., 1987 - Evolution de l'occupation des terres et ressource en eau en région méditerranéenne karstique. *J. Hydrol.*, 93 , 339-357.
- TENHUNEN J., LANGE O.L., PEREIRA J.S., LOSCH R. and CATARINO F., 1981 - Midday stomatal closure in *Arbutus unedo* leaves : measurements with a steady state porometer in the Portuguese evergreen scrub. In : Components of productivity of Mediterranean-climate regions. Basic and applied aspects. Margaris N.S., MOONEY H.A. (eds.) The Hague, Junk , 61-69.

Etude d'une infestation locale de la subéraie de la Mamora par le Bombyx disparate, Lymantria dispar(L.) (Lep. Lymantriidae), en 1987.

A. FRAVAL*
C. VILLEMANT*
B. CHORFI*
H. RAMZI*

RESUME - Il est admis que la progradation du Bombyx disparate dans une subéraie débute par des pullulations localisées, appelées "foyers".

Une telle zone (de quelques ha) ayant été repérée, il a été procédé à son étude, à la recherche notamment de structures spatiales au sein de la population de l'insecte.

Au moyen d'analyses multivariées (analyse factorielle des correspondances et classification hiérarchique) et de cartographie, ont été étudiés le parc d'arbres (143 Quercus suber L. sur 4 ha environ), les pontes de l'insecte et les indices de démantèlement et de parasitisme.

Il en ressort que la seule structure spatiale est un gradient d'effectifs de pontes par arbre. La phénologie des arbres (débourrement de printemps et chute des anciennes feuilles) est variable d'un sujet à son voisin et aucun ordre n'apparaît. Les répartitions des pontes sur les arbres et des entomophages sur les pontes sont remarquablement homogènes, sans lien avec le gradient d'effectif. Cette situation autorise une simplification de l'échantillonnage et indique que le peuplement de la zone s'est fait en une fois, par un apport de chenilles nouveau-nées par le vent, depuis un foyer primaire, plus au nord.

SUMMARY - It is admitted that the progradation of the Gypsy Moth in a cork oak forest starts with very localised outbreaks, called "sources".

Such area (few ha) was located, and studied with focus on the space patterns within the Gypsy moth population.

The data concerning the trees used (143 trees of Quercus suber L. on 4 ha), the egg masses and the indexes of parasites and predators damage were analysed using multivariate analysis and mapping.

The only significant space pattern found was the gradient in egg masses numbers per tree. The trees phenology (spring bud break and fall of the old leaves) appears to vary randomly on tree to another. The distribution of egg masses on trees and the distribution of entomophagous insects among the egg masses were remarkably homogenous and independant of the density gradient.

These results show that a reduced sampling may be possible. Furthermore according to the results it can be supposed that all trees were infested at once by newly hatched caterpillars transported by wind from a primary source.

MOTS CLES: Lymantria dispar, Quercus suber, Maroc, structures spatiales.

INTRODUCTION

La forêt de la Mamora, vaste subéraie (130 000 ha env. en 1920, 55 000 ha de chêne-liège actuellement) aux portes de Rabat et Kénitra, est assez fréquemment victime de défoliations, dues au Bombyx disparate. Cet insecte, *Lymantria dispar* (L.) (Lép. *Lymantriidae*), y pullule selon le mode cyclique, comme l'attestent les cartes des attaques, dressées presque chaque année depuis 1924 par le service des Eaux et Forêts, et analysées notamment par FRAVAL et HERARD (1975, non publ.) et QUESTIENNE (1979, in FRAVAL et al., 1979). Ces cartes montrent que l'infestation débute régulièrement sur la bordure atlantique de la forêt (canton A), puis s'étend vers les cantons plus orientaux, en se morcelant et se reformant. Lors d'une gradation générale, dont la durée avoisine 10 ans, les dernières zones défeuillées sont sises également à l'ouest du massif.

L'observation de ces cartes, ainsi que quelques témoignages, ont conduit à comparer le développement d'une attaque de *L. dispar* à un incendie, partant d'un foyer initial, s'étendant rapidement, s'étouffant, reprenant de l'ampleur localement à partir de foyers secondaires et finissant par

*Département de Zoologie, Institut agronomique et vétérinaire
 BP 6202 RABAT INSTITUTS Maroc

s'éteindre. Les observations faites lors de la dernière gradation laissent penser que ce schéma résulte d'une illusion et que les déplacements de l'insecte ne sont pas la cause principale de la "propagation" de l'infestation (FRAVAL et EL YOUSFI, 1988), laquelle résulterait plutôt du décalage dans le temps de dégradations locales.

Le phénomène n'est pas connu avec précision; il apparaît toutefois clairement que chaque gradation générale débute par une (ou plusieurs) pullulation très localisée. Ainsi, la dernière gradation a-t-elle débuté en 1970 par une défoliation de quelques hectares près de Taïcha suivie d'attaques localisées en lisière de forêt, un peu plus au sud. La rétrogradation générale est intervenue en 1981-1982, les dernières manifestations de l'insecte se sont situées en bordure, au sud de Kénitra.

De nombreuses études ont été consacrées à ce ravageur pendant cette gradation (FRAVAL, 1988) au moyen de dispositifs expérimentaux d'échelles diverses (FRAVAL, 1983b). Aucun foyer n'a pu être décrit. Le démarrage de nos investigations (en 1975-1976) alors que la gradation était déjà bien développée et leur orientation vers des buts différents ou plus généraux explique cette lacune.

Depuis que *L. dispar* est en phase de latence générale (max. 1 ponte/10 arbres), nous avons prospecté et enquêté à la recherche des premières manifestations de sa progradation.

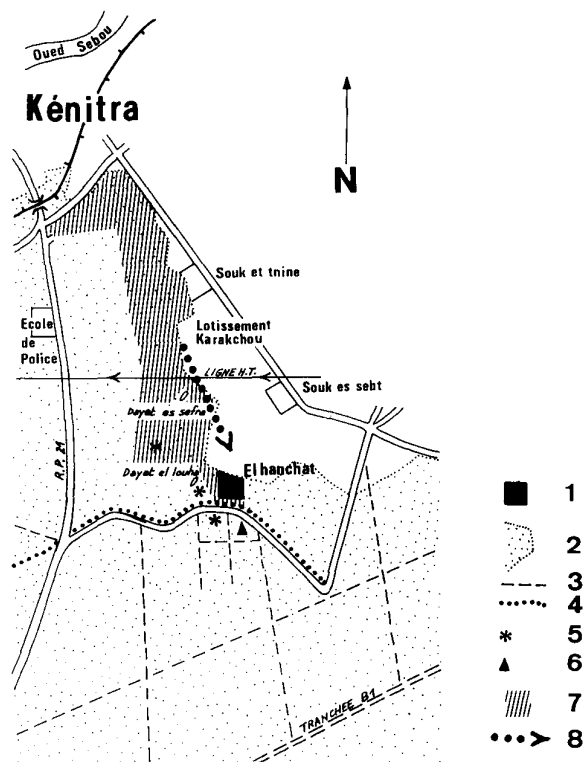


Fig. 1 - Carte de situation de la zone d'étude.

- 1 - Zone d'étude (= 143 chênes-lièges).
- 2 - Lisière de la forêt de la Mamora.
- 3 - Piste.
- 4 - Acqueduc.
- 5 - Plantation d'Acacia.
- 6 - Plantation de Pin.
- 7 - Zone traitée.
- 8 - Vents dominants.

Prospectant le canton A de la Mamora, RAMZI (1987, non publ.) a "découvert", à l'automne 1986, une pullulation bien localisée de *L. dispar*, au lieu-dit El Hanchat (fig. 1), au sud de Kénitra, sur la lisière est du massif.

Le travail exposé ici a pour but de donner une description aussi précise que possible de ce "foyer", basée essentiellement sur l'étude comparée de la structuration spatiale, de la population d'arbres d'une part, de celles des pontes de *L. dispar* d'autre part.

Les éléments étudiés sont le parc d'arbres, la phénologie des chênes-lièges, les populations de pontes par arbre, la population de pontes du site. Homogénéité et répartition dans l'espace sont évaluées et analysées par des méthodes d'analyses multivariées. La dynamique du système est déduite des effectifs des pontes de la nouvelle génération (87-88).

Les écophases relatives aux chenilles, chrysalides et imagos n'ont pas fait l'objet d'études quantitatives.

On se contentera ici d'une présentation très succincte de *L. dispar* (cf. in FRAVAL et al.) 1979). L'espèce est monovoltine. Les chenilles se nourrissent pendant le printemps des feuilles jeunes du chêne-liège, *Quercus suber* (L.) (Fagacées). Qualité et quantité du feuillage disponible jouent un grand rôle dans la dynamique des populations de l'insecte par rapport au climat et aux ennemis naturels (FRAVAL, 1984; FRAVAL, 1986a). La chrysalidation se fait sur les arbres, en mai-juin; la nymphose dure 2 semaines. La ponte suit immédiatement l'émergence des papillons, elle a lieu également sur les arbres (jamais au sol). Le développement embryonnaire dure 2 semaines environ; il est suivi d'une diapause, jusqu'au printemps suivant.

La femelle ne vole pas et la dispersion de l'espèce est assurée principalement par les jeunes chenilles, portées par le vent, et par les chenilles âgées affamées (FRAVAL et EL YOUSFI, 1988).

Les ennemis de *L. dispar* sont peu diversifiés (HERARD et FRAVAL, 1980). Les oeufs sont parasités par *Ooencyrtus kuvanae* (How.) (Hym. Encyrtidae), acclimaté depuis 1927. Les pontes sont attaquées par des "prédateurs démantelers": *Dermestidae* (*Anthrenus* spp., *Trogoderma versicolor* (Krz.)), *Ostomatidae* (*Tenebroides* spp.) et Lépidoptères; une étude particulière de ces ennemis des oeufs, sur le même site, est présentée par ailleurs (VILLEMANT et al., 1989).

Les jeunes chenilles sont parasitées par des *Apanteles* spp. et *Meteorus pulchricornis* (Wesmaël) (Hym. Braconidae); les chenilles âgées et les chrysalides sont victimes de Tachinaires et d'Ichneumonides; *Brachymeria intermedia* (Nees) (Hym. Chalcididae) est un parasite nymphal solitaire fréquent.

A notre connaissance, la répartition intra et inter-arbres de *L. dispar* a été fort peu étudiée. CAMPBELL et al. (1975) évaluent la probabilité de survie des chrysalides en fonction de leur emplacement tandis que LANCE et BARBOSA (1982) montrent que l'espèce de l'arbre-hôte (dans une forêt mixte) influe sur la répartition des chenilles âgées. Quant aux ennemis naturels, ils ont fait l'objet de quelques travaux, par WESELOH (1972), HERARD (1978, 1979), BROWN et CAMERON (1982), WESELOH (1983).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

I - LA ZONE D'ÉTUDE

Elle est située au nord-est du canton A de la forêt de la Mamora, dans la parcelle 2 du secteur I (fig. 1). Elle constitue une avancée de la forêt, donnant sur des champs cultivés avec quelques habitations au nord et sur un terrain nu à l'est. Au sud, elle est limitée par un reboisement de pin pignon et d'acacia à tanin. Le terrain s'abaisse légèrement depuis la route qui longe la zone au sud jusqu'à la lisière nord. L'altitude moyenne est de 55m. Le sol, comme presque partout en Mamora, est sableux.

Le sous-bois est très clairsemé, il est constitué de quelques pieds de doum, *Chamaerops humilis* (L.), et de passerine de Mamora, *Thymelaea lithroides* (Barr. & Murbeck). La litière est très mince et lacunaire. A cet endroit, la forêt est très fréquentée par le bétail (bovins, moutons, ânes.) qui épuise très rapidement les plantes annuelles au printemps.

Le climat général est du type subhumide: les hivers sont doux (il ne gèle pratiquement jamais) et les étés chauds et secs. Il tombe environ 580 mm de pluie en moyenne; des précipitations occultes (brouillards, rosée) font que le chêne-liège dispose de ressources supplémentaires en eau, indispensables d'ailleurs à sa survie.

Le climat, lors de la génération 1986-1987 de *L. dispar*, est marqué par la douceur de l'hiver et la brièveté des pluies de printemps; ceci s'est traduit par une végétation en avance d'1 mois environ par rapport à la normale et par une floraison pauvre des plantes du sous-bois.

II - ASPECTS PHYTOSANITAIRES.

Les chênes-lièges d'El Hanchat sont relativement épargnés par les xylophages. On y décèle quelques attaques de *Cerambyx cerdo* (L.) (Col. *Cerambycidae*) et de *Cossus cossus* (L.) (Lép. *Cossidae*).

Comme dans les autres subéraies de la bordure atlantique du pays, le seul défoliateur important est *L. dispar*. En 1987, par suite de nos premières observations, la zone d'El Hanchat a été incluse dans le périmètre à traiter par le Service de la Défense des Forêts (cf. fig. 1).

D'après le programme initial, les agents de lutte étaient le *Baculovirus* de *L. dispar* (FRAVAL *et al.* 1981) pour notre zone d'étude et une préparation à base de la bactérie *Bacillus thuringiensis* (Berl.) (FRAVAL, 1983a) pour le reste de la zone infestée. En raison de difficultés techniques, seule la partie orientale de la zone d'étude a été traitée le 16 avril 1988 par la préparation à base de virus, laquelle s'est avérée, en outre, défectueuse. Le reste a reçu une préparation de *B. thuringiensis* le 20 avril 1987 (RAMZI, 1987, non publ.).

III - CHOIX ET DESCRIPTION DES ARBRES

L'échantillon d'arbres retenu (fig. 2) comprend tous les sujets d'une zone de forme approximativement carrée, d'environ 3,3 ha, soit 143 individus (nombre fixé en raison de contraintes matérielles et de temps. L'emplacement de chaque arbre a été reporté sur un plan. Cette zone d'étude est limitée sur 2 côtés adjacents par la lisière; elle comprend, dans son angle nord-est, les arbres très infestés par *L. dispar*, repérés lors d'une première prospection en décembre 1986, et jusqu'à ses limites opposées, des arbres beaucoup moins peuplés.

La circonférence à 1,30 m (G) est mesurée à l'aide d'un mètre-ruban; la hauteur (T) est estimée par comparaison avec un piquet posé le long du tronc. Les autres descripteurs sont estimés par l'observateur et inscrits sous forme de notes (nombres entiers de 0 à 4); l'opération a été faite le 11 février 1987. Le degré d'anthropisation (A) mesure l'intensité de la transformation de l'architecture de l'arbre par suite des ébranchages ou des mutilations diverses de la main de l'homme. Une seconde note (R) traduit la valeur du rapport du volume de la frondaison à la grosseur du tronc, la note 4 étant attribuée à un arbre où ce rapport est normal (bel arbre pour la Mamora). La note de crevasses (C) évalue l'importance des trous, crevasses, décollements de liège, elle est d'une part un indice de la santé de l'arbre et d'autre part un indice de la quantité des abris -en premier lieu- pour *L. dispar* (chenilles âgées, chrysalides et pontes). Enfin, une note de proximité (P) est attribuée en fonction de la position de la frondaison de l'arbre par rapport à ses voisins (arbre isolé: 0; arbre toujours à l'ombre d'un ou plusieurs autres: 4).

La quantité de feuillage par arbre (volume du houppier) n'est pas prise en compte dans cette étude. Ce descripteur important de l'état des ressources alimentaires de *L. dispar* a été évalué à partir des mesures d'un (ou plusieurs) solides simples circonscrivant la frondaison et d'un "coefficient de remplissage" (FRAVAL *et al.*, 1980). Réexaminée ultérieurement (DELINCE et FRAVAL, non publ.), cette méthode s'est avérée très imprécise; elle est tout à fait impropre au cas des arbres mal formés et abîmés présents dans notre dispositif.

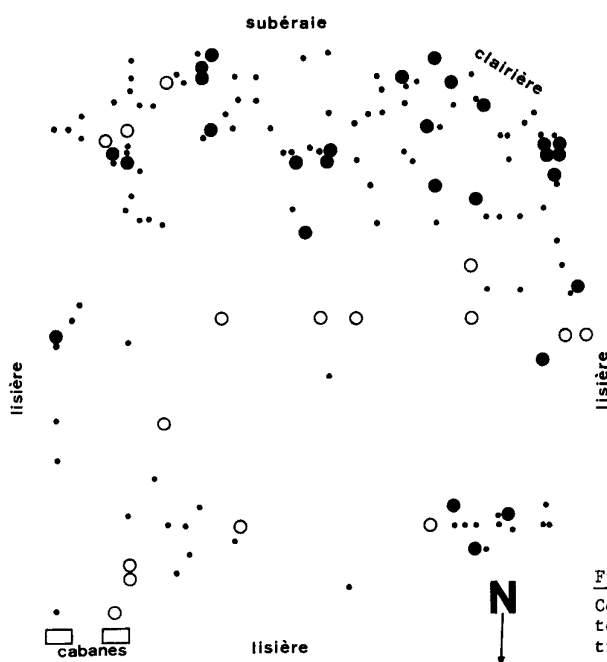


Fig. 2 - Cartographie de l'anthropisation. Cercles pleins: arbres très mutilés (note = 4); points: arbres partiellement mutilés; cercles vides: arbres relativement respectés (note = 2).

N.B. Le plan des arbres est disposé le nord vers le bas.

La phénologie des arbres a été notée avec les codes habituels (FRAVAL *et al.*, 1980; FRAVAL, 1986b) qui prennent en compte les proportions, dans la frondaison, de feuillage nouveau (issu du débourrement de printemps) en cours de croissance, de feuillage nouveau à croissance achevée, de feuillage ancien (issu d'un précédent débourrement), de feuillage mort ou sec. Ces notations sont accompagnées de celles de la défoliation (par catégorie).

Rappelons que *L. dispar* consomme de préférence le feuillage nouveau, qui lui assure des performances de croissance et de reproduction ainsi qu'une survie maximale; à défaut, l'insecte mange le feuillage ancien, qui lui est très défavorable. Le feuillage sec est strictement inestimable (FRAVAL, 1984).

IV - ETUDE DES PONTES DE *L. DISPAR*.

L'étude a porté sur des échantillons de pontes, choisis en fonction de l'expérience acquise lors de nos précédents travaux (QUESTIENNE et FRAVAL 1977; FRAVAL *et al.*, 1978; FRAVAL, 1983; FRAVAL, 1986b).

Les pontes de chacun des 143 arbres du dispositif expérimental sont dénombrées à vue depuis le sol, en strates (0 à 2,5 m, 2,5 à 5 m et au delà (jusqu'à 12 m).

Le relevé des descripteurs suivants nécessite l'emploi d'échelle. La taille (TAI) de 30 pontes (au plus) par strate est mesurée à l'aide d'une règle graduée en mm. L'impact des démantelateurs est estimé par une note de 0 à 4 (TD) établie en fonction de la proportion, en quarts, de la surface manquante (HERARD, 1979). L'abondance des cheminées de sorties du parasite *O. kuvanae* (*O.K*) est notée selon le même principe. Enfin les différents dégâts des prédateurs-démantelateurs sont décrits par une lettre-code (T: trou simple, D: décapage superficiel, C: ponte creusée par en dessous et s'effondrant à la pression du doigt, A: ponte arrachée, disloquée, déchirée).

Ces mesures, entachées d'incertitudes mais non destructives, ont été complétées par des prélèvements, sur 10 des arbres du parc, de 30 pontes par strate, objets d'une étude publiée par ailleurs (VILLEMANT *et al.*, 1989).

V - OBSERVATIONS SUR LES ECOPHASES SUIVANTES

Les chenilles n'ont pu faire l'objet ni de dénombrements ni d'élevages. Des repères chronologiques ont été notés et les valeurs indiquées plus loin sont des estimations.

Un échantillon de 85 chrysalides a été mise en observation, à la recherche d'éventuels parasites.

Les pontes de la nouvelle génération sont dénombrées par strate, comme indiqué ci-dessus (le 7 juillet 1987).

VI - ANALYSE DES RÉSULTATS

Des traitements préliminaires (statistiques simples) sont complétés par des analyses multivariées et des représentations cartographiques.

Cherchant surtout à dégager la structure des populations de *Q. suber* et de *L. dispar*, nous procédons essentiellement à des classifications automatiques (ROUX, 1985). Ces dernières sont, sauf mention contraire, effectuées sur des variables "synthétiques", constituées par les coordonnées des points (individus ou variables) sur les axes principaux de l'analyse factorielle des correspondances multiples ("AFC"), les données étant réparties en classes et codées en disjonctif complet ou de l'analyse en composantes principales ("ACP"). Ceci permet d'associer descripteurs quantitatifs et descripteurs qualitatifs et de résoudre les problèmes posés par les échelles différentes des variables; ces analyses fournissent des cartes factorielles dont la lecture renseigne sur la structure des données et sur les liens entre variables.

Les analyses et tris sont effectués pour la plupart à l'aide du logiciel DATAVISION (de M. ROUX) et le report sur le plan des arbres des valeurs des descripteurs et de différents indices est effectué par logiciel HCARTO (de A. FRAVAL). Les cartes (produites par une imprimante) sont redessinées.

RESULTATS ET DISCUSSIONS

I - LE PARC D'ARBRES

La densité locale des *Q. suber* est assez variable, forte dans la partie supérieure du plan (env. 120 souches/ha), faible le long de la bordure inférieure (env. 20 s/ha); un bouquet de 13 arbres est isolé en bas à droite (fig. 2).

Le report, sur le plan des arbres, des valeurs de la note d'anthropisation (moyenne et écart-type de $3 \pm 0,6$) montre l'opposition de 2 zones. En bas de la carte, les arbres sont assez fréquemment peu endommagés; seuls 3 arbres, dans le petit groupe isolé, sont abîmés. En haut, la proportion des chênes-lièges mutilés est forte, 3 arbres seulement sont relativement respectés.

L'observation des cartes relatives aux autres descripteurs ne montre aucune structure spatiale. L'examen de la matrice des corrélations fait apparaître un lien négatif faible (coef.=0,5) entre la grosseur des troncs et l'anthropisation.

Une A.F.C. et une classification permettent de distinguer en premier lieu un groupe (de 26 éléments), séparé des autres arbres par les facteurs 1 et 2, défini par 4 modalités très proches dans l'espace des facteurs: hauteur et grosseur du tronc très faibles, frondaison très réduite et déprédations marquées. Parmi les arbres restants, le second facteur isole un groupe de 18 arbres, hauts, gros, à la frondaison fournie, isolés; beaucoup sont peu abîmés.

Les arbres des classes ainsi définies n'ont pas de répartition remarquable sur le plan. Tout au plus peut-on noter l'abondance relative de beaux arbres près des maisons (situées en bas à gauche de la carte); les mutilations et les délits affectent, sauf exception, les chênes-lièges plus éloignés (env. 2 à 300 m) et serrés. Cette situation est fréquente en périphérie de subéraie,

Les riverains respectant particulièrement quelques arbres proches pour en récolter les glands et pour l'ombrage qu'ils portent au bétail.

La situation observée correspond à une évolution vers une "forêt" telle qu'on la voit plus au nord, entre El Hanchat et Kénitra, composée d'arbres épars, tous très gros et réduits presque à un tronc orné d'un ou deux maigres buissons de gourmands.

II - LA PHENOLOGIE DES CHÊNES-LIÈGES

Elle a été notée à 4 reprises, le 11 février, et les 6, 16 et 28 avril 1987, période correspondant aux éclosions de *L. dispar* et au début de la vie larvaire de la plupart des chenilles.

En février, tous les arbres avaient une frondaison constituée de feuillage ancien; seule une dizaine montrait un début de débourrement. Fin avril, le feuillage unique ou dominant de tous les arbres (sauf 2) était du feuillage nouveau à la croissance achevée. Des jeunes pousses n'étaient observées que sur un seul arbre, tardif. Entre ces 2 dates, les chênes-lièges ont eu des frondaisons mixtes, correspondant aux étapes successives du renouvellement du feuillage, lequel dure de 2 semaines à 3 mois. Chez tous les arbres le débourrement a affecté la totalité de la frondaison. Leur feuillage ancien a été éliminé complètement.

L'évolution du feuillage est transcrite, pour chaque arbre et chaque date, par 3 pourcentages (correspondant aux 3 catégories de feuillage comestible) calculés à partir du cryptogramme original. Le tableau ainsi constitué (143 arbres x 12 valeurs) fait l'objet d'une classification automatique (par agrégation autour des centres mobiles) en 4 classes, représentant 4 types d'évolution du feuillage dans la période considérée.

Une des classes (45 individus) regroupe les arbres précoces qui ont déjà renouvelé leur feuillage début avril; à l'opposé se trouvent réunis les arbres dont le feuillage ancien perdure en masse jusqu'au 16 avril et ne cède la place au feuillage nouveau qu'entre cette date et la fin du mois. Les autres arbres sont intermédiaires et forment 2 classes, de 27 et 26 individus, au renouvellement plus ou moins lent.

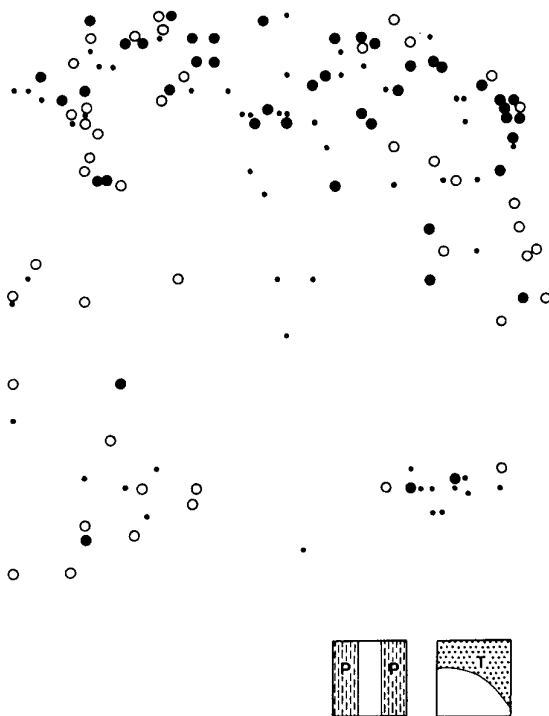


Fig. 3 - Cartographie de la phénologie.

Cercles vides: arbres au débourrement précoce (P); points: arbres à la phénologie intermédiaire; cercles pleins: arbres au débourrement tardif (T).

En fig. 3 nous avons fait ressortir les arbres hâtifs (cercles vides) et les arbres tardifs (cercles pleins). Les premiers se répartissent en 2 bandes latérales; les seconds sont, sauf exceptions, groupés en haut du plan (schéma en encart à la fig. 3).

L'analyse (par AFC) du tableau des descripteurs des arbres complété par la phénologie (évaluée par l'appartenance à l'une des 4 classes définies ci-dessus) ne fait ressortir aucun lien net avec les caractéristiques des arbres prises en compte. Tout au plus la précocité apparaît-elle faiblement liée avec le caractère frondaison réduite. En effet, les arbres émondés récemment ont généralement des repousses vigoureuses (gourmands) qui débourent souvent très tôt.

La superposition de la fig. 3 à la carte des effectifs de pontes (de la génération 1986-1987) ne montre aucun effet de *L. dispar*, pas même à l'échelle de groupes d'arbres voisins. La défoliation subie par les arbres en 1986 a été très faible et n'a pas eu de conséquence sur la phénologie (FRAVAL, 1984).

La phénologie des arbres à El Hanchat en 1987 est caractérisée par un débourrement "en mosaïque", schéma connu (FRAVAL, 1984), qui, très probablement sera fortement modifié les années suivantes. L'observation des arbres pendant plusieurs printemps successifs met en évidence de fortes variations de la phénologie mais permet de dégager des constantes, caractérisant la "personnalité" de chaque arbre (FRAVAL, 1986b). La cinétique du renouvellement de la frondaison est, sauf conditions climatiques exceptionnelles, gouvernée par des facteurs qui apparaissent comme propres à l'arbre, et qui demeurent mal expliqués (FRAVAL, 1984; 1986b). A El Hanchat, la phénologie des chênes-lièges est encore compliquée par la pratique -très intense- de la ramée et des émondages pour le bois de feu.

III - LES PONTES ARBRE PAR ARBRE

Les arbres hébergent des effectifs très variables de pontes, de 0 à presque 250. Le gradient d'effectifs de pontes par arbre est très net (fig. 4).

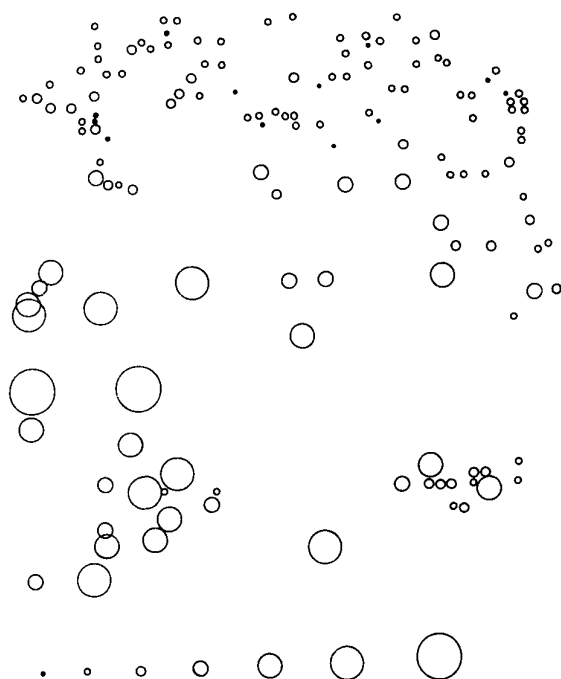


Fig. 4 - Cartographie des effectifs de pontes par arbre.

Les bornes supérieures des classes 1 à 5 sont respectivement 9, 25, 53, 100, 280 pontes/arbre (cf. in FRAVAL, 1983).

La figure 5a représente la projection des arbres du dispositif -décrits par les effectifs de pontes qu'ils portent sur chacune des 3 strates- dans le plan défini par les 2 1ers facteurs de l'ACP. Un tri, effectué sur les coordonnées des arbres selon les 3 1ers facteurs, permet de définir 5 groupes. L'axe 1 sépare arbres et groupes essentiellement selon l'effectif total de pontes. L'axe 2 (également l'axe 3, non représenté) ordonnent les chênes-lièges selon le "profil" vertical de la répartition des pontes (schémas sur fig. 5a).

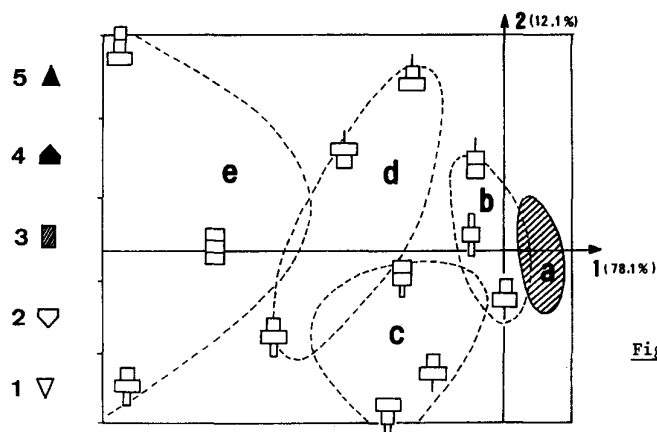


Fig. 5a - Représentation des 143 arbres d'après les effectifs de pontes des strates basse, moyenne et haute dans le plan des facteurs 1 et 2 de l'ACP (génération 1987).

