

ISSN : 0153-8756

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

ecologia mediterranea

revue d'écologie terrestre et limnique



TOME XX 1994

Fascicule 3/4

Faculté des Sciences et Techniques de Saint Jérôme, IMEP (case 461)
Avenue Escadrille Normandie-Niemen, F 13397 Marseille Cedex 20

ECOLOGIA MEDITERRANEA

Université d'Aix-Marseille III
Faculté des Sciences et Techniques de Saint Jérôme
Institut Méditerranéen d'Ecologie et de Paléocécologie (Case 461)
Avenue escadrille Normandie-Niemen
F 13397 MARSEILLE Cedex 20
Fax : 91 28 86 68

<i>Directeur de la publication</i>	P. QUEZEL	<i>Editeur</i>
<i>Secrétaire général</i>	H. BRISSE	<i>Co-editeur</i>
<i>Comité de rédaction</i>	L. BIGOT, R. LOISEL, N. POINSOT-BALAGUER, L. TESSIER	<i>Editorial board</i>
<i>Trésorier</i>	J.-L. de BEAULIEU	<i>Treasurer</i>
<i>Equipe technique</i>	C. GABOURIAUT, C. GOEURY	<i>Technical board</i>

COMITE DE LECTURE

- AKMAN, Y., Ankara Universiti-Fen Facultesi-Biyologie Bolumu, Ankara, Turquie.
- AUSSENAC, G., INRA, CNRF, Unité de Recherches en Bioclimatologie Forestière, Champenoux, F 54280 Seichamps.
- BARBAULT, R., ENS, 46 rue d'Ulm, F 75230 Paris Cedex 05.
- BARBERO, M., UAM III, Faculté de Saint Jérôme, Laboratoire de Botanique et Ecologie Méditerranéenne (Case 461), Avenue escadrille Normandie-Niemen, F 13397 Marseille Cedex 13.
- BIROT, Y., INRA, Département des Recherches Forestières, Avenue Vivaldi, F 84000 Avignon.
- BONIN, G., UAM I, Laboratoire de Biosystématique, Faculté de Saint Jérôme, F 13397 Marseille Cedex 13.
- BOTTEMA, S., Biologisch-Archaeologisch Institut, Rijksuniversiteit Groningen, Poststraat 6, NL-9712, Groningen, Pays-bas.
- BOUDOURESQUE, C.-F., UAM II, Faculté des Sciences de Luminy, LBMEB, (Case 901), F 13288 Marseille Cedex 9.
- BOUVAREL, P., Thibompré, F 88480 Saint Rémy.
- CATARINO, F.M., Museu, Laboratorio e Jardim Botanico, Faculdade de Ciencias, rua da Escola Politecnica, P 1294 Lisboa Codex.
- CHAMPEAU, M., UAM I, Faculté des Sciences Saint Charles, 3 place Victor Hugo, F 13003 Marseille Cedex.
- COSTA, M., Facultad de Farmacia, Departamento de Botanica, Avenida Blasco Ibanez 13, 46010 Valencia, Espagne.
- DAGET, P., Université de Montpellier II, Institut de Botanique, Laboratoire de Systématique et Botanique méditerranéennes, 163 rue Auguste Broussonet F 34000 Montpellier.
- DANIN, A., The Hebrew University of Jerusalem, Department of Botany, Jerusalem, Israël 91904.
- DEBUSSCHE, M., CNRS-CEPE, Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, Route de Mende, BP 5051, F 34033 Montpellier Cedex.
- DJEBAILI, S., Université des Sciences et de la Technologie Houari Boumediene, INA, BP 9, Dar el-Beida, Alger, Algérie.
- DODD, R.S., University of California, Forest Products Laboratory Richmond, Berkeley, CA-94804, Etats Unis d'Amérique.
- Du MERLE, P., INRA, Station de Zoologie Forestière, Avenue Vivaldi, F 84000 Avignon.
- GHABBOUR, S., Institut of African Research and Studies, Department of Natural Resources, Cairo University, Giza, Egypte.
- GIUDICELLI, J., UAM III, Faculté de Saint Jérôme, Laboratoire d'Ecologie Animale, Avenue escadrille Normandie-Niemen, F 13397 Marseille Cedex 13.
- GONZALEZ-BERNALDEZ, F., Universita Autonomia de Madrid, Facultad de Ciencias, Catedra de Ecologia, Ciudad Universitaria de Canto Blanco, 28049 Madrid, Espagne.
- LAMOTTE, M., ENS, Laboratoire de Zoologie, 46 rue d'Ulm, F 75230 Paris 05.
- LEFEUVRE, J.-C., MNHN, Laboratoire de l'Evolution des Systèmes Naturels et Modifiés, 57 rue Cuvier, F 75231 Paris Cedex 13.
- LEMEE, G., 6 Avenue Garennière, F 94260 Fresnes.
- LOWE, J.J., Royal Holloway and Bedford New College, Department of Geography, Egham, Surrey TW20 0EX, Royaume Uni.
- LUMARET, R., CNRS-CEPE, Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, Route de Mende, BP 5051, F 34033 Montpellier Cedex.
- MARGARIS, N.S., University of the Aegean, Department of Environmental Studies, 17 Karadotni str., 81100 Mytilène, Grèce.
- M'HIRIT, O., Direction des Eaux et Forêts et de la Conservation des Sols, Division de Recherches et d'Expérimentations Forestières, Charia Omar ibn El-Khattab, BP 763, Rabat (Agdal), Maroc.
- MUNAUT, A.V., Université Catholique de Louvain, Laboratoire de Palynologie et Dendrochronologie, 4 Place Croix-du-Sud, B 1348 Louvain-la-Neuve.
- NAHAL, I., Université d'Alep, Faculté d'Agronomie, Laboratoire de Botanique, Alep, Syrie.
- OECHEL, W., San Diego State University, Colleges of Sciences, Department of Biology, San Diego, CA 92182-0057, Etats Unis d'Amérique.
- OZENDA, P., Université Joseph Fourier, Laboratoires d'Ecologie Végétale, BP 53 X, F 38041 Grenoble Cedex.
- PEDROTTI, F., Università degli Studi di Camerino, Dipartimento di Botanica ed Ecologia, Via Pontoni 5, I 62032 Camerino.
- PIUSSI, P., Università degli Studi di Firenze, Istituto di Selvicoltura, Via S. Bonaventura 13, I 50145 Firenze.
- PONS, A., UAM III, Faculté des Sciences de Saint Jérôme, Laboratoire de Botanique Historique et Palynologie (Case 451), F 13397 Marseille Cedex 13.
- RASMONT, P., Université de Mons, Laboratoire de Zoologie, Avenue Maistriau, B 7000 Mons.
- RIUX, J.-A., Université de Montpellier, Faculté de Médecine, Laboratoire d'Ecologie Médicale et Pathologie Parasitaire, 163 rue Auguste Broussonet, F 34000 Montpellier.
- RIVAS-MARTINEZ, S., Universidad Complutense, Facultad de Farmacia, Departamento de Botanica, Madrid 3, Espagne.
- ROMANE, F., CNRS-CEPE, Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, Route de Mende, BP 5051, F 34033 Montpellier Cedex.
- RUNDEL, P.W., University of California, Laboratory of Biomedical and Environmental Sciences, 900 Veteran Avenue, Los Angeles, CA 90024-1786, Etats Unis d'Amérique.
- SPECHT, R.L., The University of Queensland, Botany Department, St Lucia, Queensland 4072, Australie.
- TERRADAS, J., Universitat Autonomia de Barcelona, Centre de Recerca Ecologica i Aplicacions Forestals, 08193 Bellaterra (Barcelona), Espagne.
- TAYLOR, H.C., Botanical Research Unit, PO Box 471, 76000 Stellenbosch, République Sud-Africaine.
- VAN DEN MAAREL, E., Växtnbiologiska Institutionen, Box 559, S 75122 Uppsala 1, Suède.

ABONNEMENTS

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

Abonnement 1991 (Tome XVII)	France 450 F
Abonnement 1992 (Tome XVIII)	Etranger 500 F
Abonnement 1993 (Tome XIX)	

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

Tous les fascicules d'Ecologia Mediterranea sont disponibles. Les numéros antérieurs à 1989 sont facturés forfaitairement 200 FF par année. Les commandes doivent être adressées au Trésorier de la revue, accompagnées du paiement par chèque ou mandat libellé au nom du :

Régisseur d'avances de l'U.D.E.S.A.M.

A phytosociological research on the steppe vegetation of the Yaprakli mountains (Çankiri, Turkey)

Y. AKMAN*, P. QUEZEL**, M. AYDOGDU***, O. KETENOGLU*,
L. KURT* and H. EVREN****

SUMMARY

In this study, the steppe vegetation of the Yaprakli Mountains north of Central Anatolia has been analyzed. Five new plant associations were described from the area which is under the influences of a semi-arid, very cold type of Mediterranean climate. Three of the associations have formed a new endemic alliance for the north part of Central Anatolia *Thymo subisophyllii-Alyssion virgatii*.