Dans chaque groupe d'arbres, circonscrit par une ligne tiretée. On a représenté quelques "profils" de répartition verticale des pontes. De (a) à (e), les effectifs de pontes par arbre sont, respectivement, de moins de 12, de 13 à 48, de 53 à 113, de 67 à 149, de 136 à 228.

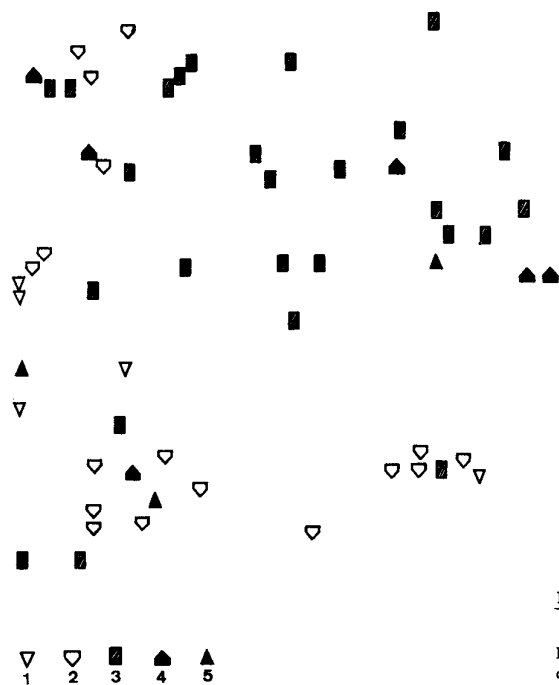


Fig. 5b - Cartographie des profils verticaux d'effectifs de pontes.

Parc d'arbres restreint aux 57 qui ont plus de 10 pontes. Les symboles sont explicités sur la fig. 5a.

La figure 5b localise les arbres (possédant plus de 10 pontes) appartenant à chacune des 5 classes définies par leur abscisse sur l'axe 2 (classes de "profils"; bornes en fig. 5a). Les arbres "négatifs" (strate basse peu peuplée) sont en lisière. Parmi eux se trouvent 4 arbres "positifs"; l'effectif élevé de pontes sur la partie basse de leur tronc est dû à la présence de creux et d'abris.

On retiendra de cet examen de la répartition verticale des pontes la confirmation de sa très grande variabilité -laquelle oblige à considérer l'arbre entier comme unité d'échantillonnage (FRAVAL *et al.*, 1978)- et le rôle particulier des abris. La rareté relative des pontes sur le bas des arbres en bordure de forêt n'a pas d'explication évidente; ceci sera réexaminé lors de l'analyse des pontes de la génération suivante.

57 arbres parmi les 143 du dispositif ont plus de 10 pontes et sont conservés pour la suite de l'étude, qui fait intervenir des valeurs moyennes par arbre. La population de pontes de chaque arbre est décrite par l'effectif total (EFF), la taille moyenne (TAI), l'indice moyen d'*O. kuvanae* (O.K) et le taux moyen de démantèlement (T.D).

Les arbres où les pontes sont plus grandes que la moyenne locale (32,8mm) sont dispersés, avec une densité locale plus forte dans la partie inférieure du plan (fig. 6a). Les fortes valeurs de l'indice d'*Ooencyrtus* sont dispersées, alors que les pontes très démantelées se rencontrent essentiellement en 3 endroits (fig. 6b et 6c).

Le calcul des corrélations entre ces descripteurs pris 2 à 2 ne révèle aucun lien statistique.

L'analyse factorielle des correspondances, appliquée au tableau arbres x TAI/O.K/T.D, l'effectif étant considéré comme une variable descriptive, ne fait pas ressortir de structure dans l'ensemble des populations de pontes. L'examen des cartes factorielles des variables (appuyé par un tri effectué à partir de leurs coordonnées selon les 5 premiers facteurs) montre une assez forte dispersion (fig. 6d). Les forts taux de démantèlement (TD5) correspondent à des effectifs faibles par arbre (EFF1, EFF2) et inversement les pontes d'arbres très peuplés (EFF4) sont peu démantelées (T.D1) et, par contre, fortement parasitées par *O. kuvanae* (O.K4). On note que l'indice d'*Ooencyrtus* le plus élevé correspond à des pontes peu démantelées (T.D2) et petites (TAI1). Le rapprochement (T.D5) (O.K1) est un artefact: la relation entre démantèlement et parasitisme est complexe: le premier favorise le second (HERARD, 1979) pour des valeurs faibles à moyennes; au delà, les prédateurs-démanteleurs détruisent les hôtes du parasite et rendent l'évaluation directe du parasitisme inopérante. Une mesure correcte implique de prélever la ponte.

	EFF	TAI	O.K	T.D
ANT	-253	50	-102	92
RFT	24	-215	4	111
CRE	190	191	-67	156
CIR	533	38	122	-217
PRX	-172	67	193	14
HAU	276	93	148	-192

(x 100)

Tableau I - Matrice des corrélations entre les descripteurs de l'arbre (anthropisation, rapport frondaison/tronc, crevasses, circonférence à 130 cm, proximité et hauteur) et les descripteurs des populations de ponte par arbre (effectif, taille, note d'*Ooencyrtus kuvanae*, taux de démantèlement).

Les coefficients de corrélation calculés entre les descripteurs des arbres et ceux des populations de ponte sont faibles (tabl. I) et les remarques sont à considérer avec beaucoup de prudence.

Les pontes sont plus nombreuses sur les arbres gros, ces derniers étant -rappelons-le-

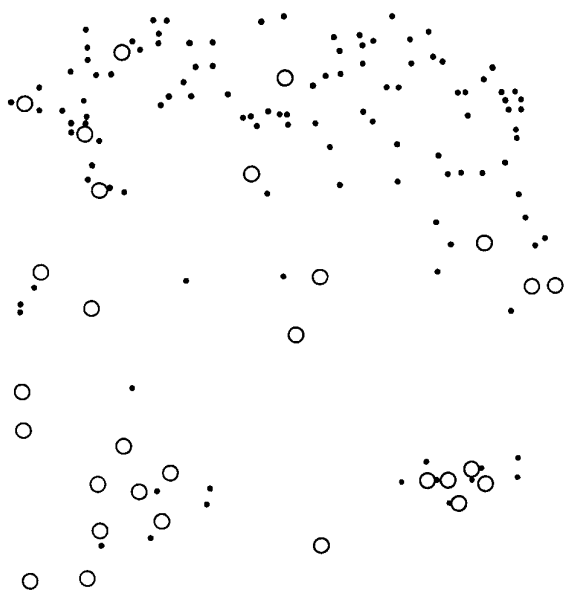


Fig. 6a - Cartographie des tailles moyennes des pontes par arbre.

Cercles: pontes de grand diamètre supérieur à 32,8 mm (moyenne).

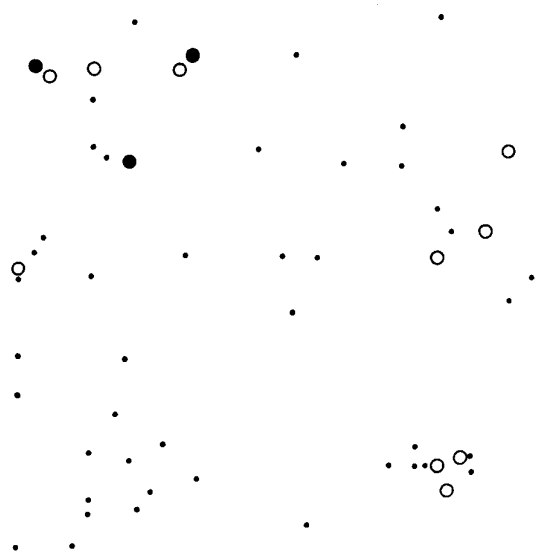


Fig. 6b - Cartographie de la note de démantèlement par arbre.

Parc d'arbres restreint aux 57 qui ont plus de 10 pontes. Cercle plein: TMD sup. à 2,3; cercle vide: TMD entre 2,3 et 1,3; point: TMD inf. à 1,3.

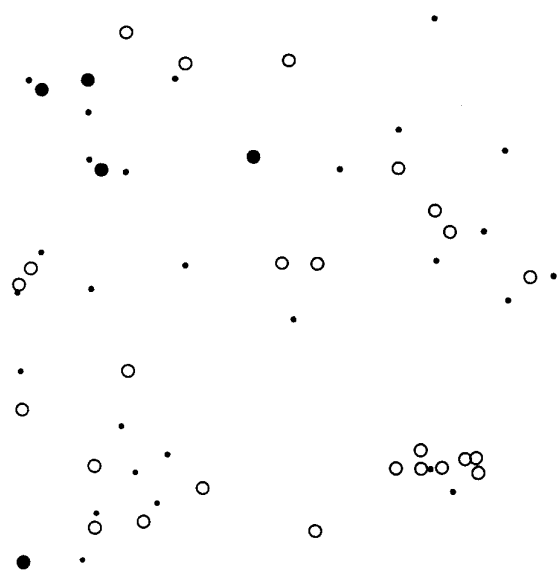


Fig. 6c - Cartographie de la note moyenne d'*Ooencyrtus* par arbre.

Parc d'arbres restreint aux 57 qui ont plus de 10 pontes. cercle plein: O.K sup. à 2,3; cercle vide: O.K entre 2,3 et 1,7; point: O.K inf. à 1,7.

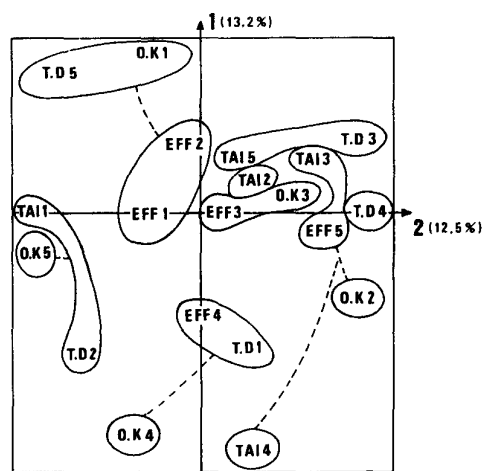


Fig. 6d - Représentation des 57 arbres (hébergeant plus de 10 pontes) d'après les caractéristiques moyennes des pontes, dans le plan des facteurs 1 et 2 de l'AFC.

EFF: effectif; TAI: taille; O.K.: note d'*Ooencyrtus*; T.D: taux de démantèlement. Les entourages réunissent les variables les plus proches, les lignes tiretées joignent les variables ou groupes de variables "apparentées". Les variables (modalités) les plus déterminantes pour les axes 1, 2 et 3 sont respectivement (TAI4, O.K1, O.K4), (TAI3, TAI2, T.D5) et (O.K3, O.K1).

souvent hauts et peu abîmés. Les *Ooencyrtus* semblent favorisés dans le cas d'arbres dominés (note élevée de "proximité"); une forte action des prédateurs-démanteleurs semble liée à des arbres de petites dimensions. Les crevasses sont associées à des effectifs élevés de pontes grandes et démantelées.

L'examen des populations de pontes par arbre montre à côté d'un très net gradient d'effectifs, une diversité importante des autres descripteurs de ces populations, lesquelles ne s'organisent pas en gradient, mais tout au plus en groupes locaux (cas des prédateurs-démanteleurs).

Le gradient d'effectifs évident et la situation géographique des arbres les plus peuplés, très exposés aux vents dominants (cf. fig. 1, flèche), suggèrent en première analyse, que le peuplement de la zone s'est fait en 2 temps. Des chenilles nouveaux-nées sont transportées passivement par le vent depuis un "foyer" situé sur la lisière plus au nord (attesté par des témoignages); piégées par les grands arbres de l'avancée de la forêt, elles les colonisent. La diffusion vers l'intérieur du massif est postérieure (d'1 ou 2 générations). L'analyse ci-dessus nous fait considérer au contraire la situation comme résultant d'un peuplement synchrone de toute l'aire d'étude, qui a été plus intense en bordure qu'à l'intérieur en raison de phénomènes aérodynamiques liés à la répartition spatiale et à la silhouette des arbres. Les variations de la taille des pontes sont en règle générale des indicateurs de la phase gradologique; dans la situation étudiée, elles sont dues sans doute à des différences de valeur alimentaire des frondaisons des arbres correspondants, peut-être liées à leur phénologie en 1986. Les agrégats formés par les fortes valeurs du taux de démantèlement sont à expliquer par l'existence préalable à l'infestation par *L. dispar* de populations vivant d'autres ressources ou bien par un habitat particulièrement favorable, qui reste à définir (Cl. VILLEMANT, en cours).

IV - TYPOLOGIE DES PONTES

L'analyse sera faite sur 3 ensembles de pontes, dont les caractéristiques sont extraites des fichiers établis arbre par arbre. Successivement on traitera d'un ensemble de pontes prises sur plusieurs arbres, de toutes les pontes d'un unique arbre, de toutes les pontes d'un groupe de 13 arbres voisins.

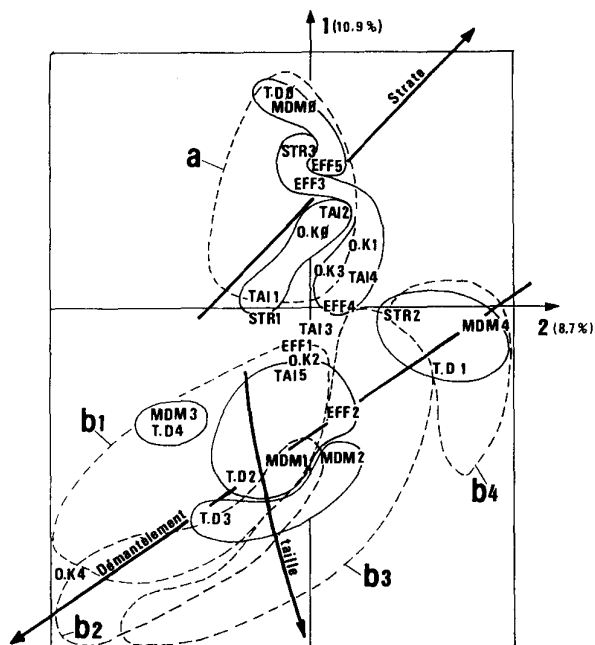


Fig.7a - Représentation de 165 pontes-échantillons d'après leurs caractéristiques dans le plan des facteurs 1 et 2 de l'AFC.

STR: strate; TAI: taille; O.K: note d'*Ooencyrtus*; T.D: taux de démantèlement; MDM: type de démantèlement; EFF: effectif des pontes sur l'arbre. Entourages selon les mêmes conventions qu'en fig. 3a et 7d. Les lignes tiretées délimitent les principaux groupes de pontes d'après un tri ascendant hiérarchique -hiérarchie du moment d'ordre 2- effectué sur les 4 premiers facteurs de l'A.F.C.). Variables les plus déterminantes: (T.D0, MDM0, MDM1), (CDM4, T.D1) et (MDM2, T.D3, T.D2).

L'analyse globale porte sur un fichier de 165 pontes constitué par échantillonnage dans l'ensemble des fichiers (1 arbre/3, entre 1 et 18 pontes par arbre, selon la taille de l'effectif présent).

Les descripteurs sont le n° de la strate (STR), la taille (TAI) (moy. = $31,8 \text{ mm} \pm 9,6$) la note d'*Ooencyrtus* (O.K) (moy. = $1,6 \pm 0,9$), le taux moyen de démantèlement (T.D) (moy. = $1,1 \pm 1,2$) le mode de démantèlement (MDM) (codes ACDT), l'effectif (moy. = $70,9 \pm 64,4$). Les valeurs de TAI, O.K et T.D sont distribuées unimodalemment.

Les pontes sont réparties en 5 classes de tailles et 5 classes d'effectifs et le tableau pontes-descripteurs, codé en disjonctif complet, est analysé par une AFC. La carte des modalités des descripteurs est donnée en fig. 7a; les groupes sont précisés par un tri.

On remarque l'opposition le long de l'axe 1 (vertical) entre fort démantèlement (modalités 4, 3, 2) et démantèlement nul. La note 4 de démantèlement et le type "D" (décapage), étroitement associés, sont, comme la note 4 d'*Ooencyrtus* isolés dans le nuage des variables. L'absence de manifestation d'*Ooencyrtus* (O.K 0) est proche des petites tailles des pontes. La lecture de cette carte factorielle suggère que les ennemis des oeufs sont plus efficaces en strates 2 et vis-à-vis de pontes de taille moyenne en effectifs assez faibles.

Projetés sur le même plan des facteurs 1 et 2, les arbres se répartissent nettement en 2 groupes (dont les "contours" sont tracés sur la fig. 7a). L'axe 1 oppose les pontes non démantelées (groupe a, abscisses positives) et les autres rassemblées dans le groupe b, plus hétérogène. Dans chacun de ces groupes les arbres s'ordonnent selon les gradients dont les plus visibles sont respectivement liés à la strate et au démantèlement (flèches sur fig. 7a).

Une analyse factorielle partielle est effectuée sur les 102 pontes non intactes (groupe b de la fig. 7a). La projection des pontes sur le plan des facteurs 1 et 2 (expliquant respectivement 11 et 10% de l'inertie totale) ne montre aucune structure; une classification automatique (hiérarchie du moment d'ordre 2) montre d'une part des groupes de variables liées tels (STR2, TAI4, T.D.1, O.K1, EFF5), (T.D0, O.K2, EFF4) et (STR1, TAI3 et MDM1) et d'autre part que ce groupe de pontes est composite. Le premier sous-ensemble, identique à b4 de l'analyse globale (fig. 7a), est caractérisé par de faibles valeurs de T.D et de O.K, liées à une taille et à des effectifs sur l'arbre importants, ainsi qu'à une localisation sur la strate 2. Il s'oppose aux 3 groupes, dont un, bien typé, correspond à b1 de la fig. 7a; il s'agit de pontes très démantelées (décapées), assez grandes, avec une note d'*Ooencyrtus* de 2. Au sein de chaque groupe, un "gradient" de strate apparaît.

L'étude des pontes d'un arbre est effectuée sur le chêne-liège n° 5 (correspondant au fichier le plus riche: 158 pontes). Sur cet arbre, ont été dénombrées sur les strates basse, moyenne et haute respectivement 98, 57 et 59 pontes.

Les pontes, en moyenne, ont une taille de $33,7 \pm 9,7$ mm, une note d'*Ooencyrtus* de $1,3 \pm 0,6$ et un taux de démantèlement de $0,9 \pm 1,2$.

Dans l'espace des facteurs de l'AFC, vues projetées sur le plan des facteurs 1 et 2 (fig. 7b), les pontes s'organisent en 2 groupes (a et b) et les descripteurs des pontes en agglomérats (non représentés); cette structure apparaît très semblable à celle dégagée par l'analyse globale ci-dessus.

Enfin, les caractéristiques des 202 pontes recensées des 13 arbres du groupe isolé, en bas à droite du plan, ont été rassemblées dans un fichier. Les valeurs moyennes de la taille ($33,7 \pm 9,3$), de la note d'*Ooencyrtus* ($1,8 \pm 1,0$) et du taux de démantèlement ($1,2 \pm 1,2$) sont assez proches des valeurs calculées sur les lots de pontes précédents. L'AFC conduit à une représentation très semblable (fig. 7c) aux deux précédentes; on note que les mêmes variables, ont, *grasso-modo*, les contributions les plus importantes aux axes (cf. légendes des fig. 7a, b et c).

Ainsi, quel que soit l'"échelle" de l'étude, les pontes -selon analyse- se répartissent en 2 catégories bien disjointes: celles qui ne sont pas démantelées, et qui sont plutôt en haut des arbres, et celles qui le sont. A l'intérieur de chacune de ces catégories, se manifestent des gradients; le plus net est celui de démantèlement, dans la seconde catégorie. Les différences de taille ne structurent pas l'ensemble des pontes. Il en est de même des notes d'*Ooencyrtus* dont on a déjà évoqué la mauvaise représentativité et dont la position sur le plan factoriel est modifiée par l'attribution de la note 2 (moyenne) aux pontes complètement démantelées (T.D 4). A chaque intensité

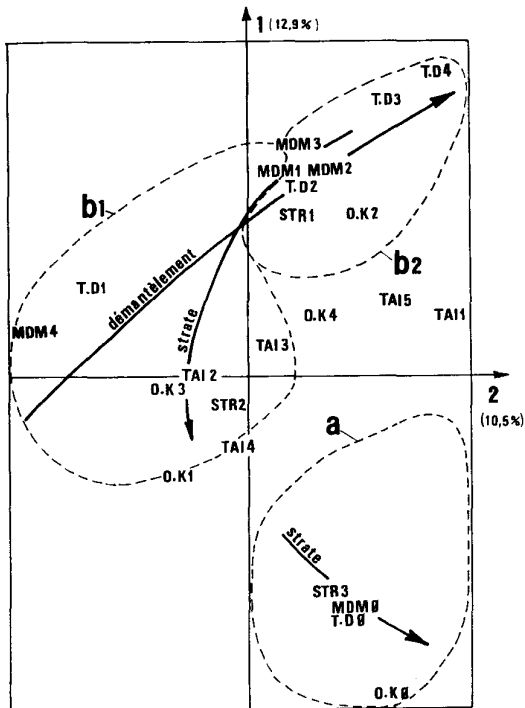


Fig. 7b - Représentation des 158 pontes de l'arbre n° 5.

Code comme en fig. 8a. Variables les plus déterminantes: (T.D0, MDM0, MDM1), (MDM4, T.D1, T.D4, O.K2), (T.D3, MDM2, STR3).

de démantèlement, correspond nettement un mode : (1<--->T, 2<--->A, 3<--->D; ceci tient beaucoup à une forte redondance entre ces notations.

La caractérisation de l'état des pontes par la note d'*Ooencyrtus* et par le TMD est très imparfaite. Le procédé a surtout l'avantage d'être non-destructif et de permettre, le cas échéant, d'analyser une évolution. Il est relativement rapide à relever, autorisant la prise en compte de très nombreuses pontes. Les relations entre ces notations et le déficit réel en oeufs (FRAVAL *et al.*, 1980) sont à vérifier.

D'un point de vue plus général, on constate que plusieurs échantillons, différents, des pontes de *L. dispar* présentes sur les 143 arbres (3,5 ha) du dispositif donnent les mêmes renseignements tant pour les valeurs moyennes des descripteurs que pour la structure de ces ensembles. Ceci, joint aux conclusions de l'étude des pontes par arbre, indique que l'on est en présence d'une seule population, globalement homogène, pouvant être correctement décrite par des échantillons divers et restreints. Une première conséquence est qu'on dispose d'une certaine latitude pour déterminer l'échantillon "représentatif" de la population de *L. dispar*, ce dernier peut à la limite, ne comporter que les pontes d'un arbre. De nombreux enseignements relatifs à l'optimisation de l'échantillonnage sont à tirer de la base de données constituée. Ceci fera l'objet d'une étude ultérieure.

Mais, de même que pour déterminer la "personnalité phénologique" de l'arbre, plusieurs années d'observations successives sont nécessaires pour évaluer l'influence particulière de chaque arbre sur la répartition, la taille, la survie des pontes.

L'examen (partiel) des pontes de la nouvelle génération (1987-1988) -très insuffisant pour traiter de cette question- sera rapporté plus loin, après une brève description des situations observées entre l'éclosion et la fin de la génération.

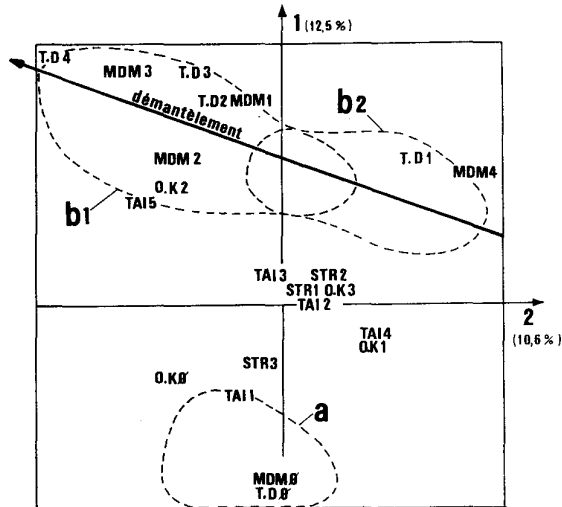


Fig. 7c - Représentation des 202 pontes des 13 arbres du petit bosquet isolé.

Code comme en fig. 8a et 8b. Variables les plus déterminantes: (T.D0, TMD0), (MDM4, T.D1) et (TAI3, T.D4).

V - OBSERVATIONS SUR LES CHENILLES ET CHRYSALIDES DE *L. DISPAR*.

La fig. 8 indique la chronologie des événements marquant l'évolution de la population de *L. dispar* à El Hanchat.

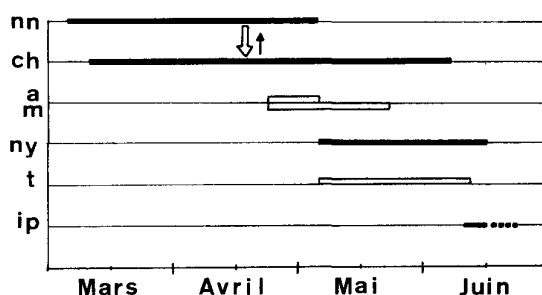


Fig. 8 - Chronologie du développement de la population de *Lymantria dispar*.

nn: chenilles nouveau-nées sur la ponte;
 ch: chenilles sur feuillage; a: *Apanteles*;
 m: *Meteorus*; ny: chrysalides; t: Tachinaires;
 ip: imagos et pontes. Flèche blanche: traitements insecticides, flèche noire: pic d'éclosion au laboratoire.

Les éclosions sont étalées sur 2 mois, du 5 mars au 6 mai environ. Le pic se situe mi-avril, le 18 avril pour des pontes rapportées au laboratoire (RAMZI, 1987, non publ.). Le 18 mars, des éclosions en masse -pontes couvertes de chenilles nouveaux-nées- sont remarquées sur la strate basse des arbres, le phénomène gagnant ensuite lentement le haut des arbres.

Les dernières éclosions sont le fait de pontes cachées dans les creux du tronc des arbres. Le cinétique des éclosions n'a pas été notée avec précision; il serait intéressant d'analyser la structure spatio-temporelle du phénomène et ses relations avec les micro-climats présents.

Le traitement programmé (II.2) est réalisé le 16 avril, alors que l'on détecte les premières chenilles de 3ème stade. 4 jours plus tard, la structure d'âge de la population de *L. dispar* est estimée à 40% d'oeufs non éclos, 20% de L1, 35% de L2 et 5% de L3. Aucun effet de ce traitement n'est constaté par la suite, ni sur *L. dispar*, ni sur les autres phyllophages: *Periclista* sp. (Hym. *Tenthredinidae*), *Coeliodes ruber* (Marsh), (Col. *Curculionidae*), *Orgyia trigotephras* (L.) (Lép. *Lymantriidae*). La préparation à base de virus, testée par ailleurs au laboratoire (S. MERZOUK, non publ.), était défectueuse. Celle à base de *B. thuringiensis* n'a touché qu'une petite partie des chenilles du fait du mode d'application (par véhicule terrestre), du très grand étalement des éclosions, du renouvellement intense du feuillage à cette époque, et des pluies.

Les parasites des chenilles sont vus en effectifs tout à fait inhabituels. Le 6 mai, on estime à 60% la proportion de chenilles parasitées par *Apanteles* spp. et *M. pulchricornis*. Les cocons d'*Apanteles* apparaissent entre le 24 avril et le 8 mai, ceux de *Meteorus* entre le 28 avril et la fin mai. Les chenilles âgées sont victimes de la Tachinaire *Sturmia inconspicua* (Meig.), dans une proportion avoisinant les 10%. L'impact des parasites a prévenu la défoliation, qui est restée modeste (10 à 20% au plus de feuillage consommé). Le taux tout à fait exceptionnel de parasitisme est à rapporter -au moins en grande partie- à une excellente coïncidence phénologique hôte/parasite, et à la possibilité pour les parasites de développer plusieurs générations du fait du très grand étalement des cohortes.

Les premières nymphoses ont lieu à la mi-mai, les dernières début juin. L'étalement des cohortes se resserre, les parasites ayant éliminé les retardataires. Parmi les 85 chrysalides prélevées le 4 juin et mises en observation au laboratoire, 22 ont donné des adultes (3 mâles et 19 femelles, entre le 8 et le 16 juin); 42 étaient parasitées par *Brachymeria (Chalcis) intermedia* (Nees) (Hym. *Chalcididae*), 6 par une Tachinaire, la plupart des autres ayant pourri pour une cause indéterminée.

L'impact du parasitisme est relativement très élevé, exceptionnel en *Mamora* (CHAKIR et FRAVAL, 1985; FRAVAL, 1986a).

Les pontes de la nouvelle génération sont déposées entre le 4 et le 12 juin, date du dénombrement dont les résultats sont analysés ci-après.

VI - LES PONTES DE LA GÉNÉRATION 1987-1988

Les pontes sont dénombrées par arbre et par strates -comme en février 1987.

En moyenne, sur l'ensemble des 143 arbres du dispositif, les pontes sont un peu moins nombreuses que précédemment (15,7 pontes/arbre). Le gradient d'effectifs se maintient.

Par comparaison des effectifs des 2 générations successives, on a établi la carte de la fig. 9. Les effectifs décroissent notamment au niveau du petit bouquet de 13 arbres isolé. Les effectifs sont plus élevés dans une bande horizontale, en haut de la carte et sur 3 arbres isolés, parmi ceux proches des cabanes d'El Hanchat. Par superposition de cartes, on constate que cette structure ne correspond à aucune de celles étudiées jusque-là. En particulier, aucun lien avec la phénologie des arbres -interprétée comme l'offre de feuillage favorable- ni avec la partition traitement avec virus inactif/traitement avec *Bacillus thuringiensis* (fig. 9) n'apparaît. On formule l'hypothèse d'une action hétérogène des ennemis des chenilles et/ou des chrysalides, dont le déterminisme demeure inconnu.

Le traitement, par ACP puis tri, du fichier arbres x effectifs sur les 3 strates conduit à une carte factorielle (fig. 10) semblable à celle obtenue des pontes de la génération 1987 (fig. 5a). L'axe 1 (horizontal) sépare les arbres selon l'effectif total des pontes. Les arbres peuplés surtout sur la strate basse ont une abscisse positive selon l'axe 2 tandis que ceux où les pontes sont plus nombreuses dans la partie haute sont nettement distingués par l'axe 3 (abscisses négatives).

La comparaison avec la typologie présentée pour la génération précédente est faite par un tri "à la main". Parmi les arbres qui hébergent plus de 10 pontes 2 années de suite, 35 conservent le même schéma de répartition altitudinale des pontes, 12 en changent, et on note, alors dans ces cas, une diminution importante des effectifs de la strate basse. La stabilité, d'une année sur l'autre, semble la règle. L'arbre, par sa morphologie générale par la microtopographie de son écorce, sur laquelle évoluent, à la recherche de sites de chrysalidation et de ponte, les chenilles âgées et les femelles, offre un espace complexe sur lequel les pontes de l'insecte sont placées selon une structure assez stable.

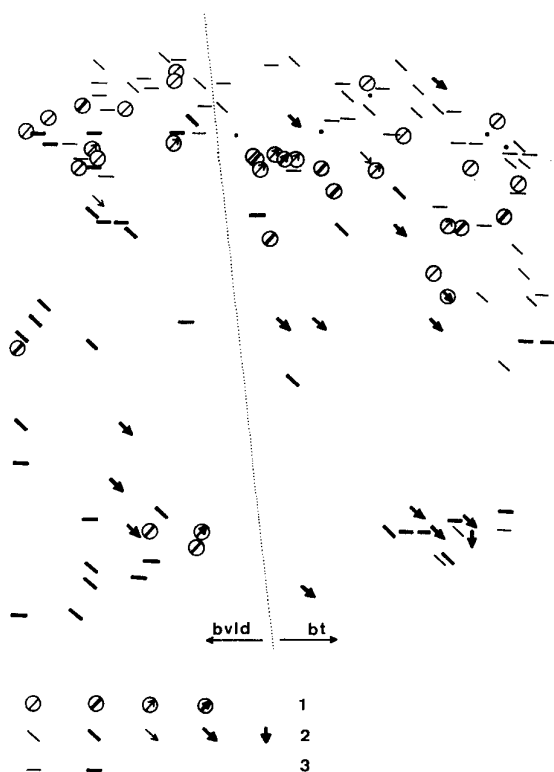


Fig. 9 - Cartographie de l'évolution des effectifs de pontes par arbre entre 1986-1987 et 1987-1988.

Traits et flèches inclinés: forte augmentation (1) ou diminution (2); Traits horizontaux (3) changement insignifiant. Traits et flèches gras; effectifs sup. à 10 pontes. Le trait pointillé sépare la zone traitée avec le virus (inactif) à gauche de la zone traitée par *Bacillus thuringiensis*, à droite.

Les variations constatées sont l'exception et plusieurs explications peuvent être avancées: modifications de l'arbre d'une année sur l'autre par mutilations (ébranchage, arrachage du liège, etc...), parasitisme et prédation localisées, perturbation des chenilles, chrysalides et femelles par l'homme.

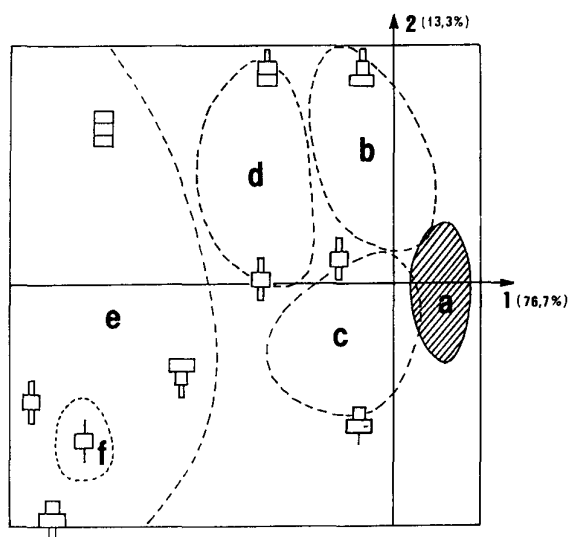


Fig. 10 - Représentation des 143 arbres d'après les effectifs de pontes des strates basse, moyenne et haute dans le plan des facteurs 1 et 2 de l'ACP (génération 1988).

Mêmes conventions qu'en fig. 5a. De (a) à (f), les effectifs de pontes par arbre sont, respectivement, de moins de 12, de 7 à 31, de 13 à 59, de 44 à 61, de 57 à 122 et de 119 à 130.

Cette étude demeure entachée d'imprécision, du fait de la difficulté avérée de distinguer, dans tous les cas, les pontes nouvellement pondues de pontes anciennes. Parmi ces dernières, certaines sont épargnées par les prédateurs-démanteleurs et, étant abritées, conservent une couleur soutenue. D'autre part, certaines ooplaques sont attaquées dès la ponte. Dans certains cas, seul l'examen des oeufs, après prélèvement de la ponte, permet de trancher. Un comptage tardif (février/mars) permet une discrimination plus aisée, les anciennes pontes étant détruites ou bien décolorées, mais beaucoup de pontes nouvelles sont déjà perdues par le démantèlement, le frottement du bétail, les mutilations des arbres, qui ne cessent jamais. La même difficulté en phase de rétrogradation de *L. dispar* a été relatée (FRAVAL *et al.*, 1980). La prise en compte de pontes anciennes risque d'accroître l'impression de stabilité inter-générationnelles.

CONCLUSIONS

La situation décrite dans ce travail, au travers d'analyses multivariées et de cartographies, est différente de celle que nous attendions *a priori*. La zone étudiée, relativement isolée de la subéraie et placée en lisière, sous le vent par rapport à une pointe de forêt très infestée antérieurement, peuplée d'arbres hétérogènes et coupée de clairières, a une physionomie contrastée. Or elle s'est révélée peuplée par *Lymantria dispar* selon un schéma grossièrement homogène, avec un unique gradient net, celui des effectifs de pontes par arbre. A l'évidence, nous avons observé une population installée. Les variations de l'intensité du parasitisme et de la prédation comme la répartition verticale des pontes ne relèvent d'aucun schéma simple. Les 3 échantillons analysés révèlent la même structure (les pontes intactes se distinguent nettement des autres) et fournissent des estimations correctes des valeurs moyennes des descripteurs des pontes.

Un dispositif d'échantillonnage réduit peut suffire donc pour connaître la population de *L. dispar* d'une superficie de 3,5 ha.

Les causes de cette homogénéité n'étant pas connues avec sûreté, il est impossible de généraliser ni de tirer des conclusions définitives quant au dessin de dispositifs expérimentaux. L'étude d'un transect (1 station tous les 100 m, 7 km de long) en forêt de la Mamora (FRAVAL *et al.*, 1980; FRAVAL, 1983b; FRAVAL, 1986b) nous a montré, en règle générale, des situations semblables. La rapide homogénéisation de la population, à partir d'immigrants (chenilles nouveaux-nées entraînées - très vraisemblablement- par le vent et arrêtées par les arbres de lisière), est due en premier lieu à un ensemble de déplacements inter-arbres. Les chenilles nouveaux-nées, en surpopulation, sont extrêmement mobiles; par contre les larves plus âgées ne se dépalacent que poussées par la famine (FRAVAL et EL YOUSFI, 1988); ces mouvements n'ont été étudiés que dans le cas particulier d'une sous-population en lisière de subéraie, en phase de culmination (FRAVAL et BENLAHBOUB-JAZOULI, 1984). L'homogénéisation est due au fait que les facteurs importants pour la survie de *L. dispar* sont répartis, à cette échelle, de façon aléatoire. Il en est ainsi de la qualité de l'alimentation, liée à la phénologie de l'arbre (FRAVAL, 1984; 1986b). En outre, pour des raisons diverses, les 2 traitements, appliqués chacun à une moitié du dispositif, ont été inefficaces et n'ont introduit aucune disparité.

Cette étude, d'autre part, confirme l'utilité des méthodes d'analyse multivariées associées aux représentations graphiques largement utilisées jusque là (QUESTIENNE et FRAVAL, 1977; FRAVAL *et al.*, 1978); elles complètent les statistiques simples pour mettre en évidence une structure dans un ensemble important de pontes, décrites par des paramètres quantitatifs et qualitatifs. L'A.F.C. fournit une représentation graphique et prépare une variable synthétique, reprise par une cartographie et/ou un tri. Dans le cas de la description de la phénologie, l'A.F.C. a permis un classement simple et utile des arbres, selon essentiellement leur précocité de débourrement. Ces méthodes intéressantes sont par ailleurs appliquées à des bases de données beaucoup plus importantes, relatives à un réseau de 240 stations réparties sur les 20 000 ha du Canton A de la Mamora (FRAVAL et RAMZI, en cours) et à un transect, étudié de 1976 à 1982 (FRAVAL, MAKHOUKH et CHORFI, en cours).

REMERCIEMENTS

A M. JARRY (I.B.E.A.S./C.N.R.S. Pau) pour ses suggestions, ses encouragements et ses conseils; à M. ROUX (C.E.P.E./C.N.R.S. Montpellier) et à P. DUMERLE (INRA Avignon) pour leur aide à la mise au point du manuscrit définitif.

BIBLIOGRAPHIE

- BROWN M.W., CAMERON E.A. (1982). Spatial distribution of adults of *Oencyrtus kuwanae* (Hymenoptera: Encyrtidae), an egg parasite of *Lymantria dispar* (Lepidoptera: Lymantriidae). *Can. Entomol.*, 114, 1109-1120.
- CAMPBELL R.W., HUBBARD D.L., SLOAN R.J. (1975). Location of Gypsy Moth pupae and subsequent pupal survival in sparse, stable populations. *Environ. Entomol.* 4 (4), 597-600.
- CHAKIR S., FRAVAL A. (1985). Les ennemis naturels de *Lymantria dispar* (L.) (Lép. Lymantriidae) en forêt de la Mamora (Maroc); étude le long d'un transect; 1976-1982. *Actes Inst. Agro. Vét. (Maroc)*, 5 (1-2), 27-36.
- FRAVAL A. (1983a). Méthode de lutte contre *Lymantria dispar* en subéraie marocaine. *Actes Inst. Agro. Vét. (Maroc)*, 2, 92-117.
- FRAVAL A. (1983b). Echantillonnage de *Lymantria dispar* en subéraie marocaine atlantique. In S. FRONTIER. *Stratégies d'échantillonnage en écologie animale*. Masson (Paris), 273-290.
- FRAVAL A. (1984). Influence de la qualité et la quantité de l'alimentation sur les fluctuations des populations de *Lymantria dispar* (L.) (Lép. Lymantriidae) en forêt de la Mamora (Maroc). *Agronomie*, 4 (9), 819-828.
- FRAVAL A. (1986a). La régulation des populations de *Lymantria dispar* (L.) (Lép. Lymantriidae) en subéraie marocaine atlantique: effets du climat, des entomophages et des facteurs anthropiques. *Zeitschr. angew. Entomol.*, 102 (1), 38-52.

- FRAVAL A. (1986b). Observations sur la phénologie du chêne-liège, arbre nourricier du Bombyx disparate en forêt de la Mamora (Maroc).
Laroka 86. 3. Doc. Dépt. Zool. I.A.V. Hassan II (Rabat), 1-28.
- FRAVAL A. (1988). Les recherches sur *Lymantria dispar* au Maroc; présentation générale.
Ann. Rech. for. Maroc (sous presse).
- FRAVAL A., HERARD F., JARRY M. (1978). Méthodes d'échantillonnage des populations de pontes de *Lymantria dispar* (Lép. *Lymantriidae*) en Mamora (Maroc).
Ann. Zool. Ecol. Anim., 10 (2), 267-279.
- FRAVAL A., DI-PIETRO J.P., QUESTIENNE P. (1979). Compte-rendu du séminaire tenu à Rabat du 5 au 7 février 1979 sur *Lymantria dispar*. Doc. Labo. Zool. I.A.V. Hassan II (Rabat), 100 pp. + ill.
- FRAVAL A., QUESTIENNE P., JARRY M. (1980). Démographie de *Lymantria dispar*. (L.) en subéraie de la Mamora; étude le long d'un transect; 1976, 1977, 1978.
Ann. Rech. for. Maroc, 20, 3-64.
- FRAVAL A., MAZIH A., EL YOUSFI M., SAIDI S., CHAKIR S. (1981). Introduction du *Baculovirus* de *Lymantria dispar* (L.) en forêt de Mamora (Maroc).
Ann. rech. for. Maroc, 21, 297-315.
- FRAVAL A., BENLAHBOUB-JAZOULI H. (1984). Etude de *Lymantria dispar* L. (Lép. *Lymantriidae*) en lisière de subéraie: forêt de la Mamora, Maroc.
Actes Inst. Agro. Vét. (Maroc), 4 (1), 119-128.
- FRAVAL A., EL YOUSFI M. (1988). Les déplacements de *Lymantria dispar* en subéraie marocaine atlantique.
Ann. Rech. for. Maroc (sous presse).
- HERARD F. (1978). Comportement des adultes d'*Ooencyrtus kuvanae* (Howard) (Hym: *Encyrtidae*) parasite oophage de *Lymantria dispar* (L.) (Lép.: *Lymantriidae*) en forêt de Mamora (Maroc).
Ann. Zool. Ecol. anim., 10 (4), 603-611.
- HERARD F. (1979). Action des ennemis naturels de *Lymantria dispar* (Lép. *Lymantriidae*) en forêt de Mamora (Maroc).
Entomophaga, 24 (2), 163-175.
- HERARD F., FRAVAL A. (1980). La répartition et les ennemis naturels de *Lymantria dispar* (L.) (Lép. *Lymantriidae*) au Maroc en 1973-1975.
Acta Oecologica, Oecol. Applicata, 1 (1), 35-48.
- LANCE D., BARBOSA P. (1982). Host tree influence on the dispersal of late instar gypsy moth, *Lymantria dispar*.
Oikos, 38, 1-7.
- QUESTIENNE P., FRAVAL A. (1977). Etude des caractéristiques de la population des pontes de *Lymantria dispar* (L.) sur un chêne-liège en forêt de Mamora.
Ann. Rech. for. Maroc, 17, 126-144.
- ROUX M. (1985). Algorithmes de classification.
Masson (Paris), 151 pp.
- VILLEMANT C., FRAVAL A., RAMZI H. (1989). Répartition intra- et inter-arbre de la mortalité des oeufs de *Lymantria dispar* L. (Lép. *Lymantriidae*) due aux insectes parasites et prédateurs, à El Hanchat (forêt de la Mamora, Maroc). (en cours).
- WESELOH R.M. (1972). Influence of Gypsy moth egg mass dimensions and microhabitat distribution on parasitization by *Ooencyrtus kuvanae*.
Ann. Entomol. Soc. Amer., 65 (1), 64-69.
- WESELOH R.M. (1983). Population sampling method for cocoons of the gypsy moth (*Lepidoptera: Lymantriidae*) parasite, *Apanteles melanoscelus* (*Hymenoptera: Braconidae*), and relationship of its population levels to predator and hyperparasite induced mortality.
Environ. entomol., 12 (4), 1228-1231.

The invertebrate fauna in sandy shores of Lake Vico (Italy): its use in a trophic evaluation of littoral sediments.

L. MASTRANTUONO*
C. LA ROCCA*

SUMMARY - The zoobenthos in sandy shores of Lake Vico was analysed in sites differently influenced by the surrounding cultivations in order to test its role in the assessment of environmental quality.

The fauna, comprising 59 taxa, was largely represented in density and species richness by Oligochaeta, Diptera Chironomidae, Nematoda and Copepoda.

The distribution and abundance of bioindicator taxa and the measure of some biotic indices allowed the different trophic level in the sediments at the sites of sampling to be revealed and thus also early stages of environmental deterioration.

RESUME - Les invertébrés associés aux sédiments sableux du lac de Vico ont été analysés dans des stations différentes soumises à l'impact des terrains agricoles environnants dans le but de tester le rôle de cette communauté dans une appréciation de la qualité du milieu.

Le peuplement comprenait 59 taxa, les plus abondants et diversifiés étant les oligochètes, les chironomides, les nématodes et les copépodes.

La distribution et les densités de bioindicateurs et la mesure de certains indices biologiques ont permis de révéler différents niveaux trophiques dans les sédiments et les premiers stades de détérioration de l'environnement.

MOTS CLES : Invertebrates, sandy bottom, trophic evaluation.

INTRODUCTION

In recent years several authors (ERMAN, 1973; NOCENTINI, 1973; FRENZEL, 1979 ; COLE & WEIGMANN, 1983; WINNELL & JUDE, 1984) adressed their attention to studies concerning the invertebrates living in littoral sediments for the main purpose to clarify the interactions between organisms and substratum.

The community associated with sandy shores in lakes is composed of a varied fauna, largely represented by Oligochaeta and Diptera Chironomidae from both the qualitative and quantitative points of view. The widely ascertained role of these organisms as bioindicators of water quality in profundal bottoms (MILBRINK, 1978; SAETHER, 1980; WASSON, 1984; LANG, 1984, 1985) suggested the possibility of using the presence of those invertebrates in littoral sediments for the same purpose. In fact, a previous study (MASTRANTUONO, 1986) of the zoobenthos in sandy shores of Lake Nemi, affected by heavy organic pollution, gave concrete evidence of a direct relation between the composition of the community and the environmental quality at the sites of sampling.

*Dipartimento di Biologia Animale e dell'Uomo, Univ. "La Sapienza", Roma
Viale dell'Università 32 - 00185 ROMA, ITALIA.

So this investigation of the sandy bottom community of Lake Vico was aimed : a) at verifying the importance of some biological indicators and structural parameters of the community in an evaluation of environmental quality of the littoral sediments; b) at contributing to the knowledge of the fauna composition in lacustrine marginal areas.

I - STUDY AREA AND PHYSICOCHEMICAL CHARACTERISTICS

Lake Vico, located at 510 m a.s.l. in a volcanic area (North of Rome) covers an area of 12.081 km², and has a perimeter of 16.9 km and a maximum depth of 48.5 m (Fig. 1). The water level is regulated by an artificial effluent, which greatly reduces the lacustrine surface area in the flat North and North-West zones, where over the last 15 years hazel nut orchards have gradually extended almost down to the shoreline. The tilled land is periodically treated with fertilizers and pesticides.

A previous investigation (GERLETTI, 1971), classified the lake as mesotrophic and under natural condition, in view of the absence of any extensive pollution sources and to the limited agricultural activity on the surrounding lands. The physicochemical analyses, carried out during this study in the water column 0-40 m (station s, Fig. 1) showed high pH values (from 7.2 and 8.8) and low quantities of nutrients (P total: 21 µg/l; N-NO₃: 13 µg/l; N-NH₃: 18 µg/l; N-NO₂: 0.8 µg/l, annual averages). The oxygen values were high in winter at all depths (about 10 mg/l), while in summer and early autumn a considerable deoxygenation was observable below depths of 30 m (0.2 mg/l). Transparency reached its maximum value in summer (13 m, annual mean: 6.5 m). The lake is monomictic with summer stratification. During the year the temperature varied from 6.5 °C (February) to 25 °C (August) in superficial waters, and from 6.2 °C to 9 °C in the profundal ones.

On the whole these data are still indicative of an oligo-mesotrophic condition in the waters (O.E.C.D. report, 1982), although the extensive and prolonged deoxygenation in the hypolimnion, not observed in the previous study (GERLETTI, 1971), may be a symptom of organic enrichment in the profundal sediments, which generally represents the first sign of environmental deterioration.

II - MATERIAL AND METHODS

The samples of littoral sand were collected bimonthly from March 1985 to March 1986 in four stations (A, B, C, D, Fig. 1), chosen in the northern part of the lake, in sites differently influenced by the cultivations. The choice was also related to the presence of the substratum, the lacustrine perimeter being almost completely bordered by reed-ticket. The stations A and B were located close the cultivated lands, so a large amount of fine material enriched the littoral sand; the station C was relatively distant from the cultivated area and the substratum was mainly composed by coarse sand; the station D was located some distance from the cultivations and its substratum was always composed by coarse sand.

The material was taken at a depth of 0.1-1 m using a grab (sampling area: 42 cm²). Sampling was replicated for each station and date. The material was preserved in 10% formalin and coloured with Bengal Rosa. The macrobenthos was sorted by visual method and the meiobenthos under a dissecting microscope at 30 x magnification, after centrifugation of the sample in order to separate sand grains.

The community structure was analysed using the Shannon diversity (MARGALEF, 1957), the evenness (PIELOU, 1966) and the equitability (LLOYD & GHELARDI, 1964). Similarity matrices between stations were obtained using the qualitative QS index (SØRENSEN, 1948) and the quantitative PSc index (RENKONEN, 1938).

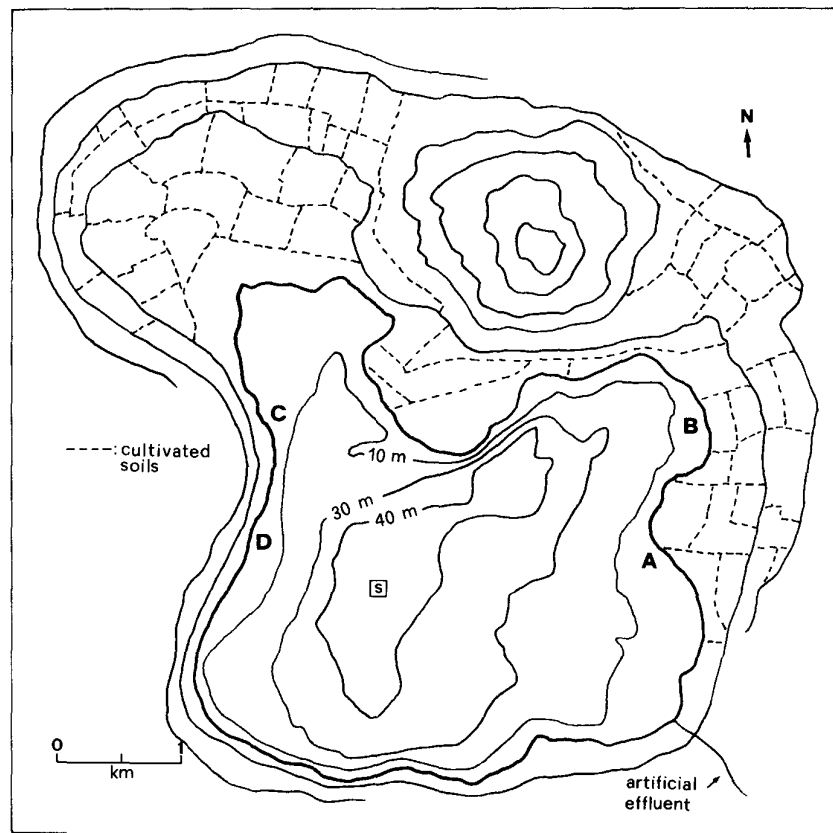


Fig. 1 - Map of Lake Vico and location of the sampling stations (A, B, C, D).

III - DISCUSSION

1 - Invertebrate fauna

The fauna was composed by 59 taxa including 42 species, 13 genera and 4 higher taxa (Tab. 2). Oligochaeta, Diptera Chironomidae, Nematoda and Copepoda constituted both qualitatively and quantitatively the bulk of the community (Tab. 1), in agreement with the observations on Lake Nemi. The remaining groups, on the whole comprising a small number of taxa, were distributed only in some stations and showed very low abundances.

The number of taxa identified in Lake Vico (59) was lower than in Lake Nemi (65), due to the lack of some zoological groups such as Turbellaria, Isopoda, Hydracarina and a few others, usually common on the substratum considered. As may be expected in littoral zones the majority of the taxa have wide ecological ranges and a large geographical distribution in lakes.

Oligochaeta showed the highest densities at station B (36009 ind/m²) and secondarily at station C (23341 ind/m²) and A (20009 ind/m²). A large part of these oligochaetes was represented by the tubificid *Limnodrilus hoffmeisteri*, considered by several authors (ASTON, 1973; LANG & LANG-DOBLER, 1979; MILBRINK, 1983) one of the best indicators of organically enriched sediments. This species accounted for a high percentage of both total oligochaetes and total fauna at stations A, B and C (Tab. 3).

Only at station D, which was unaffected by the cultivations, did the densities of *L. hoffmeisteri* clearly appear to be low. Also other tubificids, such as *Limnodrilus udekemianus*, *Aulodrilus plurisetus* and *Potamothrix heuscheri*, considered indicators of meso-eutrophic condition (MILBRINK, 1983; BAZZANTI & LAFONT, 1985), showed appreciable densities mainly at stations A, B and C. On the contrary, a previous investigation on littoral and sublittoral zoobenthos in the lake (NOCENTINI, 1973), carried out on the bottom at depths of 3 to 15 m in sites corresponding approximately to stations A and C revealed only moderate densities of these indicator tubificids. Although the NOCENTINI's investigation (1973) did not refer exactly to the same biocoenosis, this comparison suggests the possibility of an increase of tubificids in the last decade in littoral bottoms of the areas influenced by the cultivations. Oligochaeta Naididae, typical of littoral zones, generally accounted for moderate percentages. They mostly included several taxa, although the majority were found only at station C, where also the highest abundances have been recorded.

Tab. 1 - Mean annual densities (ind/m²) and respective percentage values of the zoological groups at the sampling stations (A, B, C, D).

Stations	Densities				Percentages			
	A	B	C	D	A	B	C	D
Nematoda	4640	3593	8159	10650	9.0	7.3	20.8	43.6
Oligochaeta	20009	36009	23341	4700	39.0	73.6	59.6	19.3
Cladocera	-	-	595	-	-	-	1.5	-
Copepoda	24905	1809	4233	4244	48.5	3.7	10.8	17.4
Ostracoda	-	-	255	-	-	-	0.6	-
Odonata	-	48	-	-	-	0.1	-	-
D. Chironomidae	1751	7235	2464	4799	3.4	14.8	6.3	19.7
D. Ceratopogonidae	-	190	-	-	-	0.4	-	-
Trichoptera	-	-	17	-	-	-	0.04	-
Bivalvia	34	48	102	-	0.07	0.1	0.3	-

Diptera Chironomidae, which include a high number of taxa, displayed comparatively high percentage values and densities at stations B and D (Tab. 1). *Tanytarsus*, *Cryptochironomus* and *Polypedilum* represented the chironomids largely distributed at all stations (Tab. 2). The comparison with the data of NOCENTINI (1973) shows at station C a quite similar qualitative and quantitative structure, characterized by the dominant presence of the above mentioned taxa and of *Stictochironomus*, *Pseudochironomus* and *Paratendipes*, which constituted a good proportion of total Chironomidae. On the whole no significant densities of indicator taxa can be recorded, in agreement with observations by some authors (KANSANEN *et al.*, 1984), who, testing a model of lacustrine typology on Diptera Chironomidae, found no associations of indicator chironomids in littoral zones, unlike what was observed in profundal bottoms.

Nematoda reached relatively high densities (Tab. 1), mainly at stations C and D, probably due to the presence of coarse sand, which seems to be a factor favouring the numerical increase of these organisms (NALEPA & QUIGLEY, 1983). Grain size and organic content in the sediments appear to be the main factors influencing the qualitative and quantitative composition of the fauna in sandy shores, although some authors (McMURTRY *et al.*, 1983) have pointed to the importance of the amount of microbial constituents as food source, mainly for tubificids. These difference in ecological requirements may partially account for a tendency toward an inverse trend between the abundances of Oligochaeta and Nematoda in the stations (Tab. 1), a phenomenon already observed in Lake Albano, where a negative correlation between the percentage values of these groups was found (MASTRANTUONO, unpubl. data). Moreover, the percentage values of Nematoda in the lakes Vico and Albano are considerably higher than in the organically polluted Lake Nemi (MASTRANTUONO, 1986), where the presence of Nematoda showed a further

decrease in the more polluted stations. These observations suggest the hypothesis that an increase of fine organic matter in the sediments is an unfavourable condition for littoral Nematoda, which could take on some interest as bioindicators.

Copepoda comprised a few dominant taxa such as Harpacticoida, *Paracyclops affinis* and *Eucyclops serrulatus* (Tab. 2). Harpacticoida, with a preference for living in coarse sediments, showed high densities at stations C and D, whilst *P. affinis* showed the highest density at station A, where it represented the dominant taxon. No particular significance can be attributed to this exceptional numerical increase. On the other hand, the possible role of cyclopids as bioindicators of trophic level in bottom lacustrine substrata certainly expects to be better clarified.

Tab. 2 - List of the collected taxa, their densities (annual averages, ind/m²) and percentage values at the sampling stations (A, B, C, D).