KEY WORDS : Syntaxonomy, phytosociology, synecology, Central Anatolia (Turkey), Astragalo-Brometea

RÉSUMÉ

Dans cette étude, les auteurs analysent la végétation des steppes des monts Yaprakli situés dans le Nord de l'Anatolie centrale. Cinq nouvelles associations végétales ont été décrites dans les secteurs soumis à un climat méditerranéen semi-aride très froid. Trois de ces associations constituent une nouvelle alliance endémique pour la partie nord de l'Anatolie centrale, le *Thymo subisophyllii-Alyssion virgatii*.

MOTS CLES : Syntaxonomie, phytosociologie, Anatolie centrale (Turquie), Astragalo-Brometea

INTRODUCTION

This paper covers one of several studies recently carried out on the steppe vegetation in Anatolia exhibiting a secondary structure due to anthropogenic effects. This type of vegetation in Central Anatolia is under the effective control of arid and semi-arid, cold and very cold variants of Mediterranean climate. In the study, Yaprakli mountains were chosen as a pilot area in the north-east of Çankiri province which is situated on the peripheral zone of the Central Anatolia. The aim of the study is to provide further information about the exact and current status of the syntaxa described for steppe vegetation in Anatolia.

BRIEF DESCRIPTION OF THE AREA

Altitudes of Yaprakli mountains situated at a distance of 45 km North-East of Çankiri province, ranges from 900 to 1850 m. The peaks are generally covered by a forest of *Pinus nigra* subsp. *pallasiana*, *Quercus pubescens*, partly *Abies nordmanniana* subsp. *bornmuelleriana* and *Pinus sylvestris* on the northern slopes at higher altitudes. The study area consists of different types of motherrocks such as particularly gypsaceous, chalk, serpentine and fillat, (figure 1).

Prevailing climate in the area is semi-arid cold and very cold variants of a Mediterranean type. The annual precipitation varies between 406.8 mm (ÇANKIRI) and 510.7 mm (ILGAZ). The following table shows the bioclimatic data in the area (table 1).

*University of Ankara, Science Faculty, Biology department, Turkey.

**Institut méditerranéen d'Ecologie et de Paléoécologie, case 461, Faculté des Sciences St Jérôme, 13397 Marseille cedex 20

***University of Gazi, Faculty of Education, Department of Biology, Turkey

****University of Fyrat, Faculty of Science and Letter, Department of Biology, Turkey.

Table 1
Bioclimatic data

Station	Altitude	P	PE	S=PE/M	M	m	Precip. regime	Bioclimate
Çankiri	751	406.8	73.2	2.4	30.3	-3.9	Sp.W.A.Sm.	Semi-aride very cold
Tosya	829	468.0	85.0	3.1	27.1	-2.5	Sp.W.A.Sm.	Semi-aride cold
Ilgaz	950	510.7	30.5	1.1	27.7	-5.1	Sp.W.Sm.A.	Semi-aride very cold

Altitude : h (m)

P (mm) : Annual mean precipitation

M (°C) : Mean maximum for the hottest month

Q2 : Emberger's pluviometric quotient $\frac{2000 P}{M2-m2}$

PE : Summer rainfall

PE/ME=S : Emberger's index of xericity

ME : Mean maximum of the summer month

m (°C) : Mean minimum for the coldest month

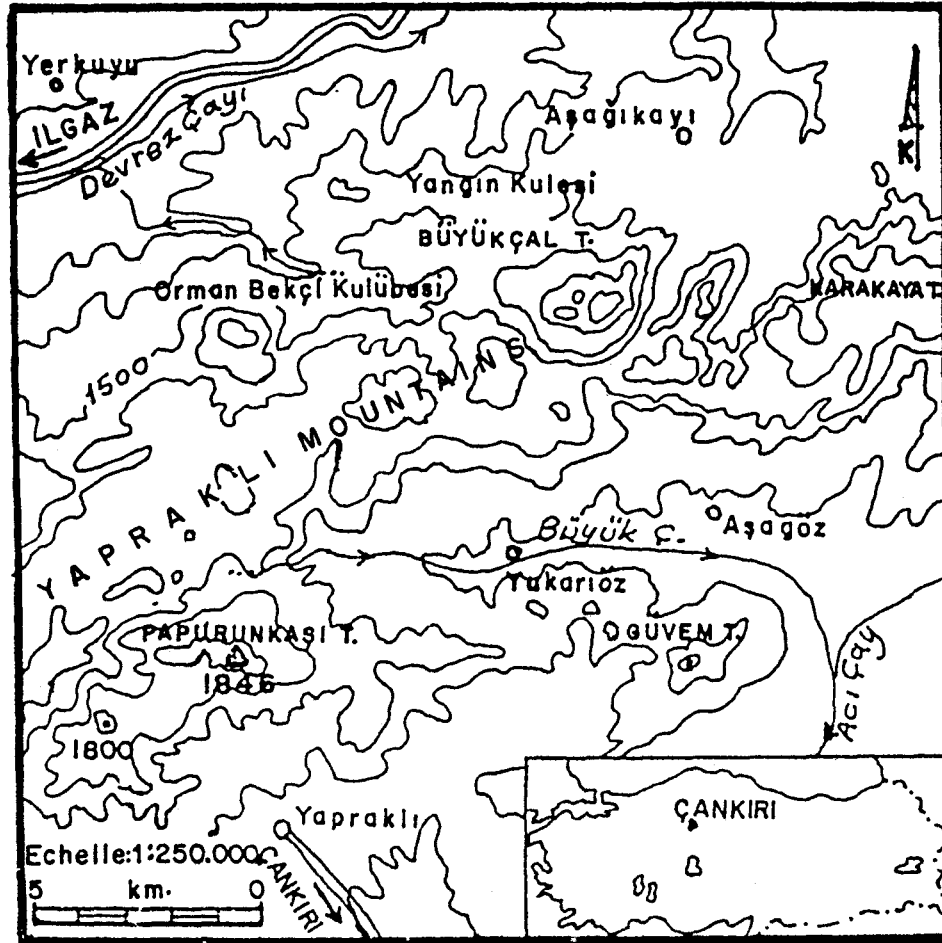


Figure 1.- Map of the study area

MATERIALS AND METHODS

Plant specimens collected from the area were the material for the study. The plant groups were studied according to the Braun-Blanquet approach.

VEGETATION

This study deals with the steppe vegetation of Yaprakli mountains situated at the peripheral zone of Central Anatolia. The higher elevations of the mountain are covered by a forest vegetation which has connected with the preponctic zone of the pontic chain. The steppe vegetation of the area has a secondary structure due to the fact that it was derived after deforestation of the primary vegetation of Mediterranean area. The life-form structure of the plant groups of Yaprakli mountain is similar to those of *Astragalo-Brometea* Quézel 1973. Chamaephytes, hemicryptophytes and the grasses have formed the major physiognomy of the landscape in the area.

The plant groups described in the area were considered in the higher units of steppe vegetation of Anatolia such as suborder *Onobrychido armenae-Thymenetalia leucostomi* Akman, Quézel, Barbéro, Ketenoğlu 1988, order *Onobrychido armenae-Thymetalia leucostomi* Quézel, Akman, Ketenoğlu 1985 and the classis *Astragalo-Brometea* Quézel 1973.

Thymo subisophyllii-Alyssionvirgatii All. nova Akman *et al.* 1993

This alliance contains some communities between 1400-1850 m., which indicate the upper limits of the montane steppe, generally on the calcareous, fillat and serpentine soils and it extends on the slightly deeper soils towards north-east of Çankiri province in Central Anatolia. The alliance has developed after deforestation of *Pinus nigra* subsp. *pallasiana* forests from the point of view of plant dynamism.

The characteristic species of the alliance are :

Thymus longicaulis subsp. *subisophyllus*
Alyssum virgatum
Astragalus leucotrix
Helichrysum arenarium subsp. *aucheri*
Erysimum thyrsoideum subsp. *thyrsoideum*
Paronychia beauverdii
Silene olympica
Astragalus plumosus subsp. *nitens*

All the syntaxa described here have developed under the influences of xeric conditions of the Central Anatolia and the life-form structure of the all associations are similar to those of *Astragalo-Brometea* Quézel 1973.

Three associations which can be included to this alliance were described :

1°) *Diantho ancycrensi-Helianthemetum germanicopolitani* ass. nova

This association occurs on the upper levels of Yaprakli mountain corresponding to the *Pinus nigra* subsp. *pallasiana* forest zone with an altitude between 1400-1850 meters. It occurs on the thinner soils derived from phyllat and calcareous mother rock. It appears out on the south and west slopes with an inclinations of 3-20 %.