Stations	A	B	C	D	A	B	C	D
Nematoda								
<i>Monhistera stagnalis</i> BASTIAN	-	-	-	1159	-	-	-	4.7
<i>Plectus</i> sp.	1686	130	5574	3022	3.6	0.3	14.2	12.4
<i>Ethmolaimus pratensis</i> DE MAN	-	-	812	1159	-	-	2.1	4.7
<i>Trypila glomerans</i> BASTIAN	-	-	416	-	-	-	1.1	-
<i>Tobrilus pellucidus</i> (BASTIAN)	903	24	167	2910	1.8	0.05	0.4	11.9
<i>Tobrilus gracilis</i> (BASTIAN)	57	-	171	1484	0.1	-	0.4	6.1
<i>Ironus tenuicaudatus</i> DE MAN	315	1420	-	-	0.6	2.9	-	-
<i>Mylonchulus sigmaturus</i> (COBB)	-	-	377	25	-	-	1.0	0.1
<i>Mononchus aquaticus</i> COETZEE	40	-	38	-	0.08	-	0.1	-
<i>Dorylaimus asymphydorus</i> ANDRASSY	1496	2019	513	893	2.9	4.1	1.3	3.7
<i>Paractinolaimus macrolaimus</i> (DE MAN)	-	-	90	-	-	-	0.2	-
Oligochaeta								
<i>Chaetogaster diastrophus</i> (GRUITHUISEN)	-	-	136	-	-	-	0.3	-
<i>Amphichaeta leydigii</i> TAUBER	1530	167	578	178	3.0	0.3	1.5	0.7
<i>Dero digitata</i> (MÜLLER)	-	333	-	40	-	0.7	-	0.2
<i>Pristina loreli</i> FIGUET	17	-	578	-	0.03	-	1.5	-
<i>Pristina aequisetata</i> BOURNE	-	-	170	-	-	-	0.4	-
<i>Pristina longiseta</i> EHREMBERG	-	-	85	-	-	-	0.2	-
<i>Pristina</i> sp.	136	-	272	20	0.3	-	0.7	0.08
<i>Nais simplex</i> FIGUET	-	-	187	99	-	-	0.5	0.4
<i>Nais elinguis</i> MÜLLER	-	-	748	-	-	-	1.9	-
<i>Nais variabilis</i> FIGUET	68	-	272	119	0.1	-	0.7	0.5
<i>Nais communis</i> FIGUET	238	24	969	79	0.5	0.05	2.5	0.3
<i>Psammoryctes barbatus</i> (GRUBE)	-	-	1263	309	-	-	3.2	1.3
<i>Psammoryctes albicola</i> (MICHAELSEN)	-	85	-	-	-	0.2	-	-
<i>Potamothenix heuscheri</i> (BRETSCHER)	868	42	421	-	1.7	0.08	1.0	-
<i>Aulodrilus plurisetata</i> (FIGUET)	543	1302	526	-	1.0	2.6	1.3	-
<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> CLAPARÈDE	12695	27940	16286	1217	24.8	57.0	41.6	5.0
<i>Limnodrilus udekemianus</i> CLAPARÈDE	3527	5851	-	2433	6.9	12.0	-	10.0
<i>Limnodrilus claparedeanus</i> RATZEL	353	148	-	-	0.7	0.3	-	-
Enchytraeidae	34	119	850	159	0.06	0.2	2.2	0.6
Cladocera								
<i>Pleuroxus striatus</i> SCHOEDLER	-	-	68	-	-	-	0.2	-
<i>Monospilus dispar</i> SARS	-	-	17	-	-	-	0.04	-
<i>Alona rectangula</i> SARS	-	-	170	-	-	-	0.4	-
<i>Biapertura affinis</i> (LEYDIG)	-	-	340	-	-	-	0.9	-
Copepoda								
<i>Macrocyclus albidus</i> (JURINE)	-	-	57	-	-	-	0.1	-
<i>Eucyclops serrulatus</i> (FISCHER)	34	1714	70	-	0.06	3.5	0.2	-
<i>Paracyclops affinis</i> (G.O. SARS)	24463	-	272	-	47.6	-	0.7	-
<i>Cyclops abyssorum</i> SARS	68	-	34	-	0.1	-	0.09	-
<i>Diacyclops crassicaudis</i> (G.O. SARS)	-	-	115	-	-	-	0.3	-
Harpacticoida	340	95	3684	4244	0.7	0.2	9.4	17.4
Ostracoda								
<i>Cypridopsis vidua</i> (O.F. MÜLLER)	-	-	255	-	-	-	0.6	-
Odonata								
<i>Orthetrum</i> sp.	-	48	-	-	-	0.1	-	-

continued Tab. 2

Stations	A	B	C	D	A	B	C	D
Diptera Chironomidae								
Orthoclaadiinae	-	-	20	46	-	-	0.05	0.2
<i>Parametriocnemus</i>	-	-	-	46	-	-	-	0.2
<i>Tanytarsus</i>	29	1232	415	301	0.06	2.5	1.1	1.2
<i>Procladius</i>	64	1252	-	-	0.1	2.6	-	-
<i>Chironomus</i>	-	48	-	-	-	0.1	-	-
<i>Cryptochironomus</i>	249	51	177	108	0.5	0.1	0.5	0.4
<i>Pseudochironomus</i>	-	-	218	60	-	-	0.6	0.2
<i>Stictochironomus</i>	946	-	1076	2380	1.8	-	2.7	9.8
<i>Cladopelma</i>	64	1498	-	-	0.1	3.1	-	-
<i>Polypedilum nubeculosum</i> gr.	-	967	-	-	-	2.0	-	-
<i>Polypedilum bicrenatum</i> gr.	235	1106	106	25	0.5	2.2	0.3	0.1
<i>Polypedilum breviantennatum</i> CHERNOVSKI	163	749	318	1773	0.3	1.5	0.8	7.3
<i>Dicrotendipes nervosus</i> gr.	-	-	42	-	-	-	0.1	-
<i>Paratendipes</i>	-	330	90	60	-	0.7	0.2	0.2
Diptera Ceratopogonidae								
<i>Culicoides</i>	-	190	-	-	-	0.4	-	-
Trichoptera								
<i>Ecnomus tenellus</i> (RAMBUR)	-	-	17	-	-	-	0.04	-
Bivalvia	34	48	102	-	0.06	0.1	0.3	-
Total	51195	48952	39162	24348				

2 - Quality evaluation

Two categories of indices were applied: a) qualitative (species richness) and quantitative (Shannon diversity, evenness and equitability) indices that provide an evaluation of the level of complexity of the community, which is generally related to the environmental status; b) trophic condition indices, in particular the Oligochaeta/Oligochaeta + Chironomidae ratio (WIEDERHOLM, 1980) and the TC (II) index (MILBRINK, 1983), which give an indication of the eutrophication degree of the sediments.

The O/O+C ratio, based on the observation that Oligochaeta increase in comparison to Chironomidae with increasing eutrophication, had already been applied in the sandy littoral of the polluted Lake Nemi, giving results in good agreement with the degree of pollution at the stations. In Lake Vico the index (Tab. 3) was high at the stations affected to varying degrees by the surrounding cultivations (A, B, C), and low at station D, far away the cultivated area. This confirms the validity of this simple index also in littoral zones for revealing situations of organic enrichment. Like the O/O+C ratio, the measure of the TC (II) index, calculated on the densities of four groups of indicator oligochaetes, emphasized the oligotrophic condition at station D (1.6) compared with the remaining stations.

In practice, the TC (II) index represents an useful attempt to quantify the importance of certain indicator oligochaetes (tubificids). Like the O/O+C ratio, it was proposed for communities of more profundal sediments, but this type of index is of interest also for marginal sediments where tubificids are usually highly abundant, although the possibility of over-estimating a single aspect of a community generally characterized by a high number of taxa and influenced by very numerous factors must be taken into account. In these terms an indication of eutrophication did not necessarily correspond to deterioration in the fauna structure. In fact the analysis of the diversity (H), evenness and equitability (Tab. 3) showed low values only at stations A and B, which were also qualitatively very similar (Tab. 4, QS values), while station C was characterized by high values of H, evenness and species richness, which are all signs of a more balanced community structure in spite of the high trophic level in this zone. Station D clearly differs from the others with regard to all parameters examined. It

was in fact characterized by high diversity, very high evenness and equitability values and an oligotrophic condition (high values of O/O+C and TC II), that certainly supports the low diversification and the low quantitative similarity (Tab. 4, PSc values) with stations A and B, which can be considered clearly deteriorated.

Tab. 3 - Values of some parameters of the community structure at the sampling stations (A, B, C, D). Shannon diversity (H), Oligochaeta/Oligochaeta+Chironomidae ratio (O/O+C) and TC (II) were calculated on the annual averages. The densities are annual averages.

Stations	A	B	C	D
number of taxa	29	28	46	27
H	2.5	2.6	3.4	3.7
evenness	0.51	0.53	0.62	0.77
equitability	0.28	0.28	0.35	0.70
O/O+C ratio (%)	92	83	90	49
TC (II)	2.5	2.6	2.8	1.6
Total fauna (ind/m ²)	51195	48952	39162	24348
Total Oligochaeta (ind/m ²)	20009	36009	23341	4700
<i>L. hoffmeisteri</i> (ind/m ²)	12695	27940	16286	1217
<i>L. hoffmeisteri</i> /total fauna (%)	24.8	57.0	41.6	5.0
<i>L. hoffmeisteri</i> /total oligochaetes (%)	63.4	77.6	69.8	25.9

Tab. 4 - Matrices of qualitative (QS) and quantitative (PSc) similarity between the stations; PSc values have been calculated on the annual averages.

(QS)	A	B	C	D	(PSc)	A	B	C	D
A	-	73.7	64.0	60.7	-	38.4	38.5	24.7	
B		-	45.9	54.5		-	47.5	23.2	
C			-	60.3			-	40.8	
D				-				-	

This evaluation emphasizes how the structure of the community living in sandy shores quite clearly reflects the localized effect of a trophic impact due to the surrounding land. In agreement with the results referring to the polluted Lake Nemi, it seems to be confirmed that, in comparison to other zoological groups, Oligochaeta play an important role in an evaluation of environmental quality of marginal sediments, as observed in profundal bottoms. But also the possible importance of other groups, and particularly Nematoda, deserves to be ascertained through further investigations. Therefore, the study of the community associated with the sandy substratum allows early signs of eutrophication in the sediments to be recognized, together with the initial stages of environmental deterioration in littoral zones. In this light it must be emphasized that it is important to use several parameters of the community such as biotic indices and indicator organisms (i.e. species or other taxonomic levels) for an evaluation which is as correct as possible.

ACKNOWLEDGEMENTS

This investigation was partly supported by "Stabilimento Ittiogenico, Regione Lazio". We are grateful to Dr. E. Gelosi (Director of the so-called Institute) for his assistance in the organization of the field-work and to Dr. G. Nicotra, who kindly supplied physicochemical data.

REFERENCES

- ASTON R.J. (1973). Tubificids and water quality: a review.
Environ. Pollut., 5, 1-10
- BAZZANTI M. & LAFONT M. (1982). Variabilité des soies spermathécales de *Potamothenix heuscheri* (BRET-SCHER) (Oligochaeta, Tubificidae) dans le lac de Nemi et remarques sur la relation entre cet espèce et le degré de trophie des lacs.
Annls. Limnol., 21, 107-115.
- COLE R.A. & WEIGMANN D.L. (1983). Relationships among zoobenthos, sediments, and organic matter in littoral zones of western Lake Erie and Saginaw Bay.
J. Great Lakes Res., 9, 568-581.
- ERMAN D.C. (1973). Ordination of some littoral benthic communities in Bear Lake, Utah-Idaho.
Oecologia, 13, 211-226.
- FRENZEL VON P. (1979). Zönosen des litoralen Mikrozoobenthos im Bodensee.
Schweiz. Z. Hydrolog., 41, 383-394.
- GERLETTI M. (1971). Chimica. In: Limnologia ed ecologia dei laghi di Bolsena, Bracciano, Trasimeno e Vico: situazione attuale e prevedibili conseguenze derivanti da una loro utilizzazione multipla.
Ist. Ital. Idrobiol., Pallanza, 115-163.
- KANSANEN P.H., AHO J. & PAASIVIRTA L. (1984). Testing the benthic lake type concept based on chironomid associations in some Finnish lakes using multivariate statistical methods.
Ann. Zool. Fennici, 21, 55-76.
- LANG C. (1984). Eutrophication of Lakes Léman and Neuchâtel (Switzerland) indicated by oligochaete communities.
Hydrobiologia, 115, 131-138.
- LANG C. (1985). The oligochaete communities of the sublittoral as indicators of Lake Geneva eutrophication.
Arch. Hydrobiol., 103, 325-340.
- LANG C. & LANG-DOBLER B. (1979). The chemical environment of tubificid and lumbriculid worms according to the pollution level of the sediment.
Hydrobiologia, 65, 273-282.
- LLOYD M. & GHELARDI R.J. (1964). A table for calculating the 'equitability' component of species diversity.
J. Anim. Ecol., 33, 217-295.
- MARGALEF R. (1957). La teoria de la information en ecologia.
Mem. Real Acad. ciencias y artes de Barcelona, 32, 373-449.
- MASTRANTUONO L. (1986). Littoral sand zoobenthos and its relation to organic pollution in Lake Nemi (Central Italy).
Hydrobiol. Bull., 19, 171-178.
- McMURTRY M.J., RAPPORT D.J. & CHUA K.E. (1983). Substrate selection by Tubificid Oligochaetes.
Can. J. Fish. Aquat. Sci., 40, 1639-1646.
- MILBRINK G. (1978). Indicator communities of oligochaetes in Scandinavian lakes.
Verh. Internat. Verein. Limnol., 20, 2406-2411.
- MILBRINK G. (1983). An improved environmental index based on the relative abundance of oligochaete species.
Hydrobiologia, 102, 89-97.
- NALEPA T.F. & QUITLEY M.A. (1983). Abundance and biomass of the meiobenthos in nearshore Lake Michigan with comparison to the macrobenthos.
J. Great Lakes Res., 9, 530-547.
- NOCENTINI A.M. (1973). La fauna macrobentonica litorale e sublitorale dei laghi di Bolsena, Bracciano e Vico (Italia Centrale, Lazio).
Mem. Ist. Ital. Idrobiol., 30, 97-148.

- O.E.C.D. (Organization for Economic Cooperation and Development) (1982). Eutrophication of waters. Monitoring, assessment and control.
O.E.C.D., Parigi.
- PIELOU E.C. (1966). Species-diversity and pattern-diversity in the study of ecological succession.
J. Theoret. Biol., 10, 370-383.
- RENKONEN O. (1938). Statistisch-okologische Untersuchungen über die terrestrische Kafferwelt der finnischen Bruchmoore.
Ann. Zool. Soc. Zool. Bot. Fenn. Vanamo, 6, 1-231.
- SAETHER Q.A. (1980). The influence of eutrophication on deep lake benthic invertebrate communities.
Prog. Wat. Tech., 12, 161-180.
- SØRENSEN T. (1948). A method of stabilizing groups of equivalent amplitude in plant sociology based on the similarity of species content and its application to analysis of the vegetation on Danish commons.
Biol. Skr., 5, 1-34.
- WASSON J.G. (1984). L'utilisation des peuplements larvaires de Chironomidae (Diptera) pour la diagnose écologique des lacs: Essai d'application aux deux lacs de Clairvaux (Jura, France).
Rev. franç. Sciences de l'Eau, 3, 395-408.
- WIEDERHOLM T. (1980). Use of benthos in lake monitoring.
J. Wat. Pollut. Control. Fed., 52, 537-546.
- WINNELL M.H. & JUDE D.J. (1984). Associations among Chironomidae and sandy substrates in nearshore Lake Michigan.
Can. J. Fish. Aquat. Sci., 41, 174-179.

**Trophic ecology of a taxocenosis of mediterranean
Lacertidae***

C.J. POLLO
V. PEREZ-MELLADO****

RESUME - L'étude de 557 exemplaires de *Psammodromus algirus*, *Acanthodactylus erythrurus* et *Psammodromus hispanicus* dans une "dehesa" de *Quercus rotundifolia* dans la province de Salamanca (Espagne) et les données sur la disponibilité trophique mesurée dans les mêmes localités ont permis de caractériser l'alimentation de ces trois espèces ainsi que d'étudier leurs interactions dans cette niche écologique.

MOTS CLES : Ecologie trophique, Lacertidae, Iberia.

SUMMARY - The study of 557 specimens of *Psammodromus algirus*, *Acanthodactylus erythrurus* and *Psammodromus hispanicus* in a open forest of *Quercus rotundifolia* in the province of Salamanca (Spain), together with data on food availability obtained at the same site, allowed the characterisation of the diet of the three species and the study of their interactions along this dimension of their ecological niches.

Acanthodactylus erythrurus is the most stenophagus species, with a preferential consumption of Hymenoptera. *Psammodromus algirus* is outstanding in its euriphagy which is more pronounced than in *Psammodromus hispanicus*.

The three species seem to actively select certain prey types such as the larval forms of some insect orders, which feature a low chitin content, are large sized and easy to capture. The order Diptera shows negative electivity values, probably as a result of the hunting strategy adopted by these Lacertidae.

KEY WORDS : Trophic ecology, Lacertidae, Iberia.

*This work is included in the Interministerial Commission of Science and Technology research project C.I.C.Y.T. PB 86 - 0659.

**Departamento de Biología Animal y Parasitología, Facultad de Biología, Universidad de Salamanca. 37.071 - SALAMANCA (ESPAÑA).

INTRODUCTION

Within the context of a more extensive work on different aspects of the ecology of a taxocenosis of *Lacertidae* in an open holm-oak (*Quercus rotundifolia*) forest in the province of Salamanca (C.W. Spain), the use of trophic resources of the species present -*Psammodromus algirus*, *Acanthodactylus erythrurus* and *Psammodromus hispanicus*- has been analyzed.

Until now, none of the studies on the trophic dimension of the niche for Iberian *Lacertidae* has taken into account the trophic availability. Only the work of LIZANA et al., (1986) on an Amphibian community has offered data on food availability and its relationship with diet (Electivity).

The ecosystem encompassing the taxocenosis studied in the present work -the open holm-oak "Dehesa" of Central Spain- has special importance in the Mediterranean areas of the Iberian Peninsula with a continental climate. Its considerable extension, economic interest and the balance that has been achieved between production and conservation, make such areas ideal for the study of the functioning of herpetological communities in areas that are strongly affected by human activity, it also allows comparison of the results with those obtained in geographical areas where the species forming this taxocenosis are present.

MATERIALS AND METHODS

The study area is situated in the SW of the province of Salamanca. The zone where most sampling was carried out, with a surface of about 3 Km² and a mean height above sea level of 720 m., is located in the "Dehesa Boyal". It is mainly exploited by livestock raisers for pasture and acorns on an extensive regime.

The general vegetation of the zone, situated at the contact between the Supra- and Meso-mediterranean climatic floors (RIVAS-MARTINEZ, 1988), exhibits a complete dominance of the evergreen *Quercus rotundifolia* Lam., and has given rise to the most extensive and best conserved holm-oak forests of the province of Salamanca. The only other accompanying trees are isolated specimens of *Q.suber*, *Q.faginea* and in river beds or next to streams the ash (*Fraxinus angustifolia* Vahl.).

Accompanying shrubs are mainly represented by thyme-French lavender with a little rock-rose belonging to the alliance *Cistion laurifolii* Rivas Goday (1949) 1956 em. Rivas-Martinez 1979, that among other plants involves *Lavandula stoechas* (L) DC., *Thymus mastichina* L. and *Halimium viscosum* (Willk.) P. Silva, accompanied by *Cytisus multiflorus* L'Hér.

A total of 557 specimens were studied; of these 173 corresponded to *Psammodromus hispanicus*; 151 to *Acanthodactylus erythrurus* and 233 to *Psammodromus algirus*. The lizards were captured from May 1986 to April 1987. We sampled the study area every fortnight for one or two consecutive days, from sunrise until one hour often observing the last active lizard.

In *Psammodromus hispanicus* three age and sex classes were considered: adult males, adult females and juveniles (PASCUAL, 1986; POLLO & PEREZ-MELLADO, in press). The snout-vent length in females (\bar{x} = 44.93, range = 34.64-49.19 mm.) averaged larger than in males (\bar{x} = 42.28, range = 36.58-50.17 mm.); juveniles had a mean SVL of 34.8 mm. (range = 22.06-41.17 mm.). In *P.algirus* and *A.erythrurus* five age and sex classes were established: adult males, adult females, subadult males, subadult females and juveniles. In *P.algirus* adult males had a mean SVL of 70.23 mm.

		<i>P. algirus</i>	<i>P. hispanicus</i>	<i>A. erythrurus</i>
1986	May	33	16	33
	June	33	4	25
	July	62	30	56
	August	18	4	13
	September	26	68	24
	October	7	4	--
	November	--	--	--
	December	--	--	--
1987	January	--	--	--
	February	--	--	--
	March	17	18	--
	April	37	29	--

Table 1 - Number of samples of the three species captured during the study period.

range= 58.11-83.13 mm., which is slightly larger than that of the adult females (\bar{x} = 69.95 mm., range= 60.77-80.98mm.). In contrast, the subadult females average larger in SVL (\bar{x} = 46.67) than the subadult males (\bar{x} = 38.42 mm.). Juvenile *P. algirus* had a mean SVL of 30.50 mm. (range= 27.43-34.10 mm.).

Adult male *A. erythrurus* have a mean snout-vent length (\bar{x} = 73.23 mm., range= 62.58-81.76 mm.) slightly longer than the females (\bar{x} = 72.23 mm., range= 65-80.28 mm.). The subadult females (\bar{x} = 55.96 mm., range= 43.62-64.74 mm.) are also longer than the males of the same age class (\bar{x} = 50.1 mm., range= 37.8-60.62 mm.). The juveniles have a mean SVL of 39.54 mm (range= 30.88-47.07 mm.).

Diversity was calculated according to niche width after LEVINS (1968).

For the statistical study of the trophic matrix the numerical percentage and percentage of occurrence together with Simpson's dominance index were used.

Calculation of diversities and electivity was performed using programs conected for such purposes. The global analysis of feeding was conducted with the DIVACU program developed by Ll. Jover, X.Ruiz and G.Llorente of the University of Barcelona.

To quantify the selection occurring on predated on the different groups of prey present in the environment the IVLEV index was employed (IVLEV, 1961; in WATT, 1968) as modified by JACOBS (1974).

Statistical analyses were performed using the Systat and Statgraphics packages on a Bondwell 38-C P.C.

Trophic availability was studied using Tanglefoot adhesive traps, consisting of plastic Petri dishes 9 cm. in diameter filled with a layer of approximately 5 mm. thick of the adhesive; these were buried in the ground up to their tops. Ten such traps were placed in the different microhabitats occupied by the three species in two parallel lines 10 m. apart, this also being the distance separating the traps in a single row. The dishes were collected at monthly intervals from May 1986 to April 1987. We believe that this method reflects the relative abundance of the different prey groups in the environment and that it yields results similar to those obtained by other methods, such as the "Pitfall" traps used in the trophic analysis of other Iberian herpetological communities (LIZANA et al., 1986).

The total number of prey found in the traps and determined was 5.917; they were studied quantitatively and according to size distribution.

To study the interactions occurring between the different age and sex classes of the species the overlapping value was taken into account, using the formula of LEVINS (1968), later modified by PIANKA (1973).

RESULTS

I - DIET

-Psammodromus algirus.

A total of 2.319 prey items were studied, of which 974 could be measured since they were intact or only slightly fragmented.

In the species as a whole, *Homoptera* was found to be the most important item numerically (24.82 %) and also in occurrence (51.31 %). Other important prey were *Coleoptera* (10.22 %), *Heteroptera* (10.03 %), *Collembola* (16.52 %) and *Araneae* (7.12 %). Plant remnants were found in 1.75 % of the stomachs and gastroliths in 10.08 %.

In the diet of the adults, *Homoptera* and *Coleoptera* were the most important prey, although some groups such as *Heteroptera*, *Orthoptera* and *Diptera* were also present at high percentages. We found no statistically significant difference in the diet composition between the males and the females ($\chi^2 = 0.3592$; not significant).

In the subadults *Coleoptera*, *Homoptera* and *Araneae* showed the highest percentages. This is especially evident in the females, which appear to be more stenophagous regarding the taxonomic composition of their diets (see diversity value). Some groups, such as the *Collembola* acquire some importance. In the juveniles, the *Collembola* show the highest percentages both in numerical terms and in occurrence. In this age class, *Araneae*, *Homoptera*, *Formicidae* and *Hymenoptera* are also important (see Table 2).

The adults exhibit a greater qualitative similarity with the juveniles (adult males-juveniles, $S = 0.99$; adult females-juveniles, $S = 0.97$) than with the subadults (adult males-subadult males, $S = 0.86$; adult males-subadult females, $S = 0.97$; adult females-subadult males, $S = 0.84$; adult females-subadult females, $S = 0.95$). The largest differences were found between the subadults and juveniles (subadult males-juveniles, $S = 0.46$; subadult females-juveniles, $S = 0.13$).

The number of prey per stomach was higher in females than in males: adult females, $\bar{x} = 10.68$; adult males, $\bar{x} = 8.67$; subadult females, $\bar{x} = 9.21$; subadult males, $\bar{x} = 8.05$. The juveniles represent the age class with the highest mean number of prey per stomach ($\bar{x} = 15.85$), undoubtedly due to the large numbers of *Collembola* and *Formicidae* in their digestive tracts. These prey classes exhibit a considerable degree of gregariousness, facilitating their capture in large numbers.

Coleoptera constitute the most important prey group in spring (March-April-May), but their importance decreases during summer and autumn. In summer (June-July-August), *Homoptera* and *Heteroptera* acquire relevance both in terms of number and frequency of capture, while they decrease in importance during autumn (September-October). In the latter season, *Collembola* are outstanding above any other group owing to their high presence in the juveniles, the age class with the greatest number of observations in this period.

The adults of *Psammodromus algirus*, in particular the males, exhibit a pronounced euriphagy with respect to prey length, although more than 65 % of the prey are between 2 and 8 mm. (See Figure 1). In the subadults, the males show a broa

A D U L T S						
Prey items	%P		%N		Simpson index	
	M	F	M	F	M	F
1.SOLIFUGAE	1.35	3.92	0.16	0.55	0.0088	0.1987
2.SCORPIONIDA	1.35	0	0.16	0	0.0088	0
3.ARANEAE	35.14	41.18	5.30	4.74	3.1309	1.5453
4.DIPLOPODA	25.68	23.53	3.12	2.19	1.4055	1.6298
5.CHILOPODA	2.70	1.96	0.47	0.18	0.2375	0.0774
6.ODONATA	0	1.96	0	0.18	0	0.1011
7.ORTHOPTERA	36.49	29.41	4.67	2.92	5.6235	1.2323
8.BLATOIDEA	10.81	7.24	1.71	0.73	1.6545	0.1241
9.MANTODEA	1.35	3.92	0.16	0.36	0.0496	0.1269
10.DERMAPTERA	2.70	7.84	0.31	0.91	0.0654	0.2385
11.PHASMIDA	2.70	5.88	0.31	0.55	0.0757	0.0912
12.HETEROPTERA	37.84	72.55	11.21	17.88	8.4817	16.0203
13.HOMOPTERA	39.19	58.82	31.93	32.66	27.8291	41.8198
14.NEUROPTERA	2.70	1.96	0.31	0.18	0.3367	0.0344
15.LEPIDOPTERA	5.41	9.80	0.93	1.84	0.1803	0.9165
16.LARV. LEPIDOPTERA	21.62	19.61	4.67	2.37	10.0594	1.0125
17.DIPTERA	32.43	27.45	5.92	3.47	7.8561	4.2701
18.HYMENOPTERA	14.86	27.45	2.18	4.56	0.9503	4.0354
19.FORMICIDAE	20.27	27.45	5.45	4.38	2.1838	2.7898
20.COLEOPTERA	48.65	54.90	13.40	14.23	16.4636	14.6388
21.LARV. COLEOPTERA	20.27	7.84	2.65	2.01	2.5622	1.6770
22.ARTRP. INDETH.	6.76	7.84	0.78	0.91	0.4095	0.1450
23.LARV. INDETH.	28.35	15.69	4.05	2.37	10.3279	7.2751
24.VERTEBRATA	1.35	0	0.16	0	0.0392	0

S U B A D U L T S						
Prey items	%P		%N		Simpson index	
	M	F	M	F	M	F
1.SOLIFUGAE	2.70	3.13	0.34	0.68	0.1768	0.2444
2.SCORPIONIDA	5.41	0	1.68	0	1.2076	0
3.ARANEAE	48.65	56.25	9.40	11.19	12.1465	8.2969
4.OPILIONIDA	8.11	0	1.01	0	0.1535	0
5.ACARI	2.70	6.25	0.34	0.68	0.1070	0.2895
6.ISOPODA	2.70	0	0.34	0	2.1659	0
7.DIPLOPODA	2.70	3.13	0.34	0.34	0.1070	0.0344
8.CHILOPODA	2.70	9.38	0.34	1.02	0.1070	0.4581
9.COLLEMBOLA	10.81	6.25	10.40	1.36	7.8015	1.9554
10.ODONATA	8.11	0	1.34	0	0.5401	0
11.ORTHOPTERA	24.32	31.25	3.36	3.73	1.7803	1.8293
12.BLATOIDEA	2.70	0	1.01	0	0.5415	0
13.MANTODEA	0	3.13	0	1.36	0	0.4872
14.DERMAPTERA	5.41	0	0.67	0	0.4535	0
15.PHASMIDA	5.41	3.13	0.67	0.68	0.1936	0.1564
16.HETEROPTERA	40.54	50.00	8.39	10.85	6.0533	5.5091
17.HOMOPTERA	45.95	75.00	16.78	38.31	16.7049	57.5868
18.NEUROPTERA	2.70	3.13	0.34	0.34	0.1768	0.0611
19.LEPIDOPTERA	8.11	15.63	1.01	1.69	0.1910	0.4760
20.LARV. LEPIDOPTERA	16.22	21.88	2.35	2.37	2.1255	1.5830
21.DIPTERA	43.24	18.75	7.38	3.05	6.3255	3.0317
22.HYMENOPTERA	27.03	25.00	4.36	3.05	4.0460	1.8810
23.FORMICIDAE	24.32	25.00	5.70	4.07	5.5545	1.5706
24.COLEOPTERA	56.76	50.00	10.74	10.17	12.6234	10.9525
25.LARV. COLEOPTERA	29.73	9.38	4.70	1.02	12.7422	0.4581
26.ARTRP. INDETH.	5.41	0	2.66	0	2.4282	0
27.LARV. INDETH.	27.03	37.50	3.59	4.07	3.0121	3.1442
28.VERTEBRATA	2.70	0	0.67	0	0.4278	0

J U V E N I L E S			
Prey items	%P	%N	Simpson index
1.ARANEAE	44.12	5.01	3.5671
2.ACARI	2.94	0.19	0.3569
3.COLLEMBOLA	64.71	70.87	55.4398
4.BLATOIDEA	11.76	0.74	5.9820
5.ISOPTERA	2.94	0.19	0.2284
6.HETEROPTERA	23.53	1.86	1.3387
7.HOMOPTERA	38.24	4.45	5.4970
8.LEPIDOPTERA	14.71	0.93	0.4235
9.DIPTERA	26.47	2.41	2.9662
10.HYMENOPTERA	44.12	3.53	8.5722
11.FORMICIDAE	38.24	4.27	4.3011
12.COLEOPTERA	26.47	2.60	2.1125
13.LARV. COLEOPTERA	11.76	0.74	1.2289
14.ARTRP. INDETH.	29.41	1.86	7.7527
15.LARV. INDETH.	5.88	0.37	0.2331

Table 2 - Taxonomic composition of the diet of *P. algirus*.
Number of stomachs: 228. Number of preys: 2.319.

der distribution of prey size categories than the females of the same age class, more than 80 % of the prey consumed ranging between 0.05 and 6 mm. In the juveniles, owing to the clear relationship between the SVL and prey size, more than 95% of prey are between 0.025 and 4 mm.

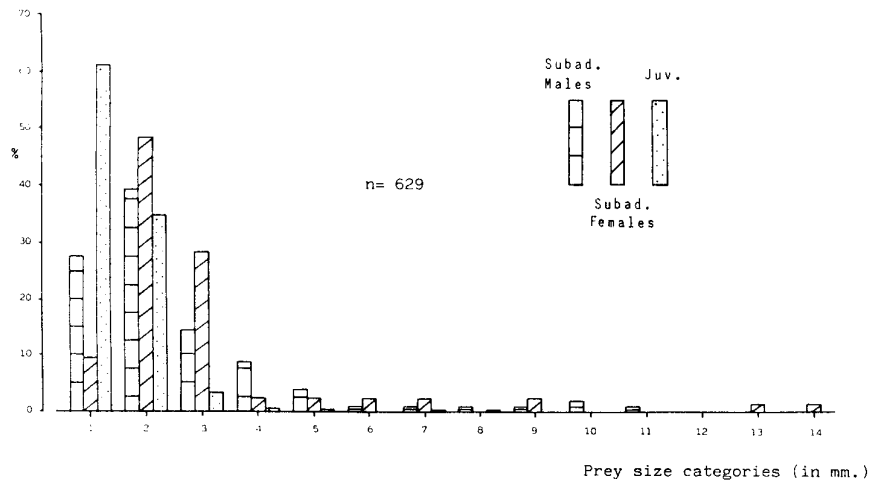
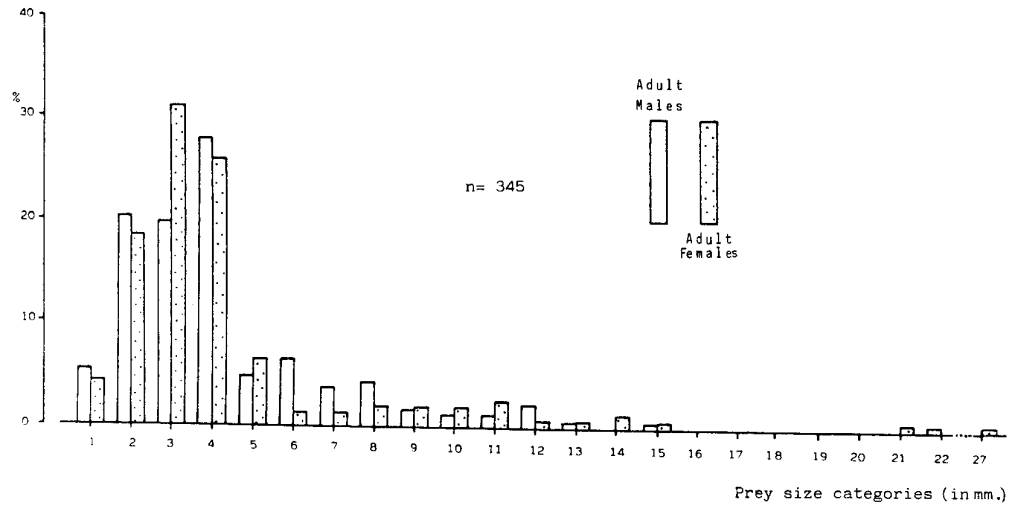


Figure 1 - Frequency of prey size classes for *Psammodromus algirus*.
Intervals corresponding to two millimetres range.

The highest diversity values in the taxonomic composition of the diet correspond to the males, adults ($B= 6.72$; $B_s= 0.35$), subadults ($B= 12.3$; $B_s= 0.59$). Considering the species as a whole, the diversity value decreases during the course of the year, with a maximum in spring ($B= 9.83$; $B_s= 0.51$) and a minimum in autumn ($B= 1.96$; $B_s= 0.064$).

The diversity calculated with respect to prey size again had higher values in the males (adults, $B= 5.84$, $B_s= 0.34$; subadults, $B= 3.86$, $B_s= 0.28$) than in females of their respective age classes and, evidently, than in juveniles.

-Acanthodactylus erythrurus

Of the 148 stomach contents examined, only 1 was empty; 6.75 % contained plant remains and a high percentage (35.81 %) of the digestive tracts contained gastroliths of different sizes, mainly in the juveniles. A total of 3.229 prey items was identified, of which 1.899 were measured.

Formicidae is the group with the highest numerical (58.14 %) and occurrence (93.24 %) percentages both in the species as a whole and in the different age and sex classes. This pronounced myrmecophagy of the Red-tailed Lizard has also been observed by other authors: VALVERDE (1967), SEVA (1982) (1984), PEREZ-MELLADO (1982) and ESCARRE and VERICAD (1983), (Figure 2).

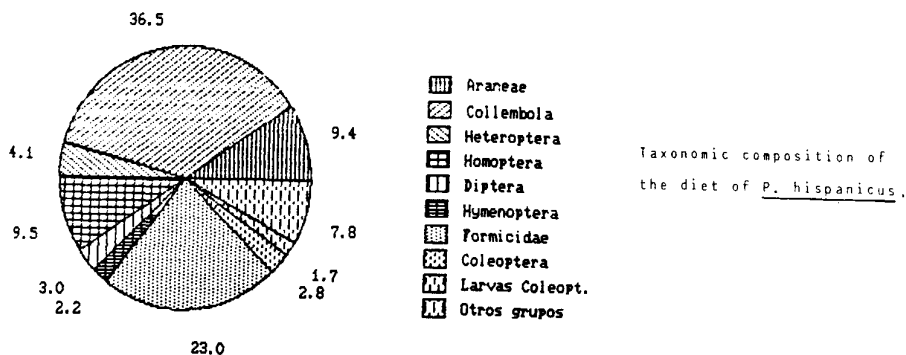
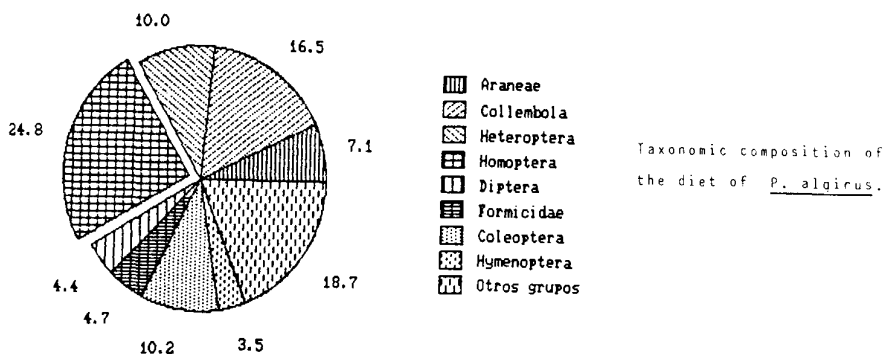
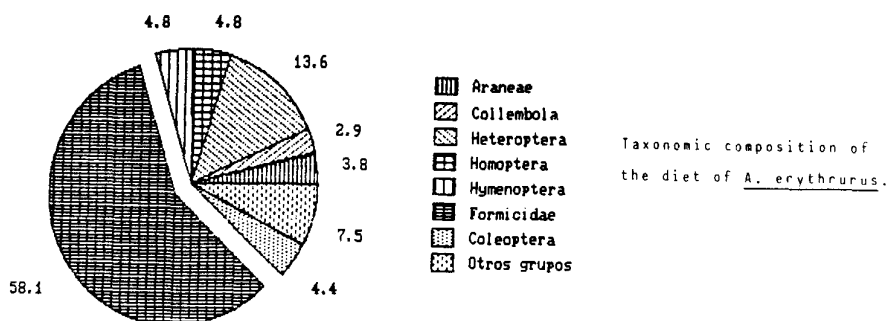


Figure 2.

Prey items	A D U L T S					
	%P		%N		Simpson index	
	M	F	M	F	M	F
1.SOLIFUGAE	4.65	6.45	0.22	0.35	0.0294	0.0694
2.SCORPIONIDA	0	6.45	0	0.23	0	0.0412
3.ARAANEAE	55.81	58.06	3.69	3.73	0.9468	1.0802
4.ACARI	2.33	0	0.22	0	0.4319	0
5.DIPLOPODA	32.56	16.13	1.57	0.58	0.3755	0.1234
6.ORTHOPTERA	23.26	29.03	1.23	1.52	0.1611	0.4035
7.BLATIDAEA	0	6.45	0	0.23	0	0.0193
8.MANTODEA	4.65	0	0.22	0	0.0250	0
9.HETEROPTERA	72.09	70.97	16.44	17.95	13.9113	13.5033
10.HOMOPTERA	51.16	48.39	5.59	7.46	4.3873	3.3070
11.NEUROPTERA	16.28	12.90	1.01	0.47	0.2169	0.0880
12.LEPIDOPTERA	4.65	3.23	0.22	0.12	0.0232	0.0166
13.LARV. LEPIDOPTERA	20.93	19.35	1.23	1.05	0.4067	1.5665
14.DIPTERA	4.65	6.45	0.22	0.23	0.0232	0.0202
15.LARV. DIPTERA	4.65	9.68	0.22	0.35	0.0059	0.0193
16.HYMENOPTERA	55.81	74.19	5.48	6.76	3.8870	5.8275
17.FORMICIDAE	90.70	93.55	56.71	52.10	70.2157	64.6552
18.COLEOPTERA	39.53	48.39	4.36	5.71	3.2636	6.4539
19.LARV. COLEOPTERA	11.63	13.35	0.78	0.93	1.0743	0.5629
20.ARTRP. INDETH.	6.98	0	0.34	0	0.6005	0
21.LARV. INDETH.	4.65	6.45	0.22	0.23	0.0107	0.2425

Prey items	S U B A D U L T S					
	%P		%N		Simpson index	
	M	F	M	F	M	F
1.SOLIFUGAE	11.11	5.26	0.53	0.28	0.0543	0.0454
2.ARAANEAE	72.72	73.68	5.59	6.42	6.2313	3.3768
3.DIPLOPODA	33.33	5.26	1.60	0.28	0.1584	0.0290
4.CHILOPODA	11.11	0	0.53	0	0.0432	0
5.ORTHOPTERA	33.33	31.58	2.13	1.68	0.4034	1.4171
6.ISOPTERA	5.56	0	0.27	0	0.0146	0
7.DERMAPTERA	5.56	0	0.27	0	0.0829	0
8.HETEROPTERA	66.67	78.95	11.70	21.51	14.1831	13.7259
9.HOMOPTERA	27.78	42.11	3.19	3.91	0.7506	0.7738
10.NEUROPTERA	0	5.26	0	0.28	0	0.0121
11.LEPIDOPTERA	0	5.26	0	0.28	0	0.0172
12.LARV. LEPIDOPTERA	27.78	26.32	2.39	1.68	0.6291	0.3283
13.DIPTERA	33.33	21.05	1.60	1.12	0.3202	0.0827
14.LARV. DIPTERA	5.56	0	0.27	0	0.0114	0
15.HYMENOPTERA	44.44	36.84	3.19	7.54	0.4977	3.9599
16.FORMICIDAE	94.44	94.74	51.33	49.72	68.1474	73.9941
17.COLEOPTERA	61.11	52.63	7.98	4.47	5.7539	2.0669
18.LARV. COLEOPTERA	44.44	15.79	6.12	0.84	2.0578	0.1707
19.ARTRP. INDETH.	5.56	0	0.27	0	0.0317	0
20.LARV. INDETH.	22.22	0	1.06	0	0.6290	0

Prey items	J U V E N I L E S		
	%P	%N	Simpson index
1.ANNELIDA	2.70	0.13	0.003
2.SOLIFUGAE	8.11	0.38	0.028
3.SCORPIONIDA	5.41	0.25	0.103
4.ARAANEAE	32.43	2.02	0.589
5.ACARI	2.70	0.13	0.003
6.DIPLOPODA	10.81	0.50	0.016
7.COLLEMBOLA	32.43	11.96	7.264
8.ORTHOPTERA	10.81	0.63	0.063
9.BLATIDAEA	5.41	0.25	0.009
10.HETEROPTERA	35.14	3.02	0.603
11.HOMOPTERA	24.32	2.14	0.914
12.NEUROPTERA	10.81	0.63	0.094
13.DIPTERA	18.92	1.13	0.393
14.LARV. DIPTERA	2.70	0.13	0.014
15.HYMENOPTERA	32.43	1.64	0.185
16.FORMICIDAE	94.59	73.30	88.483
17.COLEOPTERA	24.32	1.39	0.170
18.ARTRP. INDETH.	2.70	0.13	0.008
19.LARV. INDETH.	5.41	0.25	1.051

Table 3 - Taxonomic composition of the diet of *A. erythrurus*.
Number of stomachs: 148. Number of preys: 3,229.

Other important prey are the *Hymenoptera*, *Heteroptera*, *Homoptera*, *Coleoptera* and *Araneae*, although always in much lower proportions than the *Formicidae*.

In both female and male adults, the same groups indicated for the species as a whole have high percentages, with no important differences in the diet between the sexes (see also BUSACK & JAKSIC, 1982). Of interest is the high occurrence of some groups with low numerical percentages, such as *Diplopoda*, *Orthoptera* and *Neuroptera* (see Table 3).

In the subadults, *Formicidae* predominate, together with *Heteroptera* and *Coleoptera*. Both numerically and regarding the occurrence, the *Araneae* increase substantially with respect to the adults, as do the larvae of *Coleoptera* in the subadult males.

The juveniles form the age class with the greatest trophic differences with respect to the rest of the species. *Formicidae* continues to be the most abundant group. However, certain groups, such as the *Collembola*, that are not found in the other age classes, have relatively high percentages both in numerical terms and in occurrence frequency.

With reference to the number of prey per stomach, the adult females show a substantially higher number than the rest of the age classes (adult males, \bar{x} = 21.69; adult females, \bar{x} = 27.64; subadult males, \bar{x} = 20.83; subadult females, \bar{x} = 18.84; juveniles, \bar{x} = 21.45). These numbers are much higher than in the other two species, owing to the presence of *Formicidae*, a prey type which consistently appears in large numbers in gastrointestinal tracts. On considering the species as a whole, the number of prey per stomach increases during the course of the year, spring = 18.75; summer = 22.68 and autumn = 23.47.

There is a progressive increase of *Formicidae* in the diet throughout the activity season, while the consumption of *Heteroptera*, *Araneae*, *Coleoptera*, *Diplopoda* and *Hymenoptera* progressively decreases in numerical percentage from spring to autumn. During the latter season lizards consume prey types such as *Collembola*, *Acarida* and *Blatoidea*, that are practically non-existent in spring and summer.

Dietary overlap of the taxonomical composition reveals the existence of few differences in the diet of *A. erythrurus*, with the greatest divergences occurring between the juveniles and the other age classes.

More than 90 % of the prey consumed by adult *A. erythrurus* range in size from 2 to 10 mm. In both male and female subadults, the largest number of prey consumed range in size from 4 to 8 mm., and in the juveniles from 2 to 6 mm. (Figure 3).

Regarding the taxonomical composition of the diet, the diversity calculated according to Levins' niche width (B) and standardized niche width (Bs) revealed lower values for adult males (B = 1.31, Bs = 0.019) and juveniles (B = 1.80, Bs = 0.057), owing to the importance of *Formicidae* and *Heteroptera* in the adult males and *Formicidae* and *Collembola* in the juveniles. These groups are also important in the rest of the age classes, although to a lesser extent.

The low diversity values, with respect to prey size in adult females (B = 2.92; Bs = 0.19) and subadult males (B = 3.12; Bs = 0.26) reveal the existence of a high percentage of prey in very few size classes. On the other hand, the subadult females show a greater distribution of prey size (B = 4.19; Bs = 0.45).

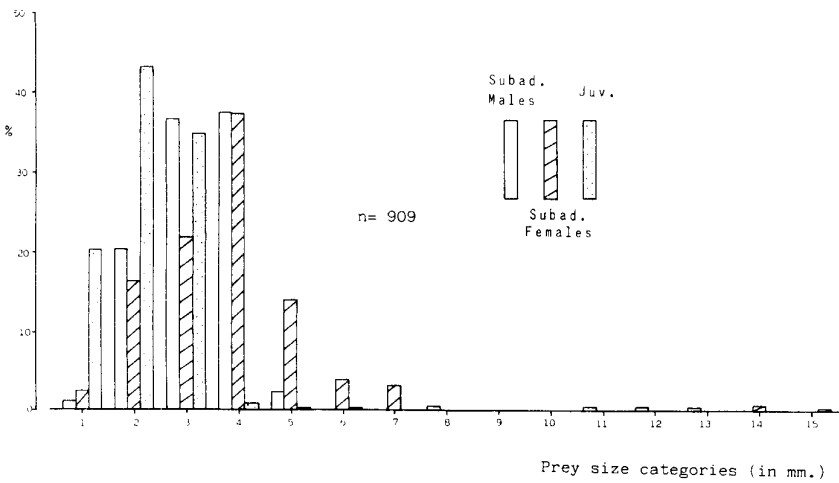
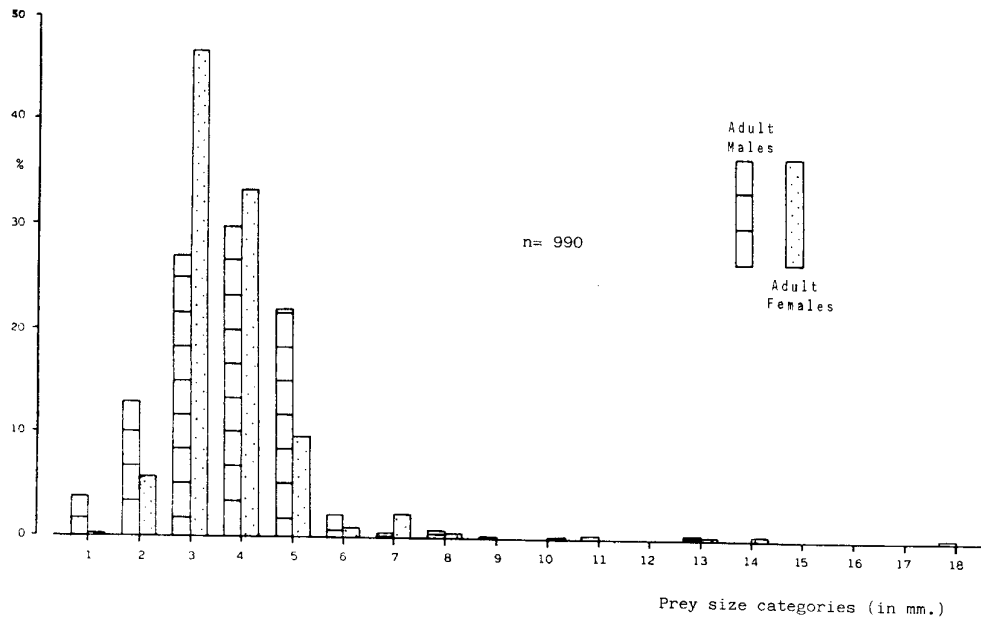


Figure 3 - Frequency of prey size classes for *A. erythrurus*.
Intervals corresponding to two millimetres range.

-Psammodromus hispanicus

We determined 1.938 prey of which 1.192 could be measured.

The main groups preyed upon were *Collembola* and *Formicidae*, with high percentages both numerically (36.52 % and 23.02 %) and regarding occurrence (39.05 % and 56.21 %), followed in importance by *Homoptera*, *Araneae*, *Heteroptera* and *Diptera* (Figure 2).

Formicidae, *Homoptera* and *Araneae* predominate in the diet of the adult males, while *Collembola* is the most important group for the females, followed by *Homoptera*, *Araneae* and *Formicidae*. Regarding the percentage of occurrence

Prey items	A D U L T S					
	% P		% N		Simpson index	
	M	F	M	F	M	F
1.SOLIFUGAE	4.00	0	0.86	0	0.416	0
2.PSEUDOESCORPIONIDA	2.00	6.06	0.43	1.25	0.094	0.321
3.ARANEAE	44.00	63.64	11.16	13.44	9.305	21.330
4.OPILIONIDA	0	3.03	0	0.31	0	0.037
5.ACARI	0	3.03	0	0.31	0	0.043
6.ISOPODA	6.00	0	1.29	0	1.053	0
7.DIPLOPODA	6.00	0	1.29	0	0.316	0
8.CHILOPODA	2.00	9.09	0.43	2.31	0.512	1.237
9.COLLEMBOLA	8.00	18.18	7.30	24.06	3.959	14.747
10.ORTHOPTERA	18.00	12.12	3.86	1.25	5.088	0.157
11.BLATOIDEA	6.00	9.09	1.29	0.94	1.480	0.375
12.DERMAPTERA	0	3.03	0	0.31	0	0.151
13.HEMOPTERA	16.00	21.21	6.01	3.44	4.703	1.320
14.HOMOPTERA	30.00	54.55	12.02	17.81	10.305	15.938
15.NEUROPTERA	4.00	3.03	0.86	0.31	0.222	0.151
16.LEPIDOPTERA	4.00	0	0.86	0	0.155	0
17.LARV. LEPIDOPTERA	6.00	9.09	1.29	1.25	5.797	2.043
18.DIPTERA	26.00	36.36	5.58	5.31	4.910	7.120
19.LARV. DIPTERA	2.00	0	0.43	0	1.154	0
20.HYMENOPTERA	26.00	21.21	7.73	2.50	9.887	1.640
21.FORMICIDAE	38.00	45.45	17.60	10.94	17.560	13.514
22.COLEOPTERA	32.00	39.39	3.44	6.88	11.996	8.778
23.LARV. COLEOPTERA	18.00	21.21	4.72	4.06	5.595	2.354
24.ARTRP. INDETEM.	8.00	15.15	1.72	1.88	1.226	8.367
25.LARV. INDETEM.	16.00	9.09	3.86	0.94	4.255	0.170

J U V E N I L E S

Prey items	% P	% N	Simpson index
1.ANNELIDA	1.16	0.07	0.0040
2.SOLIFUGAE	6.98	0.43	0.1386
3.PSEUDOESCORPIONIDA	2.33	0.14	0.0051
4.ARANEAE	66.28	8.26	5.5574
5.ISOPODA	1.16	0.07	0.0112
6.DIPLOPODA	3.49	0.22	0.0861
7.COLLEMBOLA	65.12	44.35	43.4086
8.ORTHOPTERA	11.63	0.72	0.2412
9.BLATOIDEA	10.47	0.72	0.7255
10.ISOPTERA	3.49	0.22	0.0140
11.DERMAPTERA	1.16	0.07	0.0699
12.HEMOPTERA	40.70	3.91	4.4830
13.HOMOPTERA	48.84	7.25	10.7137
14.NEUROPTERA	4.65	0.29	0.1117
15.LEPIDOPTERA	9.30	0.58	0.3479
16.DIPTERA	25.58	2.03	1.0010
17.HYMENOPTERA	12.79	1.16	0.3892
18.FORMICIDAE	70.93	26.74	31.2425
19.COLEOPTERA	8.14	0.72	0.1089
20.LARV. COLEOPTERA	6.98	0.58	0.3552
21.ARTRP. INDETER.	11.63	1.01	0.7999
22.LARV. INDETEM.	6.98	0.43	0.1843

Table 4 - Taxonomic composition of the diet of *P. hispanicus*.
Number of stomachs: 174. Number of preys: 1.938.

Araneae is the taxonomic category with the greatest capture frequency in both males and females. PASCUAL (1986) found that *Araneae* is the most important group in the diet of *P. hispanicus*, maintaining high levels throughout the season except during August and October, as occurs in our case.

In juveniles, *Collembola* is the group with the highest numerical percentage, followed by *Formicidae*, *Araneae* and *Homoptera* (Table 4).

Regarding the number of prey per stomach, the digestive tracts of the adults contained an appreciably lower mean number than the juveniles (adult males, \bar{x} = 4.64; adult females, \bar{x} = 9.60; juveniles, \bar{x} = 16.15). This is undoubtedly due to the high number of *Collembola* and *Formicidae* in the stomach contents of the latter. For the same reason, the highest number of prey for the species as a whole appears in autumn (spring, \bar{x} = 5.96; summer, \bar{x} = 8.13; autumn, \bar{x} = 17.80), the time of the juveniles' greatest activity.

Formicidae and *Homoptera* reach their highest numerical percentages during summer while *Collembola* is the most abundant group in autumn.

Trophic overlap calculated according to PIANKA's index (1973) supports the foregoing with a greater similarity in the taxonomical composition of the diet between adult females and juveniles than between adults (adult males-adult females, S = 0.82; adult males-juveniles, S = 0.64; adult females-juveniles, S = 0.84).

The prey size class most captured by the adult males (36.36 % of the total prey captured) ranges between 2 and 4 mm. In adult females 51.17 % of the prey items have lengths between 0 and 2 mm. The same prey size class is also most consumed by the juveniles (63.06 %) (See Figure 4). Accordingly, with respect to prey size the greatest similarity is found between adult females and juveniles (adult females-juveniles, S = 0.96; adult males-juveniles, S = 0.74; adult males - adult females, S = 0.84).

Diversity, applied to taxonomic composition of the diet and to prey size, shows the highest values in the adults, particularly in males (adult males, B_s = 0.59; adult females, B_s = 0.44; juveniles, B_s = 0.14) and (adult males, B_s = 0.51, adult females, B_s = 0.44; juveniles, B_s = 0.16), respectively.

The diversity calculated is higher in the spring, thereafter decreasing in summer and in a more pronounced fashion in autumn (spring, B_s = 0.49; summer, B_s = 0.27; autumn, B_s = 0.12). PASCUAL (op. cit.) found that the October diet of the Spanish *Psammodrömus* lizard is more specialized and exhibits the lowest trophic niche width of the year.

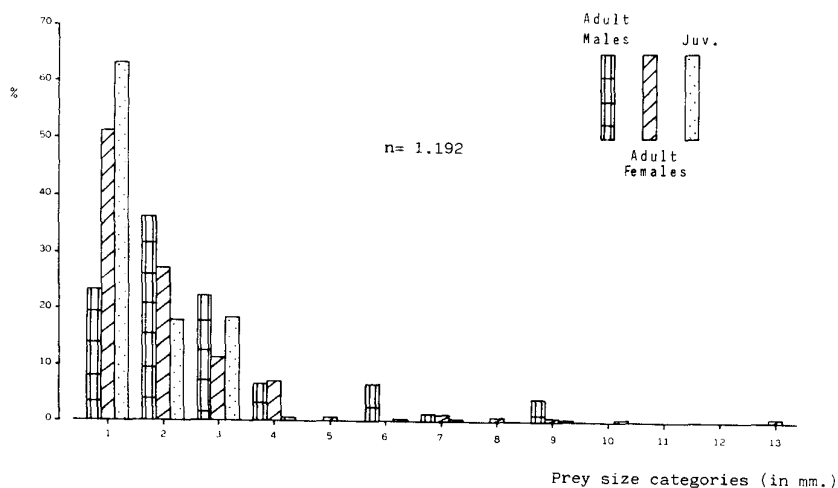


Figure 4 - Frequency of prey size classes for *P. hispanicus*.
Intervals corresponding to two millimetres range.

PREY ITEMS	SPRING (March-April-May)				SUMMER (June-July-August)				AUTUMN (September-October)			
	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%
	TRAPS	<i>P. algius</i>	<i>P. hispanicus</i>	<i>A. erythrurus</i>	TRAPS	<i>P. algius</i>	<i>P. hispanicus</i>	<i>A. erythrurus</i>	TRAPS	<i>P. algius</i>	<i>P. hispanicus</i>	<i>A. erythrurus</i>
SOLIFUGAE	--	---	0.54	0.50	0.30	0.66	0.66	0.24	--	---	0.32	0.56
ANNELIDA	--	---	---	---	---	---	---	---	--	---	0.08	0.19
SCORPIONIDAE	--	0.69	---	0.17	---	0.09	---	0.05	--	---	---	0.37
PSEUDOESCORPIO	--	---	0.81	---	---	---	0.66	---	--	---	0.16	---
ARANEAE	1.82	7.00	16.53	4.17	4.81	6.65	5.32	3.92	1.56	5.00	8.39	2.78
ACARI	0.48	---	0.27	---	4.81	0.28	---	0.09	3.21	0.19	---	0.19
OPILIONIDA	0.04	0.27	0.27	---	0.30	0.09	---	---	--	---	---	---
ISOPODA	--	0.14	0.81	---	---	---	---	---	0.13	---	0.08	---
DIPLOPODA	0.04	1.65	0.27	1.17	---	1.99	1.00	0.99	0.36	0.19	0.16	0.37
CHILOPODA	--	0.82	2.71	---	---	0.19	---	0.09	--	---	---	---
DIPLURA	0.14	---	---	---	---	---	---	---	--	---	---	---
COLLEMBOLA	10.44	4.80	10.84	---	7.76	---	7.64	---	44.00	70.74	50.91	17.59
ISOPTERA	0.14	---	---	0.17	0.12	---	---	---	--	0.19	0.24	---
ODONATA	--	0.55	---	---	---	0.09	---	---	--	---	---	---
TRICHOPTERA	0.04	---	---	---	0.06	---	---	---	--	---	---	---
ORTHOPTERA	0.62	1.10	1.63	1.67	0.96	5.51	1.99	1.18	0.50	0.19	0.87	1.48
BLATOIDEA	0.14	0.55	0.81	---	1.50	1.33	1.66	0.09	0.13	0.74	0.63	0.37
MANTODEA	0.04	---	---	---	---	0.66	---	0.09	--	---	---	---
DERMAPTERA	0.04	0.69	0.27	0.17	0.06	0.38	0.33	---	--	---	---	---
MALOPHAGA	--	---	---	---	0.06	---	---	---	--	---	---	---
PHASMIDA	--	0.82	---	---	---	0.28	---	---	--	---	---	---
HETEROPTERA	1.78	10.70	1.63	21.67	1.26	14.06	16.28	13.92	0.27	2.04	1.90	3.33
HOMOPTERA	18.23	7.13	13.55	0.83	17.44	47.01	28.24	6.70	1.79	4.44	3.96	1.85
NEUROPTERA	--	0.14	0.27	---	0.06	0.28	1.00	0.76	--	0.19	0.24	0.56
LEPIDOPTERA	0.81	0.69	---	0.17	0.42	1.71	1.66	0.14	0.04	0.93	0.40	---
LARV. LEPIDOP.	0.24	5.08	1.90	4.00	---	1.90	---	0.52	--	---	---	---
DIPTERA	51.68	10.56	7.32	0.83	30.92	1.04	1.33	0.57	43.50	2.41	2.14	1.11
LARV. DIPTERA	--	---	0.27	---	0.24	---	---	0.33	--	---	---	---
HYMENOPTERA	4.37	6.58	5.42	7.67	8.24	1.33	1.00	4.48	1.92	3.33	1.50	2.41
FORMICIDAE	5.63	5.21	11.11	38.17	17.50	4.75	27.57	62.44	2.02	4.26	25.42	64.26
COLEOPTERA	2.98	23.32	11.38	14.00	3.06	5.32	0.33	2.27	0.50	2.59	0.87	1.85
LARV. COLEOP.	0.04	4.80	6.23	3.83	---	0.95	0.33	0.85	--	0.74	0.63	---
INDET. ARTROP.	--	0.55	2.44	0.17	---	1.52	2.33	0.14	--	1.48	0.63	0.19
INDET. LARVAE	--	5.76	2.71	0.67	---	1.90	0.66	0.14	--	0.37	0.48	0.56
GASTROPODA	0.14	---	---	---	0.06	---	---	---	--	---	---	---
VERTEBRATA	--	0.41	---	---	---	---	---	---	--	---	---	---
Number of Prey	2,078	721	364	600	1,662	1,052	301	2,108	2,177	537	1,264	540

Table 5 - Seasonal variation in food availability and in diet composition of the three species studied.