The following two endemic species characterizes the association :

Sideritis germanicopolitana
 subsp. *germanicopolitana*
Dianthus ancycrensis

Holotype relevé : 4

2°) *Cochleario sempervivi-Anthemidetum melanolomae* ass. nova

This association occupies slopes, particularly on northern exposures, on gentle and eroded soils with an altitude of 1600 meters. The associations develops particularly on areas where *Pinus nigra* subsp. *pallasiana* and *Quercus pubescens* have been degraded. It is characterized by presence of the species such as:

Cochlearia sempervivum
Anthemis melanolomae subsp. *melanolomae*
Myosotis alpestris subsp. *alpestris*

Holotype relevé : 13

3°) *Asperulo glomeratae-Noaetum mucronatae* ass. nova

The following species such as *Asperula glomerata*, *Noaea mucronata*, *Isatis cappadocica* subsp. *cappadocica* and *Lactuca intricata* characterize this association of the montane steppe. It is located on the eastern slopes, the inclination of which increases up to 45-50 % and occupies serpentine and fillat soils of higher altitudes between 1550-1600 m. The association has developed after destruction of primary forest

vegetation of Central Anatolia.

Holotype relevé : 22

In the study area, two new associations considered in the *Astragalo karamasici-Gypsophilion eriocalycis* alliance (Ketenoglu, Quézel, Akman, Aydogdu, 1983).

This alliance contains some communities of gypsophilous species and it may be restricted on the gypsaceous soils. In the study area, this alliance has dominated on the marl and gypsaceous soils.

1°) *Achilleo gypsicolae-Genistetum sessilifoliae* ass. nova

The characteristic species of the association are :

Genista sessilifolia
Thymelaea passerina
Achillea gypsicola
Odontites aucheri

It occurs on marly-gypsaceous soils at altitudes of 700-800 m. with inclination of 20 % at the lower levels of north-east and west parts of Çankiri province. This association appears after degradation of *Quercus pubescens* scrubs.

2°) *Fumano paphlagonicae-Helianthemum germanicopolitanum* ass. nova

The characteristic species of the association are :

Helianthemum germanicopolitanum
Fumana paphlagonica
Glycyrrhiza glabra subsp. *glandulifera*
Achillea gonocephala
Helianthemum nummularium subsp. *lycaonicum*
Cousinia stapfiana

This association in which *Helianthemum germanicopolitanum* is a dominant species is individualized on the lower levels of the slopes facing to especially east with the inclination of 15 %. The altitude of the area where it spreads on varies between 650-700 m. It especially covers the eroded slopes not deeper than 10 cm. It develops where *Quercus pubescens* plant group has been deforested.

CONCLUSION

In the study comprising the phytosociological features of some parts of the steppe vegetation in the Central Anatolia, a classification of the vegetation was attempted. From the point of view plant geography, the study area is located at the peripheral zone of Central Anatolia which is under the influences of an arid and semi arid, cold and very cold variants of Mediterranean climate.

The steppe vegetation in Central Anatolia has been developed as a secondary vegetation type after degradation of the primary sylvatic vegetation of Mediterranean origin. Especially after destruction of *Pinus nigra* subsp. *pallasiana* and *Quercus pubescens* primary forest.

Five new plant associations are described from the area. Three of them have formed a new endemic alliance *Thymo subisophyllii-Alyssion virgatii*.

All the syntaxa, which are described from this area were summarized such as :

Upper class : *Daphno Festucetales* Quézel 1972.

Class : *Astragalo-Brometea* Quézel 1973.

Order : *Onobrychido armenae-Thymetalia leucostomi* Akman, Ketenoglu, Quézel 1984.

Suborder : *Onobrychido armenae-Thymenetalia leucostomi* Akman, Quézel, Barbéro, Ketenoglu and Aydogdu, 1991.

Alliance : *Thymo subisophyllii-Alyssion virgatii* all. nova, Akman, Quézel, Aydogdu, Ketenoglu, Kurt and Evren, 1993.

Diantho ancyrensi-Sideridetum germanicopolitanum ass. nova

Cochleario sempervivi-Anthemidetum melanolomae ass. nova

Asperulo glomeratae-Noaetum mucronatae ass. nova

Alliance : *Astragalo karamasici-Gypsophilion eriocalycis* Ketenoglu, Quézel, Akman, Aydogdu 1983.

Achilleo gypsicolae-Genistetum sessilifoliae ass. nova

Fumano paphlagonicae-Helianthemum germanicopolitanum ass. nova

Table 3
Associations within the alliance *Astragalo karamasici*-*Gypsophilion eriocalycis*

Quadrat n° :	26	27	28	29	30	31	32	33	34		
Altitude (m) :	900	900	700	700	700	700	700	700	700		
Exposition :	S	S	S	S	E	E	E	E	E		
Inclination (°) :	20	20	20	15	15	15	15	15	15		
Parent rock :	MJ	MJ	MJ	MJ	MJ	MJ	MJ	MJ	MJ		
The characteristic species of the associations	<i>Fumano paphlogonicae-Achillo gypsicolae-</i>					<i>Genistetum sessilifoliae Helianthemum germanicopolitani</i>					
<i>Genista sessilifolia</i>	23	23	23	+1	4	II
<i>Thymelea passerina</i>	11	11	11	3	II
<i>Achillea gypsicola</i>	12	12	12	3	II
<i>Odontites aucheri</i>	+1	+1	+1	3	II
<i>Helianthemum germanicopolitanum</i>	22	22	22	22	22	5	III
<i>Fumana paphlogonica</i>	11	11	11	11	11	5	III
<i>Glycyrrhiza glabra subsp. glandulifera</i>	11	11	11	11	11	5	III
<i>Achillea gonocephala</i>	11	11	11	11	11	5	III
<i>Helianthemum nummularium subsp. lycaonicum</i>	12	12	12	12	12	5	III
<i>Cousiana stapfiana</i>	+1	+1	+1	+1	+1	5	III
Characteristic and differential species of the alliance											
<i>Linum mucronatum subsp. gypsicola</i>	12	12	12	12	+1	+1	+1	+1	+1	9	V
<i>Artemisia santonicum</i>	12	12	12	23	++	++	++	++	++	9	V
<i>Asperula bornmuelleri</i>	++	++	++	++	++	++	++	++	++	9	V
<i>Gypsophila parva</i>	++	++	++	.	12	12	12	12	12	8	IV
<i>Gypsophila eriocalyx</i>	22	22	22	.	22	22	22	22	22	8	IV
<i>Centaurea patula</i>	11	11	11	.	12	12	12	12	12	8	IV
<i>Astragalus karamasicus</i>	12	12	12	.	12	12	12	12	12	8	IV
<i>Scabiosa argentea</i>	11	11	11	.	.	11	.	.	.	4	II
<i>Ziziphora tenuior</i>	.	11	1	I
Characteristic species of the suborder <i>Onobrychido armenae-Thymetalia leucostomi</i> and order <i>Onobrychido armenae-Thymetalia leucostomi</i>											
<i>Thymus leucostomus subsp. leucostomus</i>	44	44	44	23	34	34	34	34	34	9	V
<i>Salvia cryptantha</i>	12	12	12	.	22	22	22	22	22	8	IV
<i>Convolvulus holosericeus</i>	12	12	12	12	.	++	.	11	+1	7	IV
<i>Centaurea virgata</i>	+1	+1	+1	+1	+1	5	III
<i>Onobrychis armena</i>	12	12	12	11	4	II
<i>Bungea trifida</i>	11	11	11	.	.	11	.	.	.	4	II
<i>Alyssum pateri subsp. pateri</i>	12	12	12	3	II
<i>Astragalus wiedemanniana</i>	+1	+1	+1	3	II
<i>Silene supina subsp. pruinosa</i>	.	++	++	2	I
<i>Astragalus lydius</i>	.	.	.	11	.	.	.	11	.	2	I
<i>Lappula barbata</i>	.	+1	.	+1	2	I
<i>Onobrychis hypargyrea</i>	.	.	.	++	1	I
<i>Salvia hypargyrea</i>	.	.	.	12	1	I
<i>Hedysarum varium</i>	.	.	.	12	1	I
<i>Salvia thichatcheffii</i>	.	.	.	33	1	I
Characteristic species of the class <i>Astragalo-Brometea</i>											
<i>Bromus tomentellus</i>	22	22	22	22	22	22	22	22	22	9	V
<i>Koeleria cristata</i>	12	12	12	12	22	22	22	22	22	9	V
<i>Euphorbia macroclada</i>	12	12	12	12	++	++	++	++	++	9	V
<i>Teucrium polium</i>	12	12	12	12	12	12	12	12	12	9	V
<i>Stipa lessingiana</i>	12	12	12	12	12	12	12	12	12	9	V
<i>Thymus sipyleus subsp. rosulans</i>	44	44	44	.	34	34	34	34	34	8	IV
<i>Alyssum sibiricum</i>	+1	+1	+1	.	12	12	12	12	12	8	IV
<i>Anthemis cretica subsp. albida</i>	.	11	.	.	12	12	12	12	12	6	III
<i>Gallium incanum subsp. elatius</i>	.	.	.	11	++	++	++	++	++	6	III
<i>Ajuga chamaepitys subsp. chia</i>	++	++	++	++	++	5	III
<i>Minuartia anatolica subsp. hirsuta</i>	12	12	12	3	II
<i>Veronica multifida</i>	++	++	++	3	II
<i>Gallium coronatum</i>	12	12	12	3	II
<i>Nepeta ruda subsp. albiflora</i>	11	.	++	2	I
<i>Stipa holosericea</i>	.	.	++	22	2	I
<i>Helianthemum nummularium subsp. nummu.</i>	.	+1	+1	2	I
<i>Morina persica</i>	.	.	++	1	I
<i>Eryngium campestre</i>	.	.	.	+1	1	I
<i>Scabiosa rotata</i>	.	.	.	+1	1	I
<i>Festuca valesiaca</i>	.	.	.	12	1	I
<i>Leontodon asperimus</i>	12	.	.	1	I
<i>Iberis taurica</i>	.	.	++	1	I
Companions											
<i>Acantholimon venustum</i>	12	12	12	3	II
<i>Centaurea carduiformis subsp. carduiformis</i>	.	++	++	2	I
<i>Phlomis pungens</i>	.	.	+1	1	I
<i>Campanula lyrata</i>	.	.	.	++	1	I
<i>Centaurea solstitialis subsp. solstitialis</i>	.	.	.	++	1	I
<i>Salvia verticillata</i>	.	.	.	++	1	I
<i>Linum nodiflorum</i>	.	.	.	++	1	I
<i>Zosimia absinthifolia</i>	++	.	.	1	I
<i>Koelpinia linearis subsp. linearis</i>	11	.	1	I