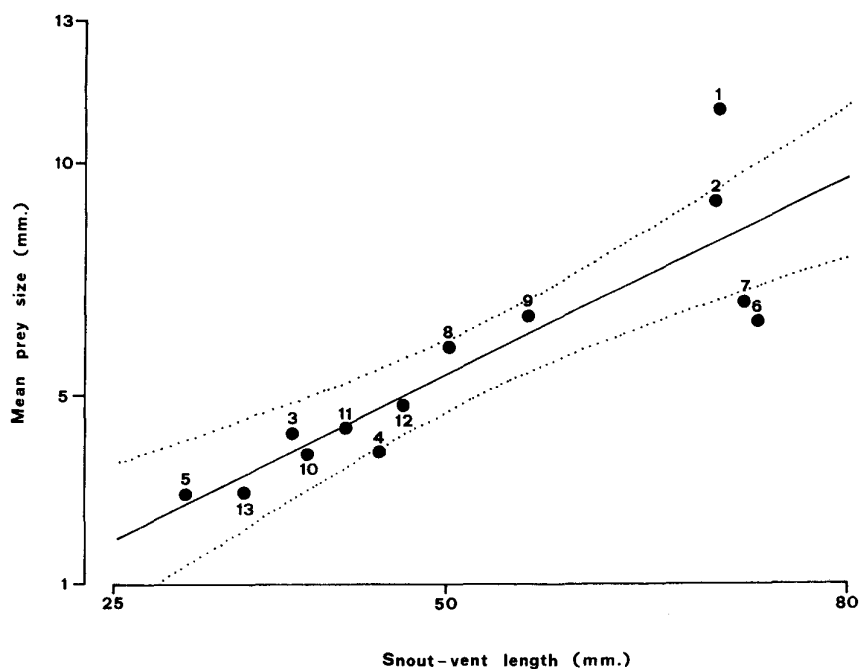


Figure 5 - Regression of mean prey size on snout-vent length in each classes defined for the three species under study; (regression line : $y = -1.50 + 0.13x$; $r = 0.86$, $p < 0.001$). 1: Adult Males *P. algirus*; 2: Adult Females *P. algirus*; 3: Subadult Males *P. algirus*; 4: Subadult Females *P. algirus*; 5: Juveniles *P. algirus*; 6: Adult Males *A. erythrurus*; 7: Adult Females *A. erythrurus*; 8: Subadult Males *A. erythrurus*; 9: Subadult Females *A. erythrurus*; 10: Juveniles *A. erythrurus*; 11: Adult Males *P. hispanicus*; 12: Adult Females *P. hispanicus*; 13: Juveniles *P. hispanicus*. Dotted lines corresponding to the confidence limits at 95% of the regression.

II - TROPHIC AVAILABILITY AND ELECTIVITY

The traps revealed a predominance of: *Diptera*, *Collembola*, *Homoptera*, *Formicidae*, other *Hymenoptera*, *Acari*, *Coleoptera* and *Heteroptera* (Table 6).

Diversity of the total annual amount of preys captured in the traps has an intermediate value ($B_s = 0.13$) compared with that obtained for the diets of the different age/sex classes. In the different seasons a maximum value was found in summer ($B_s = 0.27$) and a nearly identical value for spring and autumn, $B_s = 0.11$ and $B_s = 0.12$, respectively. This contrasts with the results obtained for the three species, where the greatest trophic diversity in stomach contents was reached during spring.

In all age classes of *A. erythrurus* a strong degree of positive electivity can be seen towards: *Neuroptera* (larvae of *Myrmeleontidae*), larvae of *Coleoptera*, *Formicidae* and *Heteroptera*, although certain others groups such as the larvae of *Lepidoptera* and *Diplopoda*, also show high values. The negative values of electivity, mainly for the *Solifuga*, *Homoptera* and *Diptera*, also coincide among the different age and sex classes, which is further proof of the trophic similarity in the species as whole (Table 6).

Prey type	T R A P S		E L E C T I V I T Y																						
	% Availability		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13										
SOLIFUGAE	0.084	-	0.68	-	0.21	-	0.42	-	0.10	----	0.58	-	0.41	-	0.22	-	0.50	-	0.37	-	0.01	----	0.32		
ARANEAE	2.56	0.37	0.31	1.39	1.59	0.34	0.19	0.20	0.39	0.45	-	0.10	1.61	1.80	1.25										
OPILIONIDA	0.10	----	----	2.32	----	----	----	----	----	----	----	----	----	1.13	----										
ACARI	2.70	----	----	0.78	-	0.60	-	0.87	-	0.85	----	----	----	0.91	----	0.79	----								
ISOPODA	0.050	----	----	1.91	----	----	----	----	----	----	----	----	3.26	----	0.16										
DIPLOPODA	0.15	3.06	2.70	0.38	0.38	----	2.36	1.35	2.38	0.30	1.20	2.16	----	0.18											
COLLEMBOLA	22.03	----	----	0.41	-	0.90	2.15	----	----	----	----	0.35	-	0.56	0.05	1.03									
ORTHOPTERA	0.67	1.98	1.49	1.63	1.74	----	0.29	0.39	1.17	0.43	-	0.03	1.78	0.30	0.03										
BLATOIDEA	0.42	1.41	0.27	0.41	----	0.27	----	0.29	----	----	----	0.25	1.13	0.38	0.26										
MANTODEA	0.016	2.30	3.11	----	4.45	----	2.62	----	----	----	----	----	----	----	----										
ISOPTERA	0.084	----	----	----	----	0.38	----	----	1.16	----	----	----	----	0.44											
DERMAPTERA	0.033	2.24	3.32	3.01	----	----	----	----	2.10	----	----	----	2.24	0.35											
HETEROPTERA	1.08	2.44	2.99	2.12	2.41	0.26	2.89	2.99	2.49	3.22	1.04	1.76	1.18	1.31											
HOMOPTERA	13.82	1.07	1.10	0.11	1.35	-	0.54	-	0.46	-	0.33	-	0.65	-	0.59	-	0.75	-	0.07	0.14	-	0.34			
NEUROPTERA	0.016	2.96	2.42	3.05	3.05	----	4.15	3.38	----	2.86	3.67	3.99	2.96	2.90											
LEPIDOPTERA	0.43	0.36	1.35	0.40	1.38	0.36	-	0.32	-	0.56	----	0.21	----	0.14											
LARV. LEPIDOPTERA	0.084	4.06	3.36	3.35	3.36	----	2.69	2.53	3.37	3.01	----	2.74	2.71	----											
DIPTERA	42.84	-	0.84	-	0.90	-	0.80	-	0.91	-	0.93	-	0.99	-	0.99	-	0.95	-	0.97	-	0.96	-	0.85	-	0.86
LARV. DIPTERA	0.067	----	----	----	----	----	1.19	1.65	1.39	----	0.32	1.86	----	----											
HYMENOPTERA	4.56	-	0.36	-	0.01	-	0.02	-	0.20	-	0.13	0.09	0.20	-	0.18	0.26	-	0.48	0.27	-	0.30	-	0.60		
FORMICIDAE	6.03	-	0.05	-	0.16	-	0.02	-	0.20	-	0.17	3.01	2.83	2.79	2.73	3.75	1.20	0.31	1.73						
COLEOPTERA	1.92	2.06	2.13	1.81	1.75	0.15	0.39	1.12	1.48	0.41	-	0.16	1.67	1.32	-	0.45									
LARV. COLEOPTERA	0.016	5.13	4.84	5.73	4.16	3.84	3.89	4.07	6.00	3.96	----	5.73	5.57	3.59											

Table 6 - Frequency of each taxon in traps and electivity values for the thirteen classes previously defined (see Figure 5).

In *Psammodromus algirus*, larvae of *Lepidoptera* and larvae and adult *Coleoptera* have the highest positive electivity in the species as a whole. Other groups that exhibit high electivity values are the *Diplopoda* and *Heteroptera* in the adults, the *Neuroptera* in the subadults and larvae of *Coleoptera* and *Collembola* in the juveniles. The negative electivity values coincide in the five age classes and center on *Diptera*, *Solifuga*, *Hymenoptera* and *Formicidae*.

Psammodromus hispanicus has high positive electivity values for the larvae of *Coleoptera*, *Neuroptera* and *Lepidoptera*. Positive electivity for the latter group is most pronounced in the adult males, whereas *Dermaptera* obtains a high score in the females. *Formicidae* and *Collembola* have the highest electivity values in juveniles.

DISCUSSION

Psammodromus algirus and *Psammodromus hispanicus* can be considered as "feeding generalists" (PIANKA, 1978), although the former species exhibits a greater degree of euriphagy, as has been pointed out by PEREZ-MELLADO (1982).

Acanthodactylus erythrurus is a specialist in the capture of *Hymenoptera* mainly *Formicidae*. There exist very few differences between the different age classes of the species, that have low diversity values regarding the taxonomic composition of their diet. Within the species *P. hispanicus*, the adult males are more similar to *P. algirus*, whereas the adult females and the juveniles have low values, similar to those of *A. erythrurus*.

P. hispanicus and *A. erythrurus* exhibit a hunting strategy of the "active foraging" type (PIANKA, 1973; PEREZ-MELLADO, 1983). This has already been reported for *P. hispanicus* by PASCUAL (1986) and for *A. erythrurus* by SEVA (1982). This strategy involves the capture of terrestrial prey or prey with poor flying abilities. *Diptera*, which had negative electivity values in the three species, are the commonest type of prey in Saurians with "sit and wait" hunting strategy, as in certain forms of the genus *Podarcis* (PEREZ-MELLADO, 1983). As pointed out by PEREZ-MELLADO (1981) *P. algirus* seems to make use of both hunting strategies, using the vertical spatial subdimension as a perching site for the capture of flying prey. The five age/sex classes defined for this species make use of the vertical spatial subdimension, while in *P. hispanicus* and *A. erythrurus* only the adult males and juveniles do so. The habitats most used by the three species are the zones in which bushes cover less than 50 % of the surface. Nevertheless, *A. erythrurus* showed a high number of sightings in strongly eroded areas with sandy soils and an absence of low bushes and trees, while *P. hispanicus* was frequently observed in zones with herbaceous vegetation and a high humidity, generally in the shade (POLLO, 1988).

The seasonal variations in the diet can be attributed to the seasonal variation in prey availability (KENNEDY, 1956; AVERY, 1962, 1966; DAREVSKII, 1967; PEREZ-MELLADO, 1983) and to differences in the annual activity periods of the different age classes, with different trophic requirements. However, it should not be forgotten that the information on trophic availability points to a directionality in predation towards certain groups and the apparent avoidance of others. Thus, the larval forms of several orders show noteworthy positive electivities, probably because they are not very sclerotized prey, large and easy to capture. Likewise, the myrmecophagy of *A. erythrurus* seems to be a consequence of an active selection of these prey, and not only of their abundance in the environment, as in the case of *Psammodromus algirus*.

LITERATURE CITED

- AVERY, R.A. (1962). Notes on the ecology of *Lacerta vivipara*. *Brit. J. Herpt.*, 3, 36-38.
- AVERY, R.A. (1966). Feeding habits of the common lizard. *J. Zool. London.*, 149, 115-121.
- BUSACK, S.D. & JAKSIC, F.M. (1982). Autoecological observations of *Acanthodactylus erythrurus* (Sauria: Lacertidae) in Southern Spain. *Amphibia-Reptilia*, 3, 237-255.
- DAREVSKII, I.S. (1967). *Rock lizards of the Caucasus*. INSDOC. Smithsonian Institution and the National Science Foundation. New Delhi.
- ESCARRE, A. y VERICAD, J.R. (1983). *Cuadernos de la Fauna alicantina. I. Saurios y Ofidios*. Public. Inst. Est. Alicantinos, serie II, 15.
- IVLEV, V.S. (1961). *Experimental Ecology of the Feeding of Fishes*. Yale University Press, New Haven. Conn.
- JACOBS, J. (1974). Quantitative measurement of food selection. A modification of the forage ratio and Ivlev's electivity index. *Oecologia*, 14, 413-417.
- KENNEDY, J.P. (1956). Food habits of the Rusty Lizard, *Sceloporus olivaceus* Smith. *The Tex. J. of Sci.*, 8(3), 328-349.
- LEVINS, R. (1968). *Evolution in changing environment*. Princeton, N.J.
- LIZANA, M., CIUDAD, M.J. y PEREZ-MELLADO, V. (1986). Uso de los recursos tróficos en una comunidad ibérica de Anfibios. *Revista Española de Herpetología*, 1, 208-271.
- PASCUAL, J.A. (1986). *Autoecología de Psammodromus hispanicus FITZINGER, 1826 en un medio adhesionado de la provincia de Salamanca*. Tesina de Licenciatura, Universidad de Salamanca.
- PEREZ-MELLADO, V. (1981). *Los Lacertidae del Oeste del Sistema Central*. Tesis Doctoral. Universidad de Salamanca.
- PEREZ-MELLADO, V. (1982). Estructura en una taxocenosis de Lacertidae (Sauria, Reptilia) del Sistema Central. *Mediterránea*, 6, 39-64.
- PEREZ-MELLADO, V. (1983). Alimentación de dos especies simpátricas de saurios en el Sistema Central, *Podarcis hispanica* (Steindachner, 1870) y *Podarcis bocagei* (Seoane, 1884). *Cienc. Biol. Ecol. Syst. (Portugal)*, 5, 5-12.
- PIANKA, E.R. (1973). The structure of Lizard communities. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 4, 53-74.
- PIANKA, E.R. (1978). *Evolutionary Ecology*. (Second Ed.) Harper & Row, New York.
- POLLO, C.J. (1988). *Estudio ecológico de una taxocenosis de Lacertidae mediterráneos*. Tesina de Licenciatura, Universidad de Salamanca.
- POLLO, C.J. y PEREZ-MELLADO, V. (in press). Biología reproductora de tres especies mediterráneas de Lacertidae. *Mediterránea*.
- RIVAS-MARTINEZ, S. (1988). *Mapas y Memoria de Series de Vegetación de España*. ICONA, Madrid.
- SEVA, E. (1982). *Taxocenosis de Lacértidos en un arenal costero alicantino*. Secretariado de Publicaciones. Universidad de Alicante.
- SEVA, E. (1984). Reparto de recursos en dos especies psammófilas de Saurios: *Acanthodactylus erythrurus* y *Psammodromus algirus*. Arenal costero de Alicante. *Mediterránea*, 7, 5-25.
- VALVERDE, J.A. (1967). *Estructura de una comunidad de Vertebrados Terrestres*. Monografías de Ciencia Moderna. C.S.I.C., Madrid.
- WATT, K.E. (1968). *Ecology and resource management: A quantitative approach*. Mc Graw-Hill Co. New York.

Mesure de la salinité des eaux naturelles en hydrologie et en hydrobiologie.

.. Essai pour une standardisation de l'expression des résultats.

P. HEURTEAUX *

RÉSUMÉ - *L'auteur compare l'intérêt relatif de chacun des procédés employés par les naturalistes pour mesurer la concentration saline des eaux naturelles: densimétrie, réfractométrie, conductimétrie, dosage des halogénures (Cl), pesée de l'extrait sec du soluté, balances ioniques. quelle que soit la méthode utilisée, il pense que l'expression des résultats gagnerait en universalité et en clarté si elle était standardisée et donnée en grammes de sels totaux par litre de solution (g/l). Pour aider à cette standardisation, il établit expérimentalement pour des eaux naturelles camarguaises dérivées de l'eau de mer, la correspondance en g/l des différents procédés de mesure de la salinité.*

SUMMARY - *A comparison is made of the different processes most frequently used by naturalists to measure the salt concentration of natural waters: densimetry, refractometry, conductimetry, measures of halogenides, dry-weight extraction and ionic balances. Whatever method is used we believe that results would be more easily understood if they were universally expressed in grams of total salts per litre of solution (g/l). As a step towards standardisation, experiments were carried out in the Camargue using natural waters of marine origine, subjected to a variety of processes, and the salt level indicated in its g/l equivalent.*

MOTS-CLES - *Camargue, eaux naturelles, salinité, mesure de la salinité*

KEY-WORDS - *Camargue, natural waters, salinity, salinity measurement*

MOTIVATION DE L'ETUDE

Les limnologues peuvent avoir affaire à des eaux peu ou prou salées dont ils doivent, pour le moins, chiffrer la minéralisation totale.

La salinité des eaux naturelles est déterminée par les électrolytes qui y sont dissous, dont les principaux sont les anions bicarbonates, chlorures et sulfates et les cations calcium, magnésium, sodium et potassium. Dans certains cas d'autres ions sont quantitativement bien représentés, il s'agit des anions bromures, borates, carbonates, nitrates, nitrites et silicates et du cation ammonium.

*
CNRS
Laboratoire d'Hydrobiologie
Université de Provence
3, Place Victor Hugo
13331 MARSEILLE CEDEX 3

Les eaux douces sont le plus souvent bicarbonatées calciques, les sulfates y sont relativement plus abondants que les chlorures et le calcium plus abondant que le magnésium. Les eaux saumâtres ou salées sont quelquefois sulfatées calciques (eaux séléniteuses des aquifères gypseux) ou carbonatées sodiques (elles peuvent alors engendrer des dépôts de carbonate de sodium hydraté, le natron, recherché autrefois pour la préparation des momies et la fabrication du verre). Le plus souvent, les eaux saumâtres et salées sont chlorurées sodiques et magnésiennes. C'est le cas des eaux des océans et des mers ouvertes, ainsi que des eaux salées superficielles et souterraines de la frange continentale littorale. Ces eaux sont relativement plus riches en chlorures qu'en sulfates et plus riches en magnésium qu'en calcium.

En toute rigueur, pour connaître avec précision la salinité des eaux naturelles, il faut établir leur balance ionique par l'analyse et totaliser la masse de tous les ions quantitativement représentatifs. En fait, cette méthode n'est que rarement employée, car mettant en oeuvre des techniques laborieuses et souvent hors de portée des laboratoires d'hydrobiologie. D'autre part, la précision qu'elle permet n'est pas toujours indispensable aux utilisateurs. Dans la pratique, il est plus simple de déterminer la masse des sels dissous par dessiccation d'un volume connu de solution à une température conventionnelle, le plus souvent fixée à 105°C, ou bien d'analyser les halogénures et d'exprimer leur masse en chlore des chlorures (ou en chlorure de sodium), ou encore d'avoir recours à certaines propriétés physiques des solutions salines comme la densité, la réfringence ou la résistance au passage du courant électrique (ou son inverse, la conductance).

La diversité des procédés de mesure de la salinité des eaux naturelles présente bien des avantages, mais elle a un gros inconvénient, elle multiplie les modes d'expression de la salinité, ce qui conduit souvent à la confusion et (ou) à l'ambiguïté, comme il est montré ci-dessous :

-Les résultats exprimés en densité (g/cm^3 ou degrés Baumé) sont peu parlants.

-La faculté qu'ont les électrolytes à conduire le courant électrique dépend largement de la température. Contrairement aux métaux, la résistance des solutions d'électrolytes décroît lorsque la température croît, donc la conductance augmente avec la température. Cet accroissement n'est pas négligeable, dans la gamme des températures courantes pour les eaux naturelles, la conductance spécifique (conductivité) s'élève de 2% par °C. Donc, pour être comparables, les résultats exprimés en résistivité ou en conductivité doivent être ramenés à une température de référence. Or l'accord n'est pas fait sur celle-ci, certains la fixent à 25° (norme US) d'autres à 20°C, d'autres encore à 18°C. Cet inconvénient resterait mineur si certains n'omettaient parfois d'explicitier leur température de référence.

-Les résultats exprimés en résistivité sont abstraits puisque la résistivité est une fonction inverse de la salinité. Ils sont plus évocateurs s'ils sont exprimés en conductivité mais, bien qu'évoluant dans le même sens que la salinité, la conductivité n'en est qu'une représentation, la relation de l'une à l'autre n'étant pas linéaire.

-Il arrive que la teneur en halogénures présents dans l'eau, dosés globalement comme le chlore des chlorure

par argentimétrie volumétrique ou coulométrique ou par mercurimétrie, soit traduite en chlorure de sodium ($\text{NaCl} = 1,65 \text{ Cl}$) et exprimée comme la salinité totale. Cette expression n'est pas rigoureuse pour deux raisons 1) parce qu'elle sous-entend que les solutions salines ne contiennent que du sodium et du chlore, ce qui n'est pas le cas, que ces deux éléments ont une concentration molaire identique, ce qui n'est pas non plus le cas, l'ion Na ne représente que 86% de l'ion chlore dans les eaux d'origine marine 2) même si tout le chlore présent devrait se trouver à l'état potentiel de NaCl cela ne représenterait que quelque 90% de la masse vraie des solutés. En fait, le chlorure de sodium ne représente que 78% des sels de l'eau de mer.

- La teneur en ions chlorures ou en sels totaux est exprimée soit en pour mille (‰) (les anglo-saxons utilisent le sigle ppt: part per thousand), c'est-à-dire en grammes de soluté pour mille grammes de solution, soit en grammes de soluté pour un litre de solution (g/l). La teneur en $\text{Cl}^{\circ/\circ}$ est la chlorinité et en Cl g/l la chlorosité. Dans les deux cas, la teneur en sels totaux est appelée salinité. Les deux modes d'expression en ‰ et en g/l satisfont également aux exigences du système métrique. Souvent dans la littérature scientifique, ‰ et g/l sont considérés comme deux manières d'exprimer la même chose. Ce n'est pourtant pas le cas. Il n'y a en effet d'équivalence entre masse et volume que pour l'eau pure à 4°C. Pour les solutions salines, à masse égale, le volume décroît avec la salinité puisque la densité augmente ($m = V \times d$). Certes, l'erreur commise sur la mesure de la masse des solutés, couramment de ± 2 à 3%, rend négligeable cette prise en compte de la densité pour la gamme des salinités représentatives de la plupart des eaux salées continentales (tableau IIA). Dans ce cas, il n'y a rien de répréhensible à utiliser l'un ou l'autre mode d'expression à condition de ne pas les considérer comme synonymes. Mais pour des salinités supérieures à celle de l'eau de mer (cas de certaines eaux souterraines, lacs et mers intérieures sursalées, marais salants), l'écart entre ‰ et g/l se creuse et leur assimilation fausse gravement les résultats (tableau IIB). L'expression de la salinité en ‰ a été introduite et répandue dans la littérature scientifique par les océanologues qui disposent depuis le début du vingtième siècle des tables de correspondance entre la densité, la salinité ‰ et la chlorinité de l'eau de mer à différentes concentrations, établies par le Danois M. KNUDSEN en 1901-1902. Je pense que le choix du ‰ tient à deux causes liées à l'époque où il a été fait: 1) les chercheurs anglo-saxons étant encore très peu familiarisés avec le système métrique, le ‰ avait un caractère universel que n'avait pas l'expression en g/l, 2) la précision des mesures devait être meilleure sur les masses que sur les volumes.

Aujourd'hui, tous les chimistes expriment le titre des solutions par rapport au volume. Il serait donc logique de faire de même pour quantifier la salinité des eaux naturelles. Mais les habitudes sont trop tenaces pour espérer qu'un jour prochain, les océanologues renoncent à leur mode d'expression de la salinité de l'eau de mer, et cela d'autant moins qu'ils travaillent pour la plupart dans une gamme de salinité étroite (33 à 38‰) pour laquelle l'écart des densités par rapport à la densité de l'eau de mer normale ($S = 35‰$, d à $0^\circ\text{C} = 1,02813$) ne dépasse pas $\pm 0,2\%$. Certes, numériquement, les océanologues constituent l'essentiel des scientifiques travaillant en eau salée. Néanmoins, je pense que les travaux des naturalistes gagneraient en clarté si l'expression de la salinité des eaux naturelles de toute origine y était standardisée et si, universellement, on chiffrait cette salinité en grammes de sels totaux par litre de solution.

Dans l'espoir d'aider à cette standardisation, j'ai comparé les différentes méthodes de mesure de la salinité et établi expérimentalement les corrélations existant entre elles. J'ai comparé aux données théoriques les résultats expérimentaux obtenus à partir d'un grand nombre d'échantillons de solutions naturelles camarguaises provenant de divers milieux: eaux souterraines peu profondes salées et sursalées, eaux de surface saumâtres (marais et étangs), salées (mer, étangs) et sursalées (marais salants). Dans tous les cas, ces eaux ont un rapport avec l'eau de mer, plus ou moins direct dans l'espace, plus ou moins lointain dans le temps.

MATERIEL ET METHODES

Nous avons vu qu'il existe une relation entre la concentration en électrolytes d'une solution aqueuse, sa densité, sa réfringence et sa conductance. Pour les eaux dérivées de l'eau de mer, il existe un rapport fixe entre la salinité totale et certains ions faciles à doser comme l'ion chlorure

$$S^\circ/\text{‰} = 0,03 + 1,805 \text{ Cl} \quad \text{Kundsén 1902}$$

$$S^\circ/\text{‰} = 1,80655 \text{ Cl} \quad \text{CEE 1956}$$

En faisant intervenir la densité, les mêmes formules s'appliquent aux salinités en g/l. La salinité totale est également corrélée avec l'extrait sec du soluté à 105°C et avec la somme des ions (ou des seuls anions) de la balance ionique exprimée en milliéquivalents (mé) par litre.

Pour tester les corrélations entre ces différentes méthodes de mesure de la salinité, j'ai utilisé le matériel et les protocoles expérimentaux suivants.

MESURE DE LA DENSITE

La densité peut être facilement convertie en salinité, il existe pour cela des tables, mais elle doit être connue avec une très bonne précision surtout pour les faibles salinités. La densité peut être mesurée avec des aréomètres ou des pycnomètres (ou fioles à densité).

Les aréomètres sont peu précis et d'un emploi assez mal commode. Dans l'eau, ils tournent sur eux-mêmes et se dandinent ce qui rend leur lecture difficile. En milieu non thermostaté, ils requièrent une mesure très précise de la température de l'eau. Les aréomètres Baumé, dont la graduation en degrés est plus facile à lire que la densité, ont encore la faveur des saliniers, mais d'une manière générale ils sont plutôt regardés de nos jours comme des curiosités historiques et les firmes qui les commercialisent sont de moins en moins nombreuses.

On peut obtenir la densité avec une bien meilleure précision par pesées de volumes connus de solutions à analyser. Les pycnomètres de grand volume (50 ml) utilisés en milieu thermostaté à 20°C avec des pesées au milligramme près donnent d'excellents résultats ($E < \pm 0,005\%$). Faute de pycnomètre, on peut utiliser des fioles jaugées de 100 ml ($E < \pm 0,05\%$). Le protocole expérimental est simple. En milieu thermostaté à 20°C , on étalonne une fois pour toute chaque fiole en la pesant vide et sèche (poids p) puis pleine jusqu'au repère d'eau distillée (poids pe, moyenne de 3 essais). Une fiole ainsi étalonnée est pesée remplie jusqu'au repère d'eau à analyser (poids px). La densité de l'eau est donnée par le rapport $px - p / pe - p$. Si les manipulations ont lieu en milieu non thermostaté, il faut introduire une correction de température.

Matériel utilisé:

densimètres 0,995 - 1,050, résolution 0,0005, précision de lecture 0,00025

densimètres 1,000 - 1,200, résolution 0,001, précision de lecture 0,0005
 aéromètres Baumé 0 - 65 gradués en degrés, précision de lecture 1/2° B
 éprouvettes de 1000 ml forme haute
 pycnomètres de 50 ml
 fioles jaugées de 100 ml
 balance peson à 0,001 g
 chambre isotherme à 20°C à ± 1°C, matériel et échantillons en équilibre thermique.

MESURE DE LA REFRINGENCE

La réfringence d'une substance transparente est fonction de la vitesse à laquelle la lumière s'y propage. L'indice de réfraction n est le rapport de la vitesse de la lumière dans le vide et dans cette substance. Ce rapport, pour une réfringence donnée, varie en fonction 1) de la longueur d'onde du rayonnement lumineux, n croît lorsque λ décroît, 2) de la température, n décroît quand la température s'élève. Pour l'eau pure à 20°C dans la raie D du sodium (589 nm) $n = 1,33300$. Cette valeur varie de 1,4 dans l'UV (200 nm) à 1,3305 dans l'IR (1200 nm) et, dans la raie D, de 1,3340 à 0° à 1,3305 à 40°C.

Pour les solutions aqueuses, l'indice de réfraction croît avec la teneur en soluté quelle que soit la nature de celui-ci, (sucre, sel, acide etc.). L'adjonction d'une pellicule de solution sur la face d'un prisme provoque une modification de la trajectoire des rayons lumineux à travers celui-ci. La réfractométrie consiste à lire sur une échelle placée à la sortie du prisme, graduée en indice de réfraction ou en concentration de la solution étudiée, la déviation de trajectoire d'un rayon lumineux monochromatique provoquée par une solution dont on cherche à connaître la concentration.

La réfractométrie est d'un usage courant en sciences, en médecine, dans l'industrie et en agriculture. Elle est fréquemment utilisée pour déterminer les teneurs en sucre. Dans ce cas, les réfractomètres sont gradués en degrés Brix (1°Brix = 1 g de sucre $C^{12}H^{22}O^{11}$ pour 100 g de solution). Il existe des appareils de paillasse (réfractomètres d'Abbé) et des réfractomètres à main. Ceux-ci sont d'un maniement extrêmement simple et rapide, ils sont peu encombrants et ne nécessitent que quelques gouttes d'échantillon à analyser. Cependant, l'indice de réfraction dépendant de la température, l'utilisation des réfractomètres sur le terrain est limitée à ceux qui disposent d'un système de compensation automatique de la température sur une gamme assez étendue. Ce système ramène toutes les mesures à la température standard de 20°C. Il y a une certaine inertie et il est prudent d'attendre 1 à 2 minutes entre le dépôt de la goutte sur le prisme et la mesure. Les réfractomètres qui ne sont pas pourvus d'un tel dispositif ne donnent de mesures précises qu'au laboratoire, lorsque les appareils et les échantillons à analyser sont en équilibre thermique, si possible en milieu thermostaté à 20°C, après calage du zéro à l'eau distillée.

Matériel utilisé

1) deux types de réfractomètres à main sans compensation de température, gradués en grammes de NaCl pour 100 g de solution à 20°C (NaCl % 20°C).

réfractomètre ATAGO SC10 (Japon) gradué de 0 à 10% résolution 0,1%, précision de lecture 0,05%

réfractomètre ATAGO SC28, gradué de 0 à 28%, résolution 0,2%, précision de lecture 0,1%.

2) trois types de réfractomètres à main à compensation de température.

réfractomètre ATAGO ATC1, gradué en degrés Brix de 0 à 32°, résolution 0,2°Brix, précision de lecture 0,1°, température compensée entre +10 et +30°C.

réfractomètre SOPELEM (France), gradué en degrés Brix de 0 à 18°, résolution 0,2°, précision de lecture 0,1°. température compensée entre +5 et +35°C.

réfractomètre-salinomètre REICHERT (US), double graduation en indice de réfraction de 1,3330 (eau pure) à 1,3730, résolution 0,0002, et en salinité ‰ (ppt) de 0 à 160‰ (eau de mer de référence: Aransas pass, Golfe de Mexico), résolution 0,2‰, précision de lecture 0,1‰. Température compensée entre +16 et +37°C.

DOSAGE DES HALOGENURES

Les halogénures présents dans les solutions à analyser sont dosés par argentimétrie coulométrique. Les résultats sont exprimés en chlore des chlorures. L'appareil utilisé est le chloruromètre BUCHLER (US) à affichage digital des résultats exprimés en milliéquivalents, et dixièmes, de chlorures par litre pour une prise d'essai de 100µl. Une gamme de mesure des basses teneurs abaisse la résolution au centième de milliéquivalent. En faisant varier le volume de l'échantillon analysé de 1 ml à 10µl, on peut

mesurer toutes les chlorosités des plus basses aux plus élevées. L'erreur totale sur les mesures imputable à la méthode dépend de la précision du volume de la prise d'essai et de la propreté des électrodes de l'appareil. Avec un minimum de précautions, cette erreur peut être maintenue entre ± 1 et 2%. Cet appareil est pratique pour l'analyse de séries. Les valeurs obtenues (moyenne de 2 à 5 essais) sont facilement transposées en g/l d'ion Cl^- ($1 \text{ me/l Cl} = 0,0355 \text{ g/l Cl}$).