REFERENCE

- AKMAN, Y. 1974 - Etude phytosociologique de la région de Beypazary-Karabar et Nallyhan. Comm. Fac. Sci. Univ. Ankara. Série C. Tome 18 C, 51-113.
- AKMAN, Y and KETENOGLU, O. 1976 - The phytosociological and phytoecological investigation on the Ayas Mountain. Comm. Fac. Sci. Univ. Ankara. Serie C. Tome 20 suppl. 1 : 1-43.
- AKMAN, Y. 1982 - Climats et bioclimats Méditerranéens en Turquie. *Ecologia Medit.* VIII (1/2).
- AKMAN, Y., QUEZEL, P., BARBERO, M. 1988. La végétation du Keltepe (région de Karabük). *Ecologia mediterranea.* Tome XIV (1/2).
- AKMAN, Y. 1990 - Etude de la végétation steppique des montagnes d'Aydos situé au Nord-Ouest d'Ankara. *Ecologia mediterranea,* Volume, XVI : 223-230.
- BIRAND, H. 1970 - Die verwüstung der *Artemisia* bei Karapynar in Zentralanatolien. *Vegetatio.* vol. XX. Fasc.1-4 : 21-47.
- ÇETIK, R. 1965 - A study on the range vegetation of Lalahan Zootechni Institute, Polatly, Altynova Devlet Üretim Çiftliği. Comm. Fac. Sci. Univ. Ankara. Serie C. Tome 20 : 35-61.
- KETENOGLU, O., QUEZEL, P., AKMAN, Y., AYDOĞDU, M. 1983 - New syntaxa on the gypsaceous formation in the Central Anatolia. *Ecologia Mediterranea.* tome IX (3-4).
- QUEZEL, P. 1973 - Contribution à l'étude phytosociologique du massif du Taurus. *Phytocoenologia.* 1/2. 131-222.
-

Syntaxonomic analysis of gypsaceous vegetation of the surrounding area between Ayas-Polatli and Beypazari (Ankara, Turkey)

M. AYDOGDU*, Y. AKMAN**, P. QUEZEL***, M. BARBERO***,
O. KETENOGLU**, and L. KURT**

SUMMARY

This study was carried out on the gypsaceous soils in the north-west part of Central Anatolia. The vegetation which is under the effective control of a semi-arid and cold type of Mediterranean climate was analyzed by the Braun-Blanquet approach. Nine plant associations described in the area were included in the alliance *Astragalo karamasici-Gypsophilion eriocalycis* order *Onobrychido armenae-Thymetalia leucostomi* regarding their ecologic and floristic peculiarities.

KEY WORDS : vegetation, syntaxon, gypsum, Central Anatolia, Turkey

RÉSUMÉ

Cette étude a porté sur les sols gypseux de la partie Nord-Ouest de l'Anatolie centrale. La végétation qui se développe sous un climat méditerranéen semi-aride froid est analysée selon la méthodologie de Braun-Blanquet. Les neuf associations végétales décrites sont incluses dans l'alliance *Gypsophilion eriocalycis*, ordre de l'*Onobrychido armenae-Thymetalia leucostomi*, en raison de leurs particularités écologiques et floristiques.

MOTS CLES : végétation, syntaxon, gypse, Anatomie centrale, Turquie

INTRODUCTION

In the study, the aim was to assess the phytosociological structure of the steppe communities found on gypsaceous soils in the area between Ayas, Polatly-Güdül and Beypazari, north-west of Central Anatolia.

The initial researches on the vegetation of Turkey don't date back and were concentrated particularly on the sylvatic groups in the northern Anatolia. From the phytosociological point of

view, less is known about the steppe communities which have anthropogenic influences in spite of several recent studies. The steppe vegetation has a mosaic structure due to peculiarities of the soil that vary short distance. Studies on plant groups of the gypsaceous formation are not well known and its definitive limits are obscure. The floristic structure of this formation in the steppe vegetation mosaic has been composed of species depending on the presence of gypsum within the soil.

This study was intended to contribute to the phytosociological and ecological features of the steppe formation on the gypsaceous soils extending towards the north-west of Central Anatolia.

*University of Gazi, Faculty of Education, Department of Biology, Ankara, Turkey

**University of Ankara, Science Faculty, Department of Biology, Ankara, Turkey

***Institut méditerranéen d'Ecologie et de Paléoécologie, case 461 Faculté des Sciences Saint-Jérôme, 13397 Marseille cedex 20

MATERIALS AND METHODS

The plant specimens are the chief material for the study. The vegetation of the region was analysed and classified according to the Braun-Blanquet approach.

BRIEF DESCRIPTION OF THE AREA

The study area situated in the boundaries of Ankara province, in the north-west of Central Anatolia is mainly composed of gypsaceous and marl mother rock and has a rough topography.

Altitudes of the area vary between 650 and 1000 meters.

The western part of the area, occupied by scrubs and degraded forest communities, are covered by brown soil, the profiles of which are rich in CaCO₃. In the northern zone of the region, dominated by woody communities, brown forest soils are widespread.

The prevailing climate in the area is semi-arid superior or interior cold variants of the Mediterranean climate (AKMAN 1982). The climatic data are given in table 1.

Table 1
Climatic data

Station	Altitude	P	PE	S=PE/M	M	m	Precip. regime	Bioclimate
Çankiri	751	406.8	73.2	2.4	30.3	-3.9	Sp.W.A.Sm.	Semi-aride very cold
Tosya	829	468.0	85.0	3.1	27.1	-2.5	Sp.W.A.Sm.	Semi-aride cold
İlgaz	950	510.7	30.5	1.1	27.7	-5.1	Sp.W.Sm.A.	Semi-aride very cold

Altitude : (m)

P (mm) : Annual mean precipitation

PE : Summer rainfall

Q2 : Emberger's pluviometric quotient $\frac{2000P}{M2-m2}$

M (°C) : Mean maximum for the hottest month

m (°C) : Mean minimum for the coldest month

ME : Mean maximum of the summer month

S = PE/ME : Emberger's index of xericity

VEGETATION OF THE AREA

In the study area, about 100-120 km west of Ankara, the dominant vegetation is composed of *Pinus nigra* subsp. *pallasiana* and *Quercus pubescens*. *Quercus pubescens* communities have formed local pure stands at levels under 1000 m. The woody species such as *Pyrus elaeagnifolia*, *Crataegus orientalis*, *C. curvisepala* and *C. tanacetifolia* have entered the community after heavy destruction of forest vegetation. On the marly and gypsaceous soils an anthropogenic steppe vegetation has developed after degradation of black pine and oak. The steppe communities in the study area exhibit a mosaic structure between 600-1000 meters following the destruction of primary vegetation of Mediterranean origin.

1°) *Salvio tchihatcheffii-Phlometum armeniaca* ass. nova

This association occurs on slopes with an inclination of 5-15% between 600-900 m. elevation. It is widespread where *Thymus leucostomus* subsp. *argillaceus* is dominant on highly

gypsaceous soils. It is encountered around the district of Çayrhan and Ayas (Ankara) and characterized by *Phlomis armeniaca*, *Salvia tchihatcheffii*, *Steptorhamphus tuberosus*, *Astragalus vulneraria*, *Euphorbia anacamperos*, *Astragalus camptoceras*.

2°) *Haplophylo thesioidis-Achilletum gypsicolae* ass. nova

Between the altitudes of 600-700 m. in the study area with deeper gypsaceous soils, a new association has been described on more level areas with the inclination of 5-10%. The aspect of the association resembles the previous one, but differs in floristic composition. The association is characterized by the following species :

Fumana paphlagonica

Achillea gypsicola

Asperula stricta subsp. *latibracteata*

Onobrychis argyrea subsp. *argyrea*

Paracaryum ancyritanum

Haplophyllum thesioides

Astragalus wiedemannianus

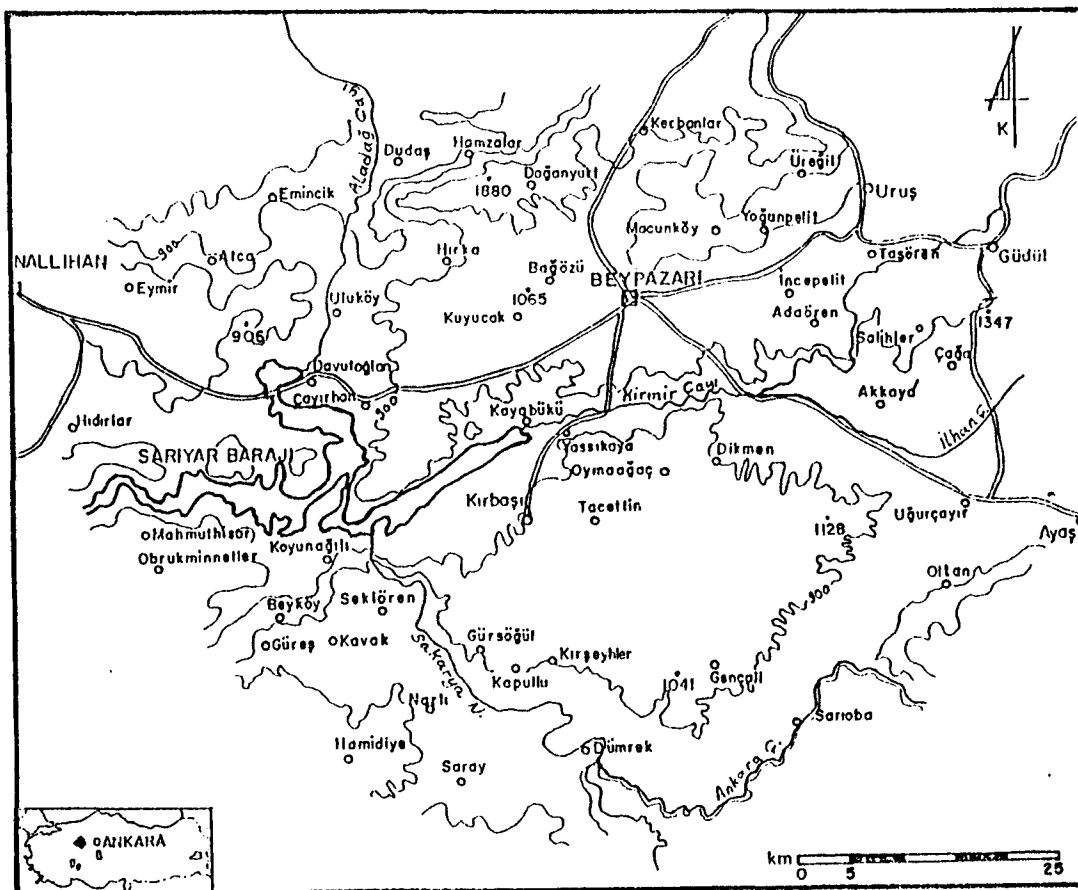


Figure 1. - Geographic map of the study area

3°) *Vinca herbaceae-Salvietum wiedemannii* ass. nova

In the vicinities of Oltan (Ayas) and Güragaç (Beypazari), on the marly-gypsaceous soils, a new association is widespread. The altitude and the inclination of the area occupied by this group is the same as the previous one. *Salvia wiedemannii* forms the physiognomy of the group. The following species characterize the association :

- Salvia wiedemannii*
- Vinca herbacea*
- Isatis glauca*
- Astragalus campylosema* subsp. *campylosema*
- Digitalis lamarckii*
- Moltkia aurea*
- Astragalus echinatus*

4°) *Ambylopyro mutici-Astragaletum tmolei* ass. nova

This is an association which is localized in the east of Ayas at about 600 m. *Astragalus tmoleus* forms the physiognomy of the association within the chamaephytic structure. It occurs on

west and south-east slopes especially on the gypsaceous soils with an inclination of 15%.

The following species characterize the association :

- Astragalus tmoleus*
- Ambylopyrum muticum* var. *muticum*
- Astragalus wiedemannianus*

5°) *Krascheninnikovia ceratoidis-Artemidetum santonici* ass. nova

This association was recognized between the towns Beypazari and Ayas. It occurs on flat areas especially on deeper gypsaceous soils eroded from hill sides. Its altitudinal range is 450-700 meters. Within the association, *Artemisia santonicum* reaches up to 70-80 % coverage and forms the physiognomy of the association. It is under anthropogenic effects, which may explain why the floristic structure is not homogeneous.

Its characteristic species are as follows : *Krascheninnikovia ceratoides*, *Artemisia santonicum*.

6°) *Hyperico depilati-Genistetum sessilifoliae* ass. nova

This association was described between Beypazari and Çayirhan towns and Kirbasi village. It occupies north-east and south-west slopes at about 600-900 m.

It occurs on the deep marly and gypsaceous soils on gentle slopes. *Genista sessilifolia* forms the physiognomy of the association and its dominance reaches up to 60 %. *Hypericum avicularifolium* subsp. *depilatum*, *Genista sessilifolia* and *Eryngium bithynicum* characterize this association.

7°) *Sileno muradicae-Onobrychetum gracilii* ass. nova

Between the altitudes of 600-1000 m. in the study area with a deeper marly and gypsaceous soil structure, a new association has been described. *Thymus spyleus* var. *rosulans* and *Stachys lavandulifolia* forms the physiognomy of the association.

It is widespread on the south and west part of the region (Acysu and Macunköy villages) with slopes of 5-10 % especially on the north facing slopes. The following species characterize this association : *Silene muradica*, *Onobrychis gracilis*, *Stachys lavandulifolia*.

8°) *Linario corifoliae-Astragaletum pseudocaspiei* ass nova

In the vicinity of Gürsögüt and Kirseyhler especially in the north of Doganyurt, a fine and homogenous association has formed on slopes with an inclination of 35-40 %. *Astragalus pseudocaspicus* forms the physiognomy of the association. The association is well represented in the alliance level. It is characterized by *Astragalus pseudocaspicus*, *Linaria corifolia*, *Camelina hispida* var. *grandiflora*, *Bolanthus minuartioides*.

9°) *Centaureo deflexae-Astragaletum microcephalii* ass. nova

In the study area, in a chamaephytic aspect a new association is dominant around Sinanlı and Oltam villages of the Ayas town. It occurs on gypsaceous soils especially north and west slopes with an inclination of 15 % at about 650-800 m.

The association is dominated by *Astragalus microcephalus* and its characteristic species are : *Astragalus microcephalus*, *Centaurea deflexa*, *Verbascum cheiranthifolium* subsp. *asper*.

CONCLUSION

This study attempts to classify the phytosociological features of some areas of steppe vegetation in Central Anatolia, the vegetation was tried to be classified. From the point of view of plant geography, study area is situated in the Mediterranean floristic region which is under the effective control of an arid and semi arid, cold, interior and superior variants of Mediterranean climate. Although the physiognomical aspect of the landscape is quite homogeneous, its floristic composition exhibits a heterogenous structure. All the associations described here have developed after degradation of *Pinus nigra* subsp. *pallasiana* and *Quercus pubescens* communities as a result of regressive succession.

The study area in Central Anatolia exhibits a peculiar feature with respect to the soil originated from the gypsaceous substrates.

In the study, nine plant associations have been described on the gypsaceous soils, which have been ascribed following syntaxa :

Super class : *Astragalo-Festucetales* Quézel 1972.

class : *Astragalo-Brometea* Quézel 1973.

Order : *Onobrychido armenae-Thymetalia leucostomi* Akman et al. 1984.

Alliance : *Astragalo karamasici-Gypsophilion eriocalycis* Ketenoglu et al. 1983.