MESURE DE LA CONDUCTIVITE

Il existe sur le marché de nombreux conductimètres répondant aux besoins spécifiques de chacun. Leurs gammes de mesures sont plus ou moins étendues et leur perfectionnement technique plus ou moins poussé: affichage numérique, compensation automatique du coefficient de cellule, compensation automatique ou manuelle de la température etc.

L'unité de résistivité est l'ohm.cm²/cm ou Ω .cm. L'unité de conductivité est donc $1/\Omega$.cm. L'inverse de l'ohm, c'est-à-dire l'unité de conductance, est officiellement le siemens (S), mais le mho est encore très fréquemment utilisé. Le plus souvent, ce sont les sous-multiples milli (mS et mmho) et micro (μS et μmho) qui sont employés. Les valeurs de conductivité sont parfois données en siemens/m (S/m), unité cent fois plus petite que le siemens/cm (ou mho/cm), donc dix fois plus grande que le μS (ou μmho)/cm.

Pour le présent travail, j'ai utilisé l'appareil de terrain conçu pour les océanologues par la Yellow Spring Instruments Company (US): le SCTmètre YSI. Il est équipé d'une sonde lestée prévue pour les mesures en pleine eau jusqu'à 15 mètres de profondeur (au laboratoire, le récipient d'immersion de la sonde doit être assez grand pour éviter l'effet de paroi). Il permet de mesurer 1) la température de l'eau de -2° à $+50^\circ\text{C}$, résolution 1°C , précision de lecture $1/2^\circ\text{C}$, 2) la salinité de 0 à $40^\circ/\text{‰}$ en une seule gamme avec compensation manuelle de température par affichage de la valeur lue sur le cadran, résolution $0,2^\circ/\text{‰}$, précision de lecture $0,1^\circ/\text{‰}$, 3) la conductivité de 0 à 50 mS/cm en 3 gammes de lecture (0-0,5; 0-5; 0-50 mS/cm) sans compensation de température. L'appareil est équipé d'un système incorporé de replatinage de l'électrode. Le constructeur admet, dans le pire des cas, une assez forte erreur relative totale maximale, comprise entre $\pm 4,5$ et 6% sur la conductivité et ± 5 à 7% sur la salinité. Pour ma part, je n'ai jamais atteint de telles valeurs. Opérant avec soin sur du matériel en bon état, on maintient l'erreur relative dans les limites de $\pm 3\%$.

Pour chaque échantillon analysé (dilué au besoin) sont notés la température, la conductivité et la salinité. La conductivité est ramenée à la température de référence de 20°C .

MESURE DE L'EXTRAIT SEC DES SOLUTES A 105°C

L'avantage de cette méthode est qu'elle ne nécessite pas d'appareillage qu'un laboratoire d'hydrobiologie normalement équipé ne possède déjà. Son inconvénient est que la dessiccation des solutions salines conduit à la constitution par affinité électrostatique de sels électrolytiques hydratés et (ou) hygroscopiques, perdant de l'eau par chauffage et en gagnant au cours de leur refroidissement, pouvant même perdre de leur eau de constitution par chauffage excessif. L'incidence sur le poids du soluté de ces pertes ou gains d'eau, rend impérative l'observation d'un protocole expérimental très strict.

L'évaporation statique à 25°C des solutions salines conduit à la précipitation des ions sous forme de sels complexes plus ou moins instables (O. BRAITSCH, 1971). Par vaporisation à 105°C , les sels ioniques formés peuvent se résumer à sept espèces au caractère hygroscopique plus ou moins marqué:

la halite	NaCl
la bischofite	$\text{MgCl}_2,6\text{H}_2\text{O}$
l'épsomite	$\text{MgSO}_4,7\text{H}_2\text{O}$
la sylvite	KCl
le gypse	$\text{CaSO}_4,2\text{H}_2\text{O}$
le bromure de sodium	BrNa
le dishydrogénocarbonate (bicarbonate) de calcium	$\text{Ca}(\text{HCO}_3)_2$

La température de 105°C a été retenue parce qu'elle est suffisante pour éliminer toute l'eau hygroscopique des sels tout en respectant leur intégrité. En effet, la bischofite se décompose à 116°C , le gypse se transforme en plâtre ($\text{CaSO}_4,1/2\text{H}_2\text{O}$) à 128°C , l'épsomite perd six de ses sept molécules d'eau à 150°C et les sept à 200°C (in Handbook of Chemistry & Physics). Il faut donc

scrupuleusement respecter la norme de température. De même il faut standardiser les temps de refroidissement et de pesée des échantillons desséchés.

Pour ma part, j'opère de la façon suivante en salle isotherme à 20°C sur du matériel (verrerie et échantillons) en équilibre thermique. Une prise d'essai, mesurée dans une fiole jaugée est transvasée dans un becher taré, la fiole est rincée trois fois avec un peu d'eau distillée et les eaux de rinçage sont ajoutées au becher. Le bécher est placé à l'étuve jusqu'à évaporation complète de l'eau, à 80°C pour éviter l'ébullition et les risques de pertes de matière par projection. La température est ensuite portée à 105°C (103-106°C) pendant 48 heures. Le bécher est refroidi pendant 5 minutes au dessiccateur puis pesé le plus rapidement possible pour éviter la reprise d'eau par les sels hygroscopiques. Le volume de la prise d'essai dépend de la salinité de l'eau à analyser. Dans la plupart des cas je dessèche à 80°C 250 ml d'échantillon dans des bécchers tarés de 500 ml. Pour les eaux peu minéralisées, je porte la prise d'essai à 500 ml voire 1 litre desséchée dans un becher taré de 1 litre. Pour des problèmes d'encombrement des dessiccateurs dont je dispose, il m'arrive de dessécher à 80°C dans un becher de 500 ml une première prise d'essai de 250 ml d'un même échantillon puis une seconde, voire une troisième et une quatrième avant de porter la température à 105°C. En opérant avec minutie de façon standardisée, on maintient l'erreur de mesure entre $\pm 0,5$ et 1%. L'utilisation d'une salle thermostatée n'est pas permise à tous, on peut s'en passer, mais alors il est préférable de travailler à une température proche de 20°C pour minimiser l'influence de celle-ci sur les volumes mesurés. La précision des mesures est moins bonne mais reste dans des limites tout à fait acceptables.

Cette méthode se prête bien à l'analyse de séries.

Matériel utilisé

bécchers de 500 ml et de 1 litre, forme haute, tarés
fioles jaugées de 250 ml et 1 litre
étuve à température réglable à $\pm 1^\circ\text{C}$
balance peson à 0,01 gramme
dessiccateur sous vide de grande capacité.

ETUDE EXPERIMENTALE DES MODES D'EXPRESSION DE LA CONCENTRATION SALINE DES EAUX NATURELLES

I - RELATION ENTRE LA DENSITE ET LA SALINITE

La relation entre la salinité totale, la densité exprimée par la masse spécifique et en degrés Baumé est donnée par les tables de Knudsen (0 - 40 ‰) et par celles de la Compagnie des Salins du Midi et des Salines de l'Est (0 - 290 ‰) (Fig.1).

La mesure de la densité est a priori un moyen commode pour déterminer la salinité d'une eau naturelle, mais elle requiert une extrême minutie pour peu qu'on ait à connaître la salinité avec précision, car la moindre erreur sur la densité entraîne une erreur importante sur la salinité. Cela limite beaucoup l'intérêt de la méthode, surtout pour les faibles concentrations.

Les essais que j'ai faits avec un luxe de précautions montrent:

- une mauvaise corrélation expérimentale entre la densité, lue au densimètre et les degrés Baumé, sauf pour les saumures (Fig 2),
- une corrélation expérimentale à la limite de l'acceptable entre la densité mesurée à l'aide de fioles jaugées de 100 ml et la salinité déterminée par chlorurométrie ou réfractométrie. Pour les salinités supérieures à 30 g/l l'erreur relative moyenne est proche de $\pm 5\%$ et est due aussi bien aux erreurs de mesure de la densité que de la salinité (Fig.3).

La température influe fortement sur la densité. Lorsque les mesures ne sont pas faites à 20°C, il faut tenir compte d'un facteur de correction. En exprimant la densité par $\sigma = (d - 1)10^3$ sa variation $\Delta\sigma$ en fonction de la densité et de la température est donnée par l'abaque de Thoulet (tableau I).

Le recours à la densité pour déterminer la salinité d'une eau est donc une méthode valable pour les fortes et surtout les très fortes salinités. On conçoit qu'elle ait conservé la faveur des saliniers.

La relation graphique entre densité et salinité et le tableau des correspondances peuvent être établis à partir des données du tableau II.

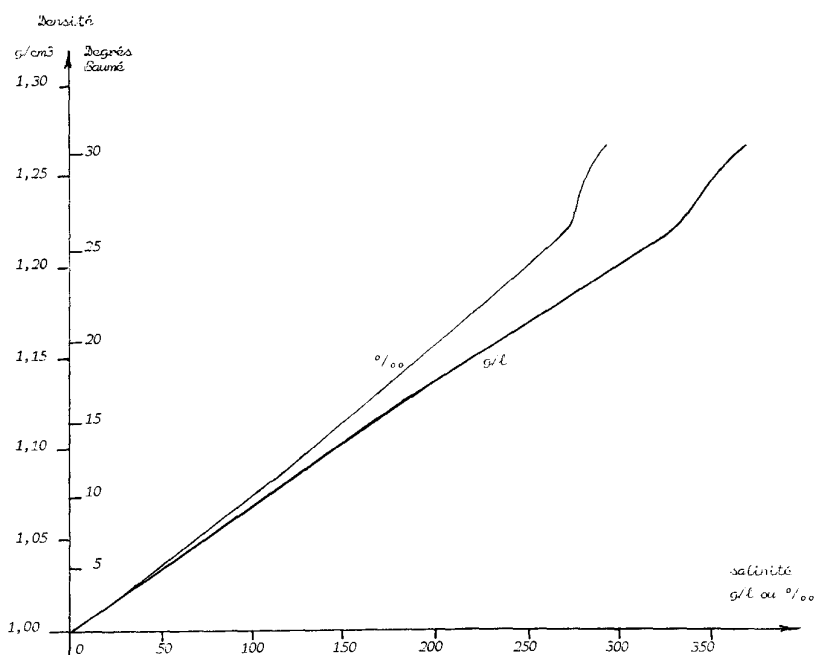


Fig. 1 - Relation entre la densité (g/cm³ et degrés Baumé) et la salinité (g/l et ‰) de l'eau de mer diluée ou concentrée à 20°C (d'après les tables de Knudsen et celles de la Compagnie des salins du Midi et des salines de l'Est)

densité à 20°C g / ml	σ	température							salinité g/l
		0°C	5°C	10°C	15°C	20°C	25°C	30°C	
1,035	35	3,6	3,2	2,3	1,3	0	1,5	3,1	50
1,030	30	3,6	3,2	2,3	1,3	0	1,5	3,1	34
1,020	20	3,3	2,8	2,2	1,2	0	1,3	2,7	29
1,010	10	2,4	2,0	1,6	1,0	0	1,2	2,5	15
1,000	0	1,6	1,7	1,4	0,9	0	1,1	2,0	0

← + variations de Δσ → -

Tableau I - Variations en plus ou en moins de Δσ (σ=(d-1)10³) en fonction de la densité de la salinité et de la température pour des températures différentes de 20°C d'après l'abaque de Thoulet.

II - RELATION ENTRE LA CONDUCTIVITE ET LA SALINITE

La conductance d'une solution d'électrolytes dépend de la température, du pH, de la valence des ions et du degré d'ionisation (RODIER, 1978). La conductivité peut être facilement ramenée à une température de référence en appliquant un coefficient de correction aux valeurs mesurées (Fig.4), mais sa valeur varie avec la composition ionique des solutions ce qui présente un gros inconvénient pour la traduire en salinité. L'eau de mer diluée ou concentrée ayant une composition ionique relative constante jusqu'à la précipitation du gypse (155 g/l), E. RUPPIN a établi la relation entre les salinités et les conductivités correspondantes (formule de E. Rupp in "Properties of ordinary water-substance" edit. Reinhold publishing co. citée par la Société NEYRPIC). La salinité est une fonction puissance de la conductivité:

$$S (g/l) = 0,58 C (mS/cm)^{1,0894} \text{ à } 20 \text{ °C}$$

Pour ma part, j'ai comparé la conductivité de nombreux échantillons d'eaux naturelles camarguaises compris dans la gamme 0-50 mS/cm à 20°C avec leur salinité ‰ (Fig.5) et leur chlorosité (Cl mé/l) (Fig.6). La fonction $S = aC^n$ s'écrit

$$S (g/l) = 0,536 C (mS/cm)^{1,0841} \text{ à } 20 \text{ °C}$$

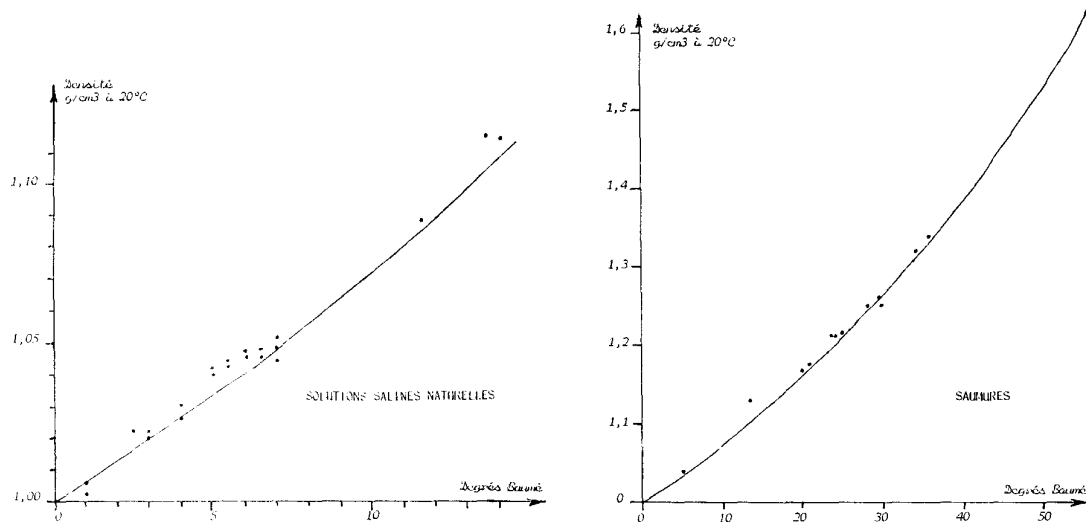


Fig. 2 - Relations théorique et expérimentale entre la densité (g/cm^3) et les degrés Baumé de solutions salines naturelles et de saumures (traits: courbes théoriques d'après "Handbook of chemistry and physics"; points: mesures couplées au densimètre et à l'aréomètre Baumé)

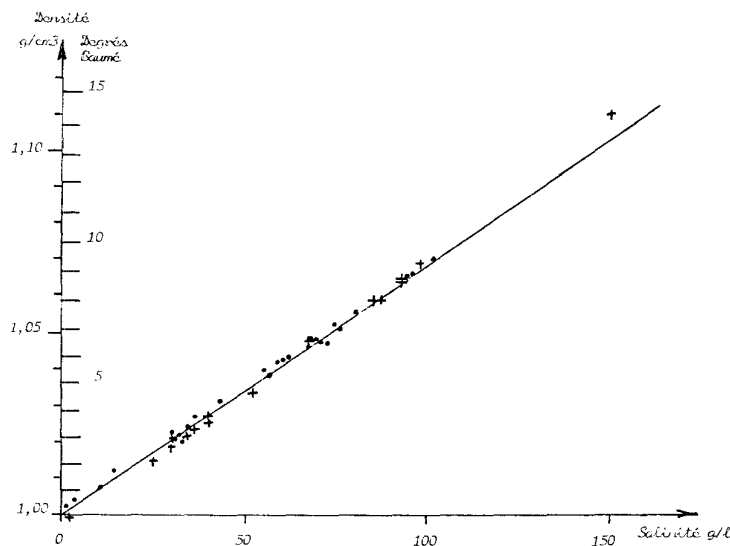


Fig. 3 - Relation entre la densité de solutions salines et leur salinité.

Relation théorique $S \text{ g/l} = f(d)$ (trait). Relation expérimentale entre la salinité mesurée par chorométrie et réfractométrie et la densité mesurée au densimètre (croix) et à la fiole jaugée (points).

Elle donne, à conductivités égales dans la gamme 0 à 40 g/l, des salinités plus fortes que la formule de Ruppin mais restant à l'intérieur de la limite de l'erreur relative maximale sur les mesures. L'erreur relative moyenne sur les mesures tourne autour de $\pm 1\%$ pour les salinités supérieures à 2 g/l, elle est de $\pm 10\%$ de 0,2 à 2 g/l. Pour les eaux naturelles faiblement minéralisées, le plus souvent bicarbonatées calciques, à l'erreur instrumentale s'ajoute la variation de la relation liant la conductivité et la salinité, induite par une composition ionique très différente de celle de l'eau de mer diluée. Pour les conductivités inférieures à 1 mS/cm à 20°C , on pourra appliquer les formules indiquées par RODIER (1978) mais l'auteur lui-même émet quelques réserves sur leur validité.

La méthode conductimétrique est très en vogue parmi les hydrobiologistes depuis la mise sur le marché d'appareils électroniques de terrain d'excellente qualité pour un prix relativement modique. Les utilisateurs trouveront, annexées à la figure 5, les données leur permettant d'établir la relation graphique ou la table de correspondance entre la conductivité électrique et la salinité, de 0 à 200 mS/cm à 20°C .

↓ précipitation de gypse et de la halite

S ‰	(1) Knudsen	(2) densité à 20 °C	(3) S ‰	Cl ‰	Cl g/l	Cl ml/l	(4) S g/l	S g/l	erreur relative %
	densité à 0°C	Knudsen corrigé	Knudsen corrigé	Knudsen corrigé	Cl g/l	Cl ml/l	S g/l	S g/l	± %
2	1,0015	1,0003	2,01	1,10	1,10	31,0	2,01	0,00	0
5	1,0040	1,0022	5,02	2,70	2,80	78,9	5,05	0,01	0,2
10	1,0060	1,0062	10,05	5,60	5,60	157,7	10,11	0,06	0,6
15	1,0120	1,0097	15,07	8,30	8,44	237,7	15,22	0,15	1,0
20	1,0161	1,0132	20,09	11,12	11,30	318,3	20,36	0,27	1,3
25	1,0201	1,0170	25,11	13,90	14,16	399,4	25,54	0,43	1,7
30	1,0241	1,0205	30,14	16,68	17,09	481,4	30,76	0,62	2,0
35	1,0281	1,0245	35,16	19,46	20,01	563,7	36,02	0,80	2,1
40	1,0322	1,0285	40,18	22,24	22,96	646,8	41,33	1,15	2,8

densité à 20 °C	Cl ‰	Cl g/l	Cl ml/l	S ‰	S g/l	S g/l	erreur relative %		
							(5)	(6)	± %
1,0360	27,6	28,6	311	50,2	52,0	1,8	3,58	3,46	3,52
1,0435	33,4	34,8	930	60,3	62,9	2,6	4,31	4,13	4,22
1,0590	44,6	47,2	1 350	80,5	85,3	4,8	5,96	5,65	5,78
1,0745	55,5	59,6	1 679	100	108	8	8,0	7,4	7,7
1,0910	66,7	72,8	2 051	121	132	11	9,1	8,3	8,7
1,107	77,3	85,6	2 411	140	155	15	10,7	9,7	10,2
1,125	90,7	102	2 873	167	182	19	11,7	10,4	11,0
1,143	104	119	3 352	184	210	26	14,1	12,4	13,2
1,161	116	135	3 807	205	238	33	16,1	13,9	15,0
1,180	129	152	4 282	226	267	41	18,1	15,4	16,8
1,200	143	171	4 817	249	299	50	20,1	16,7	18,4
1,216	153	186	5 239	267	324	57	21,3	17,6	19,4
1,230	153	186	5 239	273	335	62	22,7	18,5	20,6
1,241	153	186	5 239	278	345	67	24,1	19,4	21,8
1,252	153	186	5 239	284	355	71	25,0	20,0	22,5
1,263	153	186	5 239	289	365	76	26,3	20,8	23,6

(1) Tables de Knudsen in BRAJNIKOV, FRANCE-BOEUF & ROMANOVSKY : "Techniques d'étude des sédiments et des eaux qui leur sont associées". Ed. 1945, pages 18-20

(2) d'après l'abaque de Threlkel, in op.cité page 17

(3) S ‰ à 20°C = 1,0045 in HARVEY : "Jumia. et biologie de l'eau de mer". Ed. 1949 page 19

(4) S g/l = S ‰ (5) x a (2)

(5) $\frac{(S_g/L - S_{‰}) \times 100}{S_{‰}}$ (6) $\frac{(S_g/L - S_{‰}) \times 100}{S_g/L}$

Tableau II - Relation entre la densité, la chlorinité, la chlorosité et la salinité exprimée en ‰ et en g/l des solutions salines naturelles.

Erreur relative induite par l'assimilation des deux modes d'expression de la salinité.

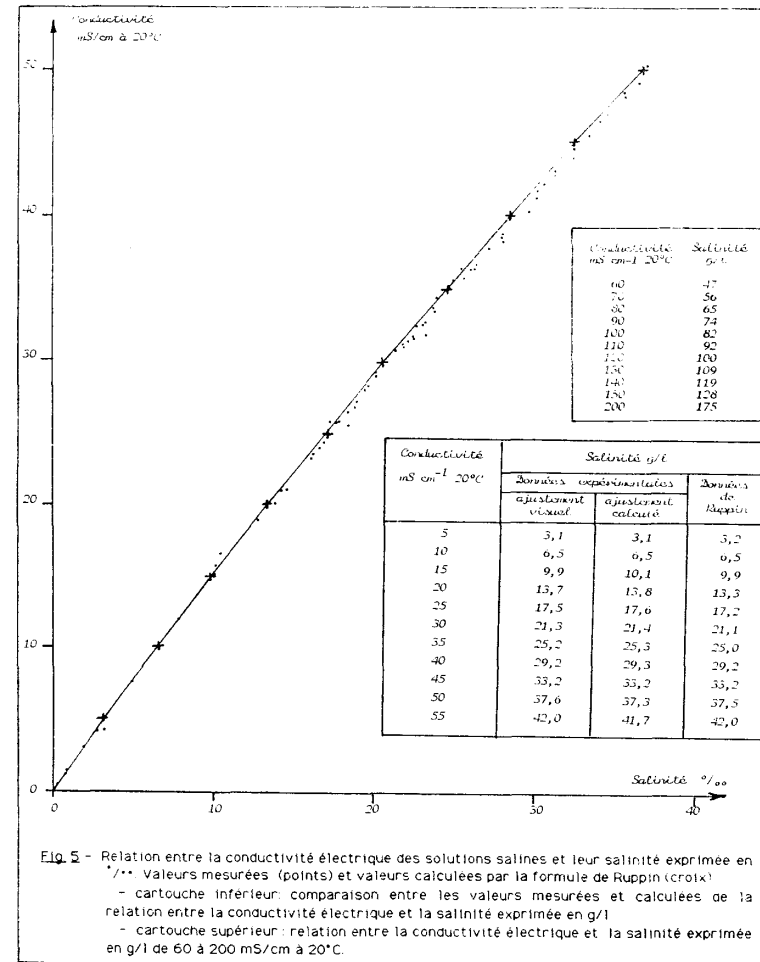
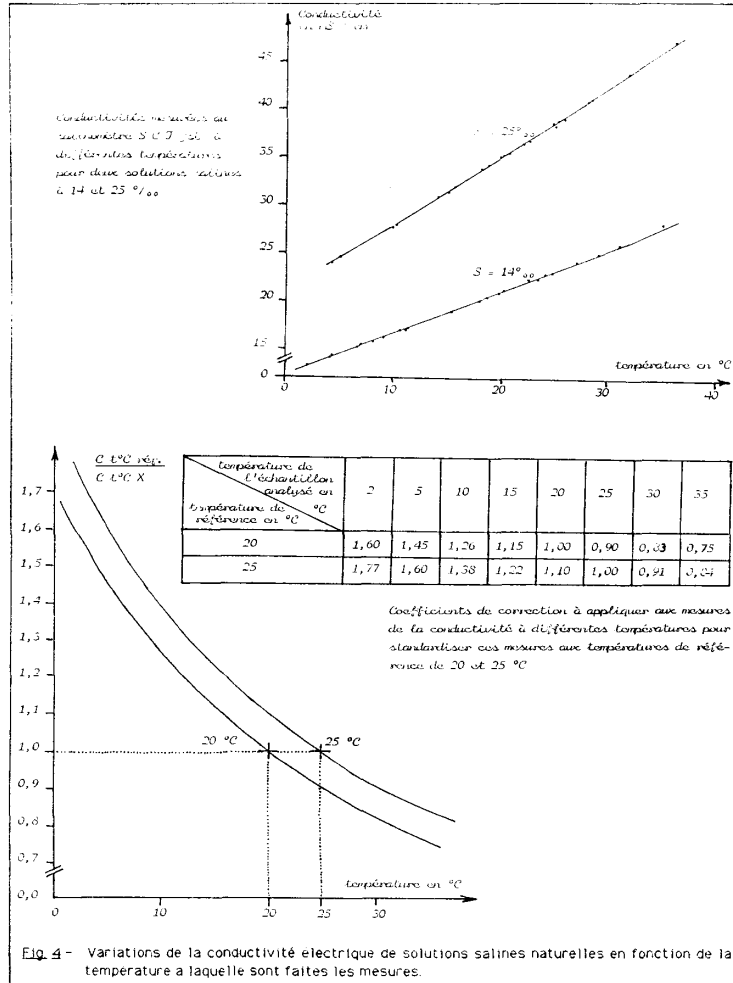
- A- d'après les tables de Knudsen
- B- d'après les tables de la Compagnie des salins du Midi et des salines de l'Est.

II - RELATION ENTRE LA REFRINGENCE ET LA SALINITE

D'une manière générale, l'indice de réfraction des solutions aqueuses croît avec la teneur en soluté, mais à concentration et températures égales, il dépend de la nature de la solution. Ainsi pour les trois sels potentiels représentant plus de 90% de la masse du soluté de l'eau de mer, l'indice de réfraction est plus élevé pour les solutions d'epsomite (MgSO₄·7H₂O) et de bischofite (MgCl₂·6H₂O) que pour la halite (NaCl) (Fig.7). Ceci explique que l'eau de mer ait, à concentration égale, un indice de réfraction légèrement plus élevé qu'une solution pure de chlorure de sodium (Fig.8). Autrement dit, à indice de réfraction égal, une solution d'eau de mer est moins concentrée qu'une solution pure de NaCl. Par conséquent, si l'on utilise un réfractomètre gradué en NaCl% pour déterminer la salinité de solutions d'eau de mer ou d'eaux naturelles dérivées de l'eau de mer, on obtient des valeurs par excès.

La comparaison, pour des indices de réfraction de même valeur, de la concentration % de solutions pures de NaCl et de la salinité de l'eau de mer diluée ou concentrée (0 à 50 g/l) permet de calculer la fonction S (g/l) = f(NaCl%)

$$S (g/l) = 9,78 \text{ NaCl}\% - 0,3$$



La régression linéaire calculée à partir de valeurs lues au réfractomètre gradué en NaCl% et des salinités g/l obtenues à partir de mesures faites au salinomètre YSI pour un grand nombre d'échantillons ($n = 200$) couvrant une large gamme de salinité (0 à 100 g/l), donne une équation très voisine

$$S \text{ (g/l)} = 9,76 \text{ NaCl\%} - 0,6$$

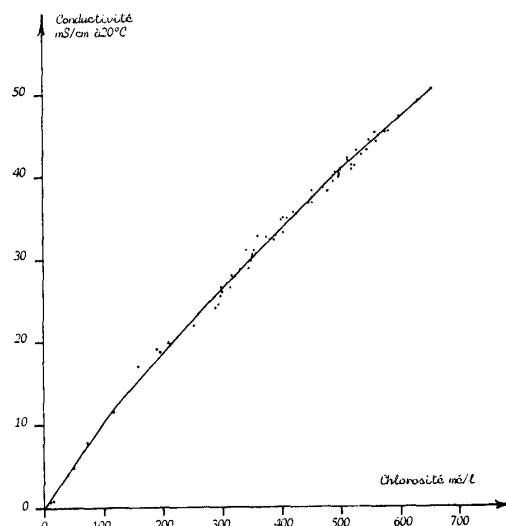


Fig. 6 - Relation expérimentale entre la conductivité électrique des solutions salines et leur chlorosité exprimée en mé/l

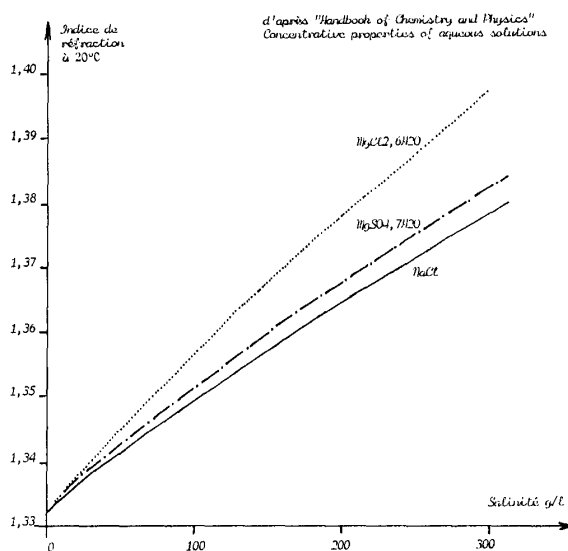


Fig. 7 - Relation entre l'indice de réfraction et la concentration de solutions pures de halite (NaCl), d'epsomite ($\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$) et de bischofite ($\text{MgCl}_2 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$)

Pour les salinités faibles et moyennes, ces équations donnent des valeurs par défaut par rapport à l'ajustement visuel de la régression, mais il ne faut pas perdre de vue que la lecture de l'appareil est entachée d'une erreur absolue constante ce qui entraîne une erreur relative d'autant plus forte que la salinité est basse. Cette erreur instrumentale représente une part importante de l'erreur moyenne mesurée et fait perdre beaucoup d'intérêt aux réfractomètres pour les salinités inférieures à 10 g/l. Pour les salinités supérieures à 100 g/l, l'écart entre les valeurs mesurées, les valeurs calculées et celles situées sur la courbe ajustée visuellement reste inférieur à 2%.