Salvio tchihatcheffii-Phlometum armeniaca ass. nova

Haplophylo thesioidis-Achiletum gypsicolae ass. nova

Vinco herbaceae-Salvietum wiedemannii ass. nova

Amblyopyro mutici-Astragaletum tmolei ass. nova

Krascheninnikovia ceratoidis-Anthemidetum santonici ass. nova

Hyperico depilati-Genistetum sessilifoliae ass. nova

Sileno muradicae-Onobrychetum gracilii ass. nova

Linario corifoliae-Astragaletum pseudocaspiei ass. nova

Centaureo deflexae-Astragaletum microcephalii ass. nova

This alliance contains some communities of gypsaceous species and it may be restricted on the gypsaceous soils in Central Anatolia. It was described for the first time by Ketenoglu, Quézel, Akman and Aydogdu at the Çankiri northern part of Central Anatolia.

REFERENCES

- AKMAN, Y., 1974 : Etude phytosociologique de la région Beypazary-Karasar et Nallyhan. Com. Fac. Sci. Univ. Ankara. Serie C, Tome 20 18 C, 3 : 51-113.
- AKMAN, Y., KETENOGLU, O., 1976 : The phytosociological and phytoecological investigation on the Ayas mountain. Com. Fac. Sci. Univ. Ankara. Serie C, Tome 20. Suppl.1 : 1-43.
- AKMAN, Y., 1982 : Climats et Bioclimats méditerranéens en Turquie. *Ecologia mediterranea*, VII (1/2).
- BIRAND, H., Die verwüstung der Artemisia steppe bei Karapinar in Zentralanatolien. *Vegetatio* vol. XX. Fasc. 1/4 : 21-47.
- KETENOGLU, O., QUEZEL, P., AKMAN, Y., AYDOGDU, M., 1983 : New syntaxa on the gypsaceous formations in the Central Anatolia. *Ecologia Mediterranea*, Tome IX (Fasc. 3/4).
- QUEZEL, P., 1973 : Contribution à l'étude phytosociologique du massif du Taurus. *Phytocoenologia* 1 (2) 22-131.
- RIVAS-MARTINEZ, S., et COSTA, M., Comunidades gypsicolas del centro de Espana. *Anales del Inst. Bot. A. J. Cavanilles*. Tomo : XXVII : 195-223.
- RIVAS-MARTINEZ, S., ARNAIZ, C., BARRENO, E., et CRESPO, A., 1977 : Apuntes sobre las provincias corológicas de la peninsula iberica e Islands Canarias. *Opuscula Botanica Pharmaciae Complutensis*. 1 : 1-48.
-

Sur les affinités biosystématiques et phytoécologiques de *Juniperus thurifera* L. et de *Juniperus excelsa* Bieb.

Marcel BARBERO*, Philippe LEBRETON** et Pierre QUEZEL*

RÉSUMÉ

Classées dans deux sections voisines mais distinctes du sous-genre *Sabina* (*integrae* Gaussen *sensu*), les deux espèces *Juniperus thurifera* L. et *Juniperus excelsa* Bieb. présentent un ensemble de caractères morphologiques, biométriques, écologiques et biochimiques les rapprochant bien plus qu'ils ne les opposent.

- Le Genévrier thurifère et le Genévrier élevé jouent des rôles homologues dans la constitution du paysage, surtout à l'étage oro-méditerranéen ; la cohabitation avec d'autres Genévriers est fréquente, de même qu'avec le Cèdre au Maghreb (Atlas) et en Turquie (Taurus).

- Les galbules - de taille, de forme et de couleur comparables - contiennent en moyenne 4,8 graines (3 origines de Turquie) chez *J. excelsa*, contre 3,0 en Europe occidentale et 1,3 au Maghreb chez *J. thurifera*, réalisant ainsi un continuum d'un bout à l'autre de la Méditerranée. Les graines du Genévrier élevé sont toutefois plus légères, non seulement comme unités, mais aussi comme contenu absolu et relatif des galbules.

- Du point de vue proanthocyanique, un large polymorphisme de la prodelphinidine est observé chez les deux taxons, entre et à l'intérieur des origines considérées comme populations. Un même modèle chimiogénétique permet de reconnaître 3 phénotypes (conformément à la loi de Hardy-Weinberg), délimités par les valeurs 20 et 30 % de la teneur relative en prodelphinidine ; à cet égard, *J. thurifera* englobe *J. excelsa*.

Il semble donc légitime :

- de transférer de la section IX *Sabina* (= *Chinensioides* Gaussen), le taxon *J. thurifera* dans la section VIII *Excelsioides* Gaussen, où ses affinités avec *J. excelsa* seront ainsi mieux reconnues ;

- de considérer ces deux espèces affines comme des vicariants écogéographiques et syntaxonomiques méditerranéens respectivement occidental et oriental, dérivant d'une hypothétique souche commune présentant les caractères primitifs suivants : nombre de graines (légères) par galbule élevé (> 5) ; teneur relative en prodelphinidine élevée (> 30 %) ; corrélativement, fréquence allélique élevée du gène «prodelphinidine forte» (> 0,5).

MOTS-CLES : *Juniperus*, Méditerranée, chimiotaxonomie, syntaxonomie

SUMMARY

The two species *Juniperus thurifera* L. and *Juniperus excelsa* Bieb., classified in two close sections, but distinct, of the subgenus *Sabina* (*Integrae*), exhibit a set of morphological, biometrical, ecological and biochemical features which bring each other nearer, much more than they oppose to each other.

- *Juniperus thurifera* and *Juniperus excelsa* play homologous parts in the establishment of the landscape, almost in the oromediterranean stage. The cohabitation with other junipers is frequent ; so it is with Cedar in Maghreb (Atlas) and in Turkey (Taurus).

* I.M.E.P., Institut Méditerranéen d'Ecologie et de Paléoécologie
Laboratoire de Botanique et Ecologie Méditerranéenne.
Faculté des Sciences Saint-Jérôme. F 13397 MARSEILLE Cedex 20

**Laboratoire de Biochimie Végétale, Université Claude Bernard.
F 69622 VILLEURBANNE Cedex

- Galbulus - with same size, form and colour - contain on an average 4,8 seeds (3 origins from Turkey) and *Juniperus excelsa* versus 3,0 in western Europe and 1,3 in Maghreb in *Juniperus thurifera*, thus making a continuum from end to end of the Mediterranean. However the seeds of *Juniperus excelsa* are lighter not only as units but also as absolute and relative contents of galbulus.

- As far as proanthocyanins are concerned, a large prodelphinidin polymorphism is observed in the two taxa, between and inside the origins regarded as populations. A same chimio-genetic pattern makes it possible to recognize three phenotypes (according to the Hardy-Weinberg's law) delimited by the values 20 and 30 % of the relative prodelphinidin content ; in this connection, *Juniperus thurifera* includes *Juniperus excelsa*.

Therefore, it appears well-founded :

- to transfer the taxon *Juniperus thurifera* from section IX *Sabina* (= *Chinensioides* Gaussen), to the section VIII *Excelsioides* Gaussen, in which its affinities with *Juniperus excelsa* will be thus better evidenced ;

- to consider these two closely connected species as ecogeographic and syntaxonomic - respectively western and eastern Mediterranean - vicarious which originated in an assumed common species exhibiting the following primitive features : high (light) seeds number per galbulus (> 5) ; high relative prodelphinidin content (> 30 %) ; correlatively, high allelic frequency of the «high prodelphinidin» gene (> 0,5).

KEY WORDS : *Juniperus*, Mediterranean area, chemotaxonomy, syntaxonomy

INTRODUCTION

Bien qu'appartenant au même sous-genre *Sabina* (Spach) Kom., les deux genévriers *Juniperus excelsa* Bieb. *sensu stricto* (présent en Méditerranée orientale et au Moyen-Orient) et *Juniperus thurifera* L. (restreint à la Méditerranée occidentale et au Maghreb) relèvent de deux sections distinctes selon GAUSSEN (1968) : *Excelsioides* Gaussen pour le premier (section VIII, où il voisine avec *J. foetidissima* Willd.), *Chinensioides* Gaussen (= *Sabina*) pour le second (section IX, où il voisine avec *J. sabina* L.) ; rappelons que le Genévrier de Phénicie *J. phoenicea* L. s'inscrit dans la section V, *Phoenicioides*. Les sections VIII, IX et X sont réunies dans le groupe *Integrae*, alors que V à VII relèvent du groupe *Denticulatae*, d'après la forme du bord des feuilles.

Nous rapportons ici un ensemble de caractères divers (écologiques, morphologiques, biométriques, biochimiques, syntaxonomiques) tendant à rapprocher plus qu'à opposer ces deux taxons, qui semblent jouer un rôle complémentaire à l'échelle de la Méditerranée et de ses annexes montagneuses. Nos données inédites relatives à *J. excelsa* (et à *J. thurifera* des Aurès) sont comparées à celles antérieurement obtenues par les mêmes méthodes pour *J. thurifera* (GAUQUELIN *et al.*, 1988).

Si, dans ce travail, seront essentiellement pris en compte *J. thurifera* et *J. excelsa*, nous serons amenés à évoquer à titre comparatif certaines espèces voisines circum-méditerranéennes, notamment le troisième genévrier arborescent *J. foetidissima* ainsi que *J. sabina*.

RAPPEL TAXONOMIQUE

La taxonomie des *Juniperus* arborescents circum-méditerranéens du sous-genre *Sabina*, *Integrae*, a donné lieu à de multiples interprétations. Seul *J. foetidissima* Willd. semble ne pas avoir vu sa compréhension initiale remise en cause. *Juniperus thurifera* a été dissocié en diverses entités, dont le var. *africana* Maire et le var. *hispanica* (Miller) Maire et Weiller (MAIRE, 1926) ; les échantillons français, quant à eux, ont été distingués comme un var. *gallica* De Coincy. HUGUET DEL VILAR (1947) considère les populations nord-africaines comme relevant d'une espèce particulière : *J. africana* (Maire) Huguet del Vilar ; cette proposition a été mentionnée avec réserves par la Med-Checklist (GREUTER *et al.*, 1984). Plus récemment, GAUQUELIN *et al.* (1988), se basant à la fois sur des critères morphologiques (galbules) et biochimiques (feuillage) ont proposé une interprétation différente en définissant deux sous-espèces distinctes, correspondant respectivement aux populations nord-africaines (subsp. *africana* (Maire) Gauquelin *et al.*) et aux populations européennes : subsp. *thurifera*, subdivisée en trois variétés correspondant également à des chimiovariétés : *thurifera* (= *hispanica* (Mill.) Maire et Weiller), *gallica* De Coincy *emend.*, et *corsicana* Gauquelin *et al.* C'est cette interprétation que nous retiendrons ici (figure 1).

Juniperus excelsa Bieb., dont le type provient des montagnes de Crimée, a été diversement interprété lui aussi. Initialement, ce binôme a été retenu pour les populations balkaniques, anatoliennes, caucasiennes et libanaises (figure 2), celles - affines - situées plus à l'est correspondant essentiellement à *J. isophyllos*

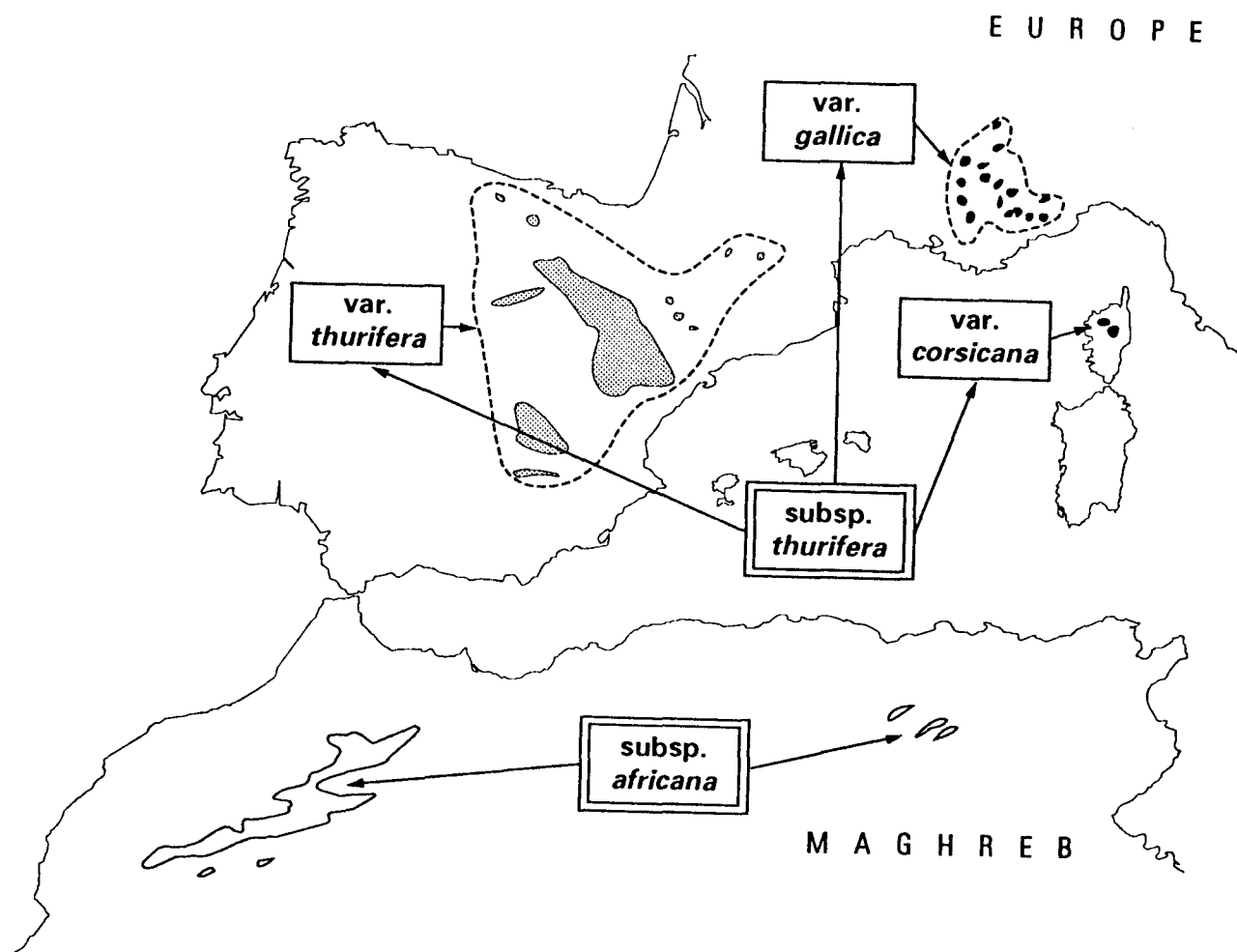


Figure 1.- Aire de répartition du complexe *Juniperus thurifera*

Koch, à *J. polycarpus* Koch et à *J. turcomanica* Fedtsch. Actuellement, à la suite de BROWICZ (1982), mais aussi de Flora Europaea (TUTIN *et al.*, 1964), voire de Med-Checklist, ces derniers taxons sont regroupés dans le binôme *J. excelsa*.

Enfin, si les affinités existant entre *J. excelsa* et *J. procera* Hochst., localisé en Arabie méridionale et en Afrique orientale, ainsi que sur les hautes montagnes d'Afrique jusqu'à la latitude du lac Tanganika, ont été souvent évoquées, KERFOOT (1975) a également intégré ce binôme au sein de *J. excelsa* pris donc au sens le plus large. Dans ces conditions, l'aire de l'espèce s'étend donc des Balkans à l'Asie centrale, et à toute l'Afrique orientale. Une interprétation globale en entités intraspécifiques n'a pas été tentée à notre connaissance au sein de ce taxon dans son acception actuelle.

PROTOCOLE EXPERIMENTAL

Echantillonnage

Les spécimens de *J. excelsa* et de *J. foetidissima* ont été récoltés par l'un d'entre nous (Ph.L.) lors de missions en Turquie en mai 1991 et à Chypre en avril 1994. Les rameaux et les galbules prélevés *in natura* ont séché pendant 3 mois à l'air libre à l'abri de la lumière vive. Le feuillage sec séparé des tiges a été broyé au moulin domestique pour analyse biochimique. Il en est de même pour les divers échantillons de *J. sabina* récoltés antérieurement (Ph.L.), et des échantillons des Aurès de *J. thurifera* (J. ANDRE).