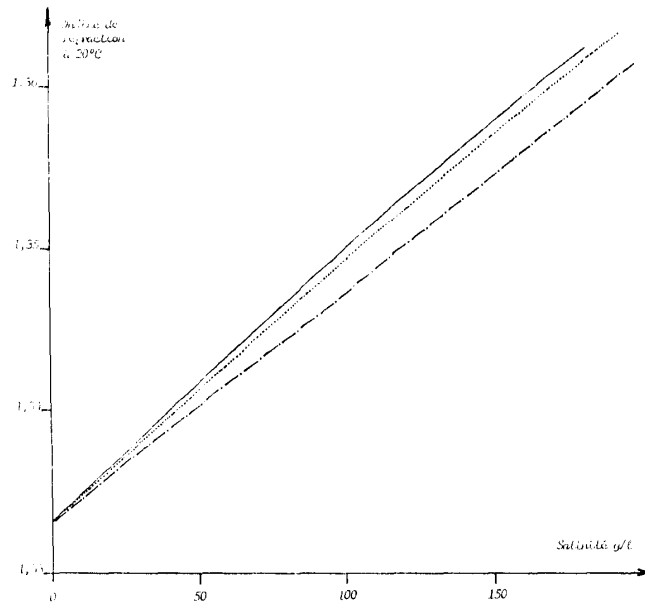


Fig.8 - Relation entre l'indice de réfraction et la concentration de solutions pures de halite (NaCl) (trait pointillé), de sucrose (trait point-tiré) et d'une solution des sels composant l'eau de mer. (d'après " Handbook of Chemistry and Physics" et la notice d'utilisation du réfractomètre-salinomètre REICHERT)

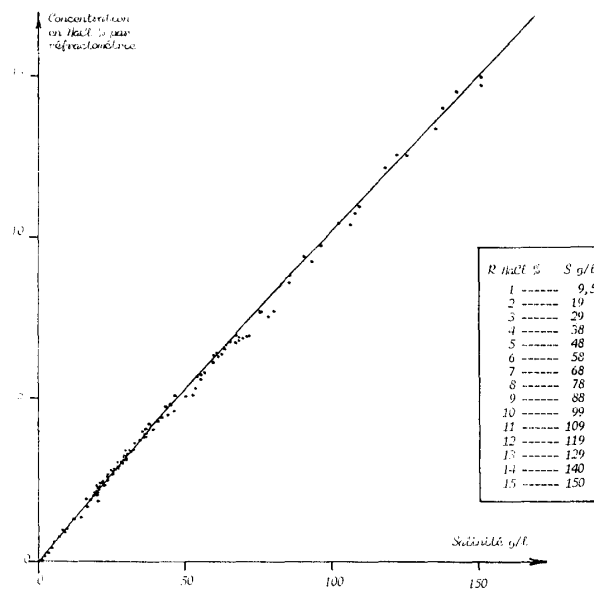


Fig. 9 - Relation expérimentale entre la réfringence des solutions salines traduite en concentration de NaCl% et leur salinité.

Les utilisateurs de réfractomètres gradués en NaCl% pourront prendre en compte les indications du cartouche de la figure 9.

On peut également mesurer la salinité des eaux naturelles à l'aide d'un appareil gradué en degrés Brix, c'est-à-dire en grammes de sucrose ($C_{12}H_{22}O_{11}$) pour 100 grammes de solution, après établissement d'une table de correspondance. A indice de réfraction égal, une solution de sucrose $C_{12}H_{22}O_{11}$ a une concentration plus élevée qu'une solution pure de chlorure de sodium et à plus forte raison, qu'une solution de sels extraits de l'eau de mer (fig. 8). Donc, pour une même concentration, une eau naturelle donne une lecture en degrés Brix plus forte qu'en NaCl%, comme le montre la relation expérimentale de la figure 10. La relation

entre degrés Brix et salinité obtenue par la mesure simultanée d'échantillons d'eau au réfractomètre et au salinomètre YSI (et/ou au densimètre), diffère sensiblement, à partir de 15 g/l, de la relation entre les degrés Brix et la salinité de solutions de sels marins. Les salinités mesurées sont systématiquement plus basses que les salinités calculées, sans que la valeur relative de la différence n'excède 8% (Fig. 11).

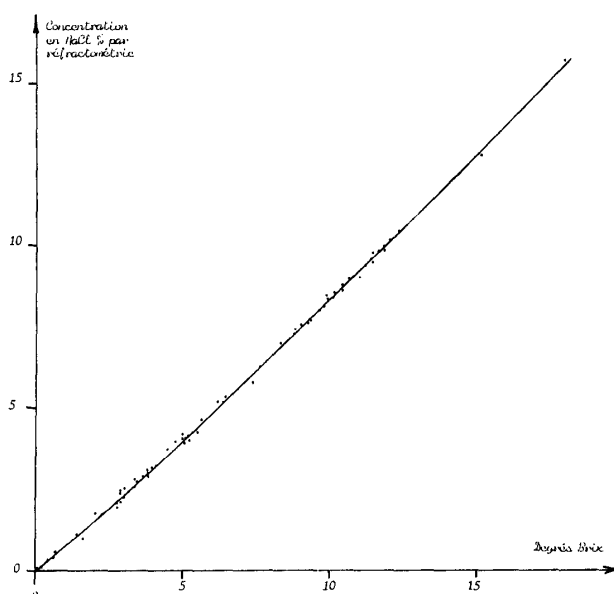


Fig. 10 - Relation expérimentale entre deux modes d'expression de la réfringence des solutions salines: la concentration en NaCl‰ et les degrés Brix.

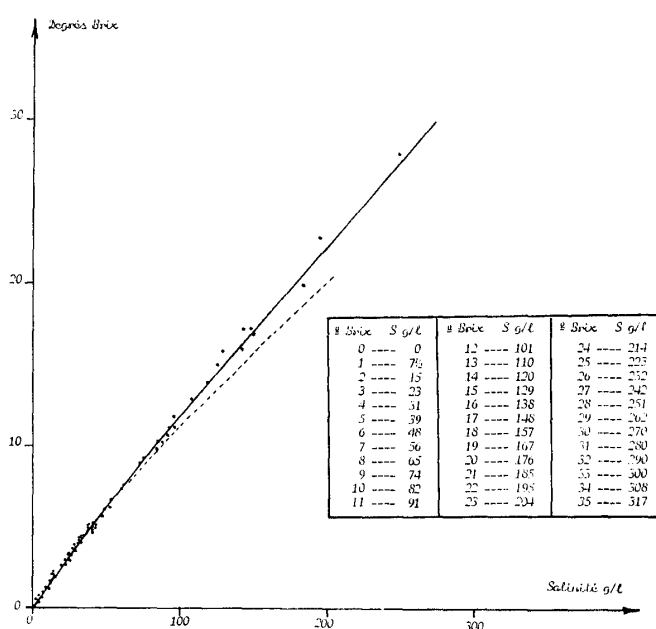


Fig. 11- Relation entre la réfringence des solutions salines exprimée en degrés Brix et leur salinité exprimée en g/l. Valeurs mesurées (points et trait continu) et courbe théorique (trait tireté).

La relation expérimentale autorise le calcul de régressions linéaires en trois étapes, à partir desquelles on peut établir la table de correspondance entre degrés Brix et salinités (cartouche de la Fig. 11)

0 à 5° Brix $Sg/l = 7,8^\circ \text{Brix} - 0,5$ $n=25$ $r=0,9976$
 6 à 9,5° Brix $Sg/l = 83^\circ \text{Brix} - 1,5$ $n=10$ $r=0,999$
 > 9,5° Brix $Sg/l = 9,4^\circ \text{Brix} - 11,7$ $n=10$ $r=0,9998$

L'utilisation d'un appareil destiné à la mesure de la concentration de solutions sucrées, pour déterminer la salinité des eaux naturelles, peut paraître insolite, mais elle se justifie pour deux raisons 1) le prix relativement modique des bons réfractomètres Brix à main et à compensation automatique de température, donc utilisables sur le terrain, 2) l'étendue de l'échelle de mesure qui couvre toute la gamme des salinités rencontrées dans la nature. J'ai, pour ma part, tiré grand profit de ce type d'appareil, notamment dans le domaine du sursalé, jusqu'à ce que je puisse acquérir un réfractomètre beaucoup plus cher mais directement gradué en $S^{\circ}/\text{‰}$ et à température compensée. Le seul problème qui reste posé avec ce réfractomètre-salinomètre est le passage des $^{\circ}/\text{‰}$ aux g/l. La relation graphique entre $^{\circ}/\text{‰}$ et g/l et une table de conversion peuvent être établies à partir des données du Tableau II. toutefois, l'erreur sur les mesures autorise à négliger cette correction pour les salinités inférieures à celle de l'eau de mer.

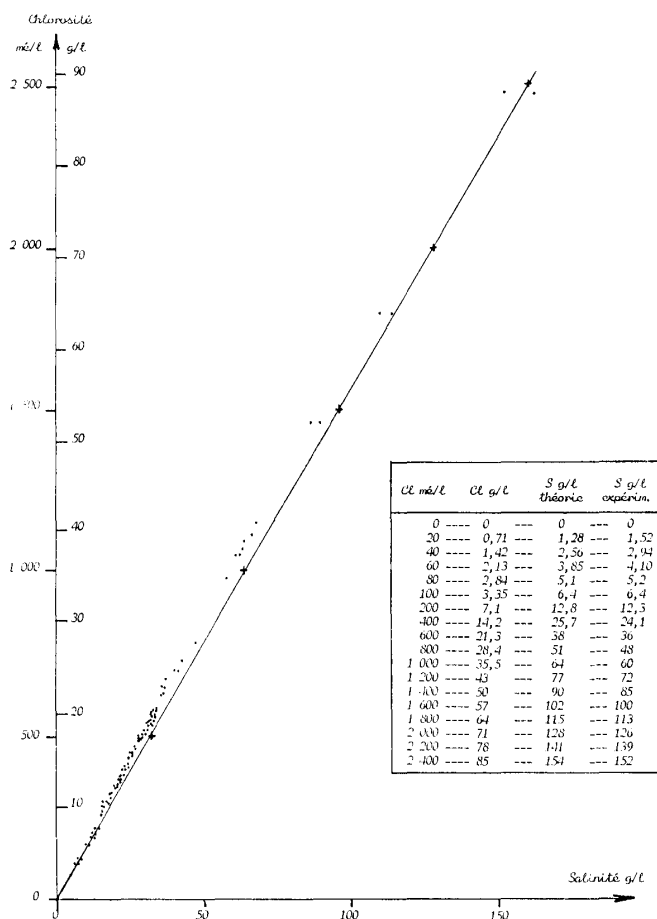


Fig. 12 - Relation entre la chlorosité des solutions salines et leur salinité exprimée en g/l. Comparaison entre les valeurs mesurées (points) et les valeurs calculées par la formule $S=1,80655 \text{ Cl}$ (trait)

III - RELATION ENTRE LA CHLOROSITE ET LA SALINITE

D'après la formule $S = 1,80655 \text{ Cl}$ permettant de calculer la salinité totale ST de l'eau de mer à partir de la chlorosité ou de la chlorinité traduisant la concentration en ions halogénures (Cl^- et Br^-), il vient:

$$1 \text{ mg Cl}^- = 1,81 \text{ mg ST} \quad \text{et} \quad 1 \text{ mg Cl}^- = 64 \text{ mg ST}$$

Ces relations sont valables jusqu'à la précipitation du gypse ($S = 155 \text{ g/l}$; $\text{Cl}^- = 86 \text{ g/l}$ ou 24201 mé/l).

La relation expérimentale tirée des mesures que j'ai faites sur les mêmes échantillons au chloruromètre (Cl mé/l) et au salinomètre YSI ($S^{\circ}/\text{‰}$) autorise après conversion des $^{\circ}/\text{‰}$ en g/l, le calcul de régressions linéaires en trois étapes et l'établissement d'une table de conversion (Fig. 12).

0 à 50 mé/l	$S \text{ (g/l)} = 0,071 \text{ Cl}^- \text{ mé/l} + 0,1$	n = 7	r = 0,9973
0 à 1400 mé/l	$S \text{ (g/l)} = 0,059 \text{ Cl}^- \text{ mé/l} + 0,5$	n = 76	r = 0,9989
> 1400 mé/l	$S \text{ (g/l)} = 0,066 \text{ Cl}^- \text{ mé/l} - 6$	n = 8	r = 0,9916

La première étape correspond aux eaux faiblement minéralisées (<3.6 g/l) où la teneur relative en halogénures est moins élevée que dans les eaux marines. La seconde correspond aux salinités comprises entre 5 et 80 g/l. Les valeurs moyennes de l'équivalence entre halogénures et sels totaux sont inférieures de quelque 6% en valeur relative à celles que donne la formule $S = 1.80655 Cl$. La troisième étape correspond aux saumures.

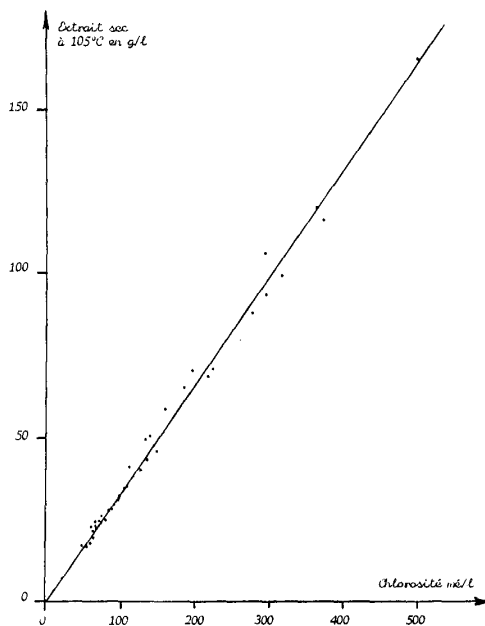


Fig. 13 - Relation expérimentale entre les valeurs pondérales en g/l des extraits secs de solutions salines et leur chlorosité.

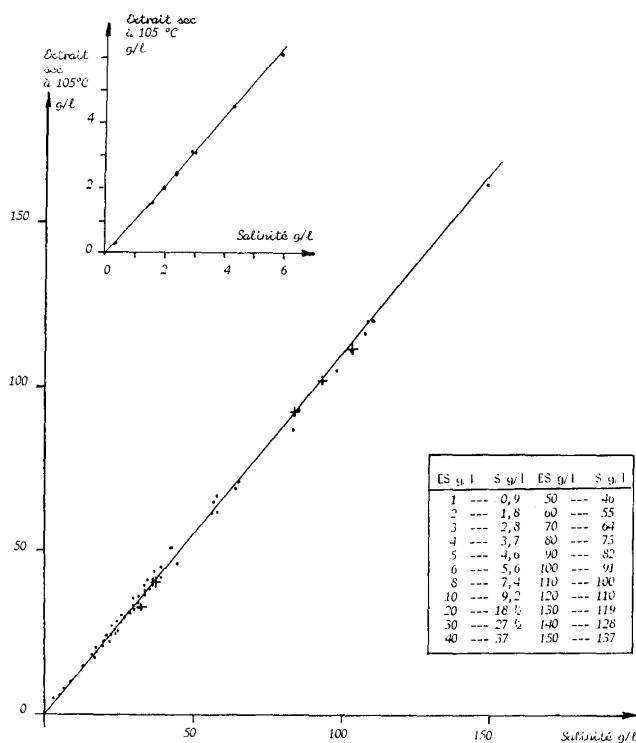


Fig. 14- Relation expérimentale entre les valeurs pondérales en g/l des extraits secs de solutions salines et leur salinité en g/l mesurée par réfractométrie (points) et par densimétrie (croix).

IV - RELATION ENTRE LA MASSE DE L'EXTRAIT SEC À 105°C ET LA SALINITÉ

Les mesures faites sur les mêmes échantillons au chloruromètre, au salinomètre et par dessiccation standardisée des solutés montrent que la masse de l'extrait sec à 105°C, exprimée en grammes par litre de solution est corrélée avec la chlorosité (Fig. 13) et avec la salinité ‰, et, en faisant intervenir la densité avec la salinité en g/l (Fig. 14)

$$S \text{ (g/l)} = 0,912 \text{ ES (g/l)} + 0,07 \quad n = 51 \quad r = 0,9980$$

Il existe également une corrélation entre l'extrait sec à 105°C en g/l ou la salinité g/l et la somme (ou la demi-somme) des ions d'une solution, exprimée en mē/l. Il suffit donc de connaître la composition anionique d'une solution pour en déduire sa salinité. Or, les anions sont techniquement plus faciles à analyser que les cations (Fig. 15).

$$\text{ES (g/l)} = 0,0624 \sum A - 0,3 \quad n = 15 \quad r = 0,9999$$

(avec A de 10 à 1800 mē/l)

$$S \text{ (g/l)} = 0,0541 \sum A - 0,5 \quad n = 13 \quad r = 0,9980$$

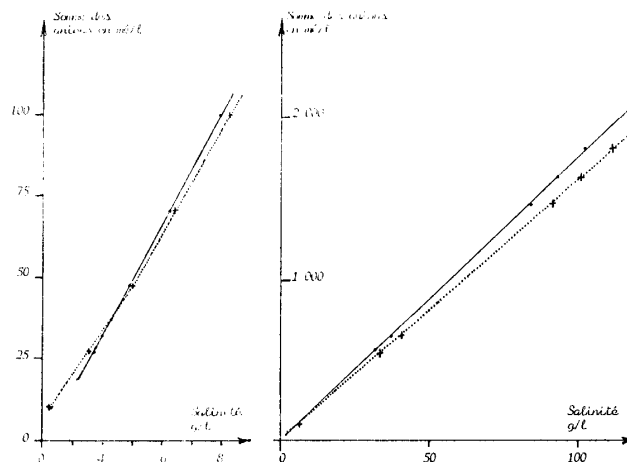


Fig. 15 - Relation expérimentale entre la somme des anions des solutions salines naturelles et leur salinité exprimée en g/l (trait plein) ou la valeur pondérale exprimée en g/l de leur extrait sec (trait pointillé)

V - RELATION ENTRE LA PRESSION OSMOTIQUE ET LA SALINITE

Bien qu'il ne s'agisse pas là d'une méthode de mesure de la salinité des eaux naturelles, il me paraît intéressant de faire état de la relation existant entre la pression osmotique d'une solution saline et sa salinité, telle qu'elle a été établie expérimentalement par A. BERGER (CNRS, Centre Louis Emberger, Montpellier) et moi-même par l'analyse simultanée d'échantillons d'eaux naturelles au chloruromètre et au psychromètre électronique. La pression osmotique Π est liée à la chlorosité (et à la salinité) par une fonction de puissance (Fig.16).

$$\Pi \text{ (MPa)} = 0,0034 \text{ Cl(mē/l)}^{1,04} \quad n = 55 \quad r = 0,995$$

(avec Cl entre 50 et 1700 mē/l)
MPa = 1 mégapascal = 10 bars.

La fonction linéaire $\Pi = 0,0047 \text{ Cl} - 0,13$ donne des résultats très voisins. Traduites en salinité, ces relations deviennent

$$\Pi \text{ MPa} = 0,0612 \text{ S (g/l)}^{1,04} \quad \text{et} \quad \Pi \text{ MPa} = 0,076 \text{ S (g/l)} - 0,1$$

(avec S compris entre 3 et 100 g/l.)

L'erreur relative moyenne est comprise entre 2 et 3% au delà de $\Pi = 1$ MPa et $S = 15$ g/l. En deçà elle augmente rapidement lorsque ces valeurs décroissent. Les tables de correspondance permettant de passer de la pression osmotique à la salinité et inversement sont annexées à la figure 16.

La fonction $\Pi = 0,0612 S^{1,04}$, donne une relation entre salinité et pression osmotique tout à fait comparable à celle de RICHARDS et al. (1954).

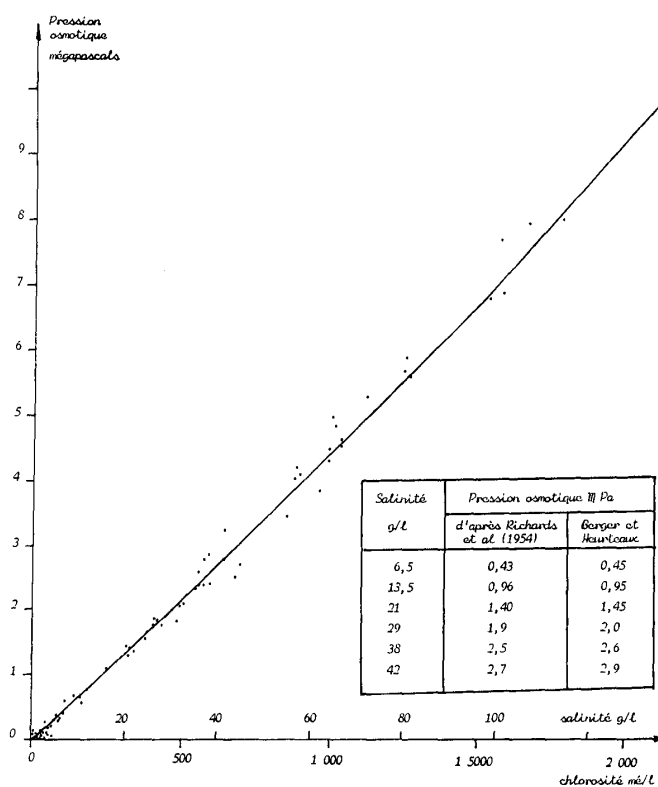


Fig. 16 - Relation expérimentale entre la chlorosité exprimée en mé/l des solutions salines et leur pression osmotique.
cartouche: comparaison de la relation entre la salinité exprimée en g/l, les présentes données expérimentales et celles calculées d'après Richards et al (1954)

CONCLUSION

La diversité des méthodes utilisables pour mesurer la salinité totale des eaux naturelles permet à chacun d'adopter la technique qui convient le mieux à ses moyens et à ses besoins.

Si les mesures sont faites sur le terrain, on pourra utiliser un conductimètre, un réfractomètre ou un densimètre. Si les salinités sont basses, l'utilisation d'un conductimètre électronique portable, si possible à température et coefficient de cellule compensés, est préférable. Si les salinités sont fortes on les mesurera avec un réfractomètre à main gradué en salinité ou en degrés Brix, mais obligatoirement pourvu d'un système de compensation automatique de température. On pourra aussi utiliser des densimètres, mais ces appareils sont fragiles et d'un maniement moins facile que les réfractomètres.

Si les mesures sont faites au laboratoire, on pourra choisir entre :

- l'analyse des halogénures exprimés en chlore des chlorure par volumétrie, mercurimétrie pour les faibles teneurs et argentimétrie pour les fortes, ou par coulométrie ;
- la mesure des densités par pycnométrie ;
- la dessiccation des solutés suivant une méthode standardisée ;
- la mesure de l'indice de réfraction ou de leur équivalent en concentration de sel ou de sucre avec un réfractomètre d'Abbé ou un réfractomètre à main, muni ou non d'un dispositif de compensation automatique de température ;
- la mesure de la conductivité électrique ;
- l'établissement des balances ioniques.

Quelle que soit la méthode employée, elle ne donne qu'une valeur approchée de la salinité vraie à l'intérieur d'une fourchette d'incertitude plus ou moins large. L'existence de cette fourchette d'incertitude tient à deux causes: 1) L'inévitable erreur imputable aux instruments de mesure et aux manipulations. Son importance dépend de l'entretien du matériel et du soin de l'opérateur; dans les meilleures conditions, elle est comprise entre ± 2 et $\pm 3\%$. 2) Pour certaines méthodes de mesure, la chlorurométrie, la conductimétrie et la réfractométrie, il peut y avoir d'importantes variations en plus ou en moins (± 10 à 15%) si la composition ionique relative des solutions à analyser diffère beaucoup de celle de l'eau de mer comme c'est le cas pour les eaux naturelles superficielles peu minéralisées (moins de 2 g/l) ou pour les eaux souterraines profondes, d'origine marine ou non, dont le chimisme a été modifié par des siècles, voire des millénaires, de contact et d'échanges avec la roche magasin. Lorsque l'on a affaire à de telles eaux, l'établissement des balances ioniques ou à défaut, la dessiccation des solutés donnent de meilleurs résultats.

Ces remarques sur la précision des mesures posent la question de la signification des décimales dans l'expression de la salinité lorsqu'on néglige d'explicitier la fourchette d'incertitude.

BIBLIOGRAPHIE

- BERGER A., HEURTEAUX P. (1985). Response of *Juniperus phoenicea* on sandy dunes in the Camargue (France) to water and saline constraints in Summer. *Vegetatio* 62:327-333
- BRAITSCH O.(1971). Salt deposits. Their origin and composition. Minerals, rocks and inorganic materials. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York. 297 pp.
- BRAJNIKOV B., FRANCIS-BOEUF C. & ROMANOVSKI V.(1943). Technique d'étude des sédiments et des eaux qui leur sont associées. Hermann & Cie éd., Paris. 110 pp
- GILLAIN G. & DISTECHE A.(1978). L'eau de mer. Composition, Caractéristiques générales. in *Livre de l'eau*. Guide pratique à l'usage des ingénieurs et techniciens. Vol. 1: 239-283. CEBEDOC, Liège.
- HARVEY H.W.(1949). Chimie et biologie de l'eau de mer. Biblioth. Sc. intern. Sc. pures. P.U.F., Paris. 177 pp.
- KNUDSEN M.(1901). Hydrographic tables. Copenhagen.
- KNUDSEN M.(1902). Berichte über die konstanten Bestimmung zur Aufstellung der Hydrographischen Tabellen. *Dansk Vidensk. Selek. Skrifter Naturvidensk. math.* 6, part 12, n°1.
- LANDRY J.C. & JACCARD J. (1982). Chimie des eaux libres des marais salants de Salin de Giraud (sud de la France). *Géol. mediterr.* IX, 4: 329-348.
- PERTHUISOT J.P.(1982). Introduction générale à l'étude des marais salants de Salin de Giraud (sud de la France). Le cadre géographique et le milieu. *Géol. mediterr.* IX, 4:
- RICHARDS L.A. & al. (1954). Diagnosis and improvement of saline and alkali soils. US Dept. Agriculture. Handbook 60
- RODIER J. (1978). L'analyse de l'eau. Eaux naturelles. Eaux résiduaires. Eau de mer. 6ème édit. Dunod technique, Paris: 1135 pp.
- USIGLIO J. (1849). Analyse de l'eau de la Méditerranée sur les côtes de France. *Ann. Chim. & Phys.* XXVII,3: 172-191.
- WEAST R.C. et al.(1971). Handbook of Chemistry and Physics. 51st edition. CRC editeur, Cleveland, Ohio.



Imprimé au C.R.D.P. de Marseille
31, Bd d'Athènes - 13001 - en décembre 1989

INSTRUCTIONS AUX AUTEURS

Les articles proposés doivent être envoyés, dactylographiés, au Secrétariat général de la Revue. Ils seront soumis à l'un des membres du comité de lecture ou du comité de rédaction avant confirmation de leur acceptation.

Ils devront être dactylographiés alors, pour le tirage offset, suivant les normes de la Revue. Celles-ci seront précisées aux auteurs par le Secrétariat lors de la confirmation de l'acceptation du manuscrit.

Tous les schémas et graphiques devront être réduits au format 21 x 29,7. Dans le cas contraire, cette réduction sera faite aux auteurs. Les articles ne pourront dépasser 20 pages dactylographiées à titre gracieux. Les pages supplémentaires seront aux frais des auteurs.

Les abonnés peuvent publier dans *Ecologia Mediterranea* des travaux originaux et des mises au point sur des sujets se rapportant à l'écologie générale terrestre et limnique en région méditerranéenne et à l'écologie appliquée. Ceux-ci peuvent être publiés en langue française de préférence mais aussi en langue anglaise, italienne ou espagnole. La présence du titre en langue anglaise et du résumé en langue anglaise ou espagnole est indispensable.

T A R I F

Tomes I, II, VII (2)	50 F
Tomes III, IV, V, VI, VII (1), VIII (1/2), VIII (3), VIII (4), IX (1), IX (2), IX (3/4), X (1/2), X (3/4), XI (2/3), XI (4)	70 F
Tomes VIII (1/2), XI (1)	120 F

Abonnement 1986 (Tome XII)	France : 300 F
	Etranger : 350 F

Collection ECOLOGIA

. Tome I à VII (2) inclus	250 F
. Tome I à VIII (4) inclus	350 F
. Tome I à IX (3/4) inclus	500 F
. Tome I à X (3/4) inclus	650 F
. Tome I à XI (4) inclus	800 F

Abonnement 1987 (Tome XIII) }	France : 330 F
Abonnement 1988 (Tome XIV) }	Etranger : 380 F

Toutes les commandes doivent être faites auprès du Secrétariat de la Revue accompagnées du paiement par chèque ou mandat, libellé au nom de :

Régisseur d'Avances de l'Université AIX-MARSEILLE Centre St-Jérôme, CCP n° 9404.68 M MARSEILLE

SOMMAIRE

A. VAQUER. — Importance relative des espèces endogènes et allochtones dans la structure des peuplements d'algues des rizières de Camargue.....	3
S. LEONARDI, M. RAPP, V. LA ROSA. — Répartition et dynamique de la matière organique dans une forêt de <i>Pinus laricio</i> Poir.	17
T. GAUQUELIN, M. IDRISSE HASSANI, P. LEBRETON. — Le genévrier thurifère, <i>Juniperus thurifera</i> L. (cupressacées) : analyse biométrique et biochimique ; propositions systématiques	31
T. GAUQUELIN, J. DAGNAC. — Caractéristiques édaphiques des groupements à Genévrier thurifère des Atlas marocains : étude des niveaux superficiels des sols sous couvert et hors couvert	43
J.-P. BARRY, M.-F. COUREL, J.-N. DECONINCK, X. JAOUEN, J. MUSSO, J. RISER, C. ROLANDO. — Le problème des divisions bioclimatiques et floristiques au Sahara. Note X - Au Sahara occidental : la dorsale Reguibat et le Hank, approches biogéographiques et géomorphologiques.....	57
A. BOSCAGLI. — La vegetazione dei suoli argillosi pliocenici della Toscana meridionale. 3. Evoluzione dei pascoli nelle Crete senesi	85
S. RAMBAL. — A simulation model for predicting water balance and canopy water potential of a <i>Quercus coccifera</i> garrique after fire.....	95
A. FRAVAL, C. VILLEMANT, B. CHORFI, H. RAMZI. — Etude d'une infestation locale de la subéraie de la Mamora par le Bombyx disparate, <i>Lymantria dispar</i> (L.) (Lep. <i>Lymantriidae</i>), en 1987	101
L. MASTRANTUONO, C. LA ROCCA. — The invertebrate fauna in sandy shores of Lake Vico (Italy) : its use in a trophic evaluation of littoral sediments.....	121
C.-J. POLLO, V. PEREZ-MELLADO. — Trophic ecology of a taxocenosis of mediterranean <i>Lacertidae</i>	131
P. HEURTEAUX. — La mesure de la salinité des eaux naturelles en hydrologie et en hydrobiologie. Essai pour une standardisation de l'expression des résultats	149



CRDP MARSEILLE

CENTRE NATIONAL DE DOCUMENTATION PEDAGOGIQUE

CENTRE REGIONAL DE DOCUMENTATION PEDAGOGIQUE

Edition - Impression - 31, Bd d'Athènes 13232 Marseille Cédex 01

D.L. 4ème trim. 1989