Analyse biométrique

Nous avons procédé (sur 10 galbules par individu étudié à cet égard) :

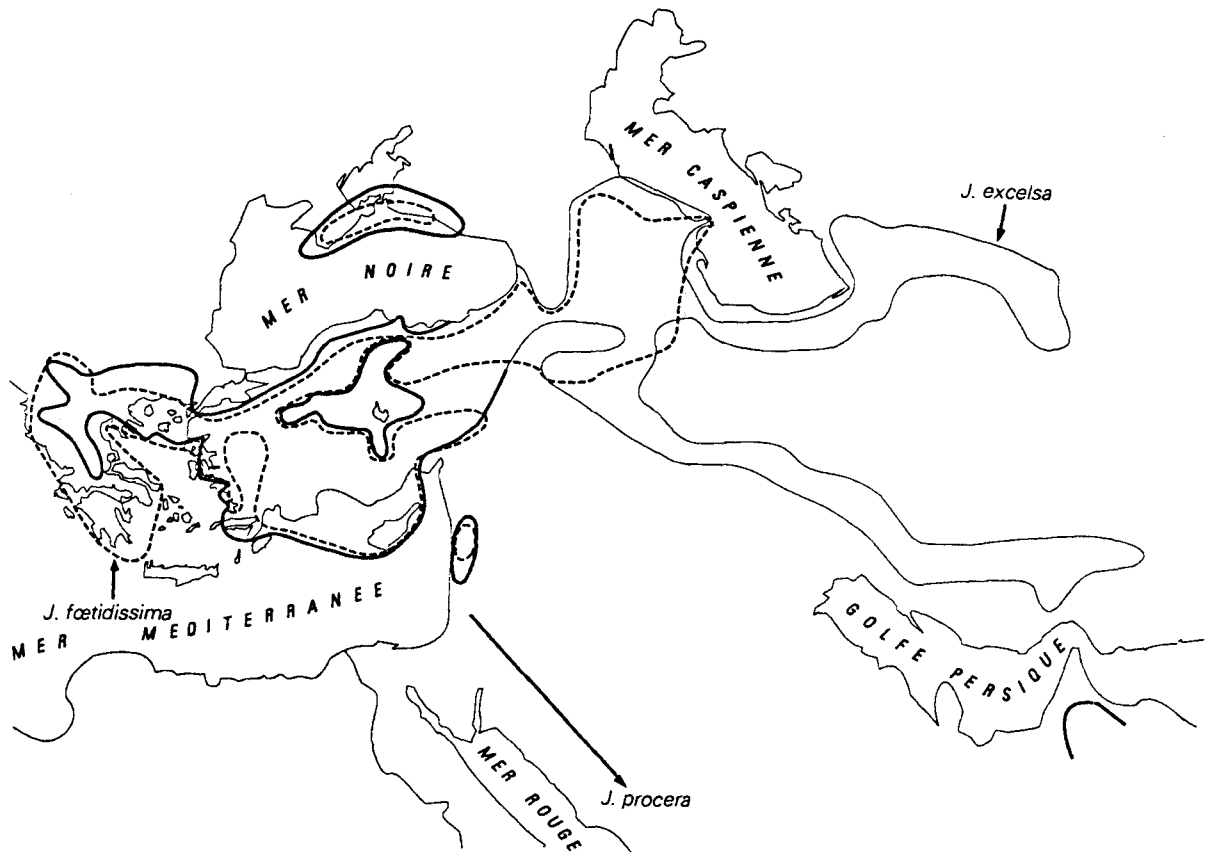


Figure 2.- Aire de répartition des taxons *J. excelsa* et *J. foetidissima*

- à la pesée (au mg) des galbules mûrs, secs et sains ;
- à la mesure (au 1/10 mm) de leurs diamètres extrêmes ;
- à partir des données précédentes, au calcul de leur diamètre moyen, de leur ellipticité (rapport du grand au petit diamètre), de leur volume moyen et de leur densité apparente ;
- après dissection des galbules, à la numération et à la pesée des graines.

Analyse biochimique

Le traitement acide à chaud (HCl 2N aq., 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 (la seconde molécule ne diffère de la première que par la présence d'un hydroxyle supplémentaire sur le phényle latéral, ce qui permet de postuler l'intervention d'un système monogénique). Après filtration, la mesure de la D.O. à 535 nm permet le dosage global (L.A. tot., mg/g) des (pro) anthocyanidines.

La séparation par C.L.H.P. (Chromatographie Liquide Haute Pression) donne accès au pourcentage (+/- 1 %) des 2 substances. Colonne C 18 MicroBondapak Waters, granulométrie 10

Tableau 1
 Comparaison écologique des complexes *Juniperus thurifera* et *J. excelsa*
 sur le pourtour méditerranéen

	P (annuel) en mm	m (mensuel) en °C	Etage de végétation	Niveau bioclimatique
<i>J. thurifera</i>				
° subsp. <i>africana</i>	300-900	- 3 à - 7	Montagnard méditerr. Oro-méditerranéen	semi-aride sub-humide
° subsp. <i>thurifera</i>				
var. <i>thurifera</i> (Espagne)	400-1000	+ 1-2 à - 3	Supra-méditerranéen Méditerr. supérieur Méso-méditerranéen	semi-aride sub-humide
var. <i>gallica</i> (Alpes Fr.)	600-1800	0 à - 3	Supra-méditerranéen Montagnard méditerr.	sub-humide humide
var. <i>corsicana</i> (Corse)	700-1500	0 à - 3	Supra-méditerranéen Montagnard méditerr.	sub-humide humide
<i>J. excelsa</i>				
° «races» orophiles	400-1500	- 3 à - 7	Montagnard méditerr. Oro-méditerranéen	semi-aride sub-humide humide
° «races» non orophiles	300-1500	+ 3 à - 3	Méso-méditerranéen Supra-méditerranéen Méditerr. supérieur	semi-aride sub-humide humide

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 2 mesures (mg/g x %) permet d'obtenir la teneur absolue (< +/- 5% relatifs) de chaque proanthocyanidine.

PARAMETRES ENVIRONNEMENTAUX

Les exigences écologiques des *Juniperus* ici étudiés sont sensiblement équivalentes, du moins au niveau global des taxons (tableau 1).

Si *Juniperus thurifera* comme *Juniperus excelsa* colonise essentiellement des substrats calcaires, c'est sans doute en raison de la prédominance quasi absolue de ce type de substrat au niveau de leur aire générale. Toutefois le *Thurifère* est largement présent sur roches éruptives dans le Haut-Atlas central, sur roches métamorphiques en Corse, et sur grès dans les Aurès ; de son côté, *J. excelsa* est aussi présent sur roches vertes dans le Taurus et à Chypre.

En ce qui concerne les précipitations, ces deux *Juniperus* peuvent occuper des situations très variées, du moins si l'on ne tient pas compte des bilans hydriques propres à certains individus ou populations jouant le rôle de groupements permanents, rupicoles tout spécialement. En fait, le *Thurifère* apparaît très localement à partir de 300 mm de précipitations annuelles (P), présente son optimum évident entre 400 et 600 mm, mais peut s'observer jusqu'à 1000 mm voire plus, dans les situations marginales ci-dessus évoquées (par exemple au Col de Tende dans les Alpes du Sud, ou à Saint-Béat dans les Pyrénées). Le statut hydrique du *Genévrier* élevé est très comparable, encore que sur le Taurus, par exemple, il occupe essentiellement la tranche des 400-1000 mm, voire localement (à Termessos) plus de 1500 mm. Sur les Hauts-Plateaux anatoliens voire sur l'Anti-Liban, il reste cantonné entre 300 et 600 mm.

Du point de vue thermique, les situations sont aussi variées : si l'on retient en particulier les valeurs de m (EMBERGER, 1930 *sensu*), soit la moyenne des minimums du mois le plus froid, *J. thurifera* et *J. excelsa* peuvent apparaître pour

des valeurs voisines de 0°C, voire plus (vallée de l'Ebre moyen, Termessos en Turquie), mais sont surtout présents entre - 3 et - 7°C. En fait ces exigences varient aussi suivant les taxons, surtout chez le Thurifère, du moins en fonction de nos connaissances actuelles. Plus généralement, s'il est évident que ces deux espèces sont essentiellement présentes en bioclimat semi-aride (surtout froid), certaines de leurs variantes biogéographiques ou écologiques se situent toutefois en bioclimat sub-humide voire, compte tenu des précisions apportées ci-dessus, en bioclimat (méditerranéen) humide. Du point de vue de la zonation altitudinale - comme d'ailleurs déjà évoqué (BARBERO et QUEZEL, 1976 ; AKMAN *et al.*, 1978) - la situation est tout aussi complexe, ici encore en fonction des statuts taxinomiques et géographiques. En fait, si les deux taxons accusent globalement des affinités électives, en particulier sur les hautes montagnes du Maghreb, de Turquie et du Proche-Orient, pour les étages montagnard-méditerranéen et oro-méditerranéen, ils peuvent être présents, ailleurs surtout, au méditerranéen supérieur, au supra-méditerranéen et au méso-méditerranéen (l'ensemble de ces conclusions est rapportée dans le tableau 1).

PARAMETRES BIOSYSTEMATIQUES

Critères morphologiques et biométriques

Port

J. excelsa et *J. thurifera* sont normalement des arbres pouvant atteindre respectivement 20 à 25 m de hauteur - ainsi d'ailleurs que *J. foetidissima* - représentés, en fonction des conditions géographiques et écologiques mais aussi des actions anthropiques, soit par des individus âgés à tronc épais, généralement ramifié et à port «ramassé», soit par des exemplaires plus jeunes ne dépassant généralement pas 10 m, érigés, à tronc non ramifié. Le premier cas s'observe généralement sur les hautes montagnes méditerranéennes, alors que le second s'applique plutôt aux populations moins alticoles, essentiellement en Europe.

Rameaux et feuillage

D'après GAUSSEN (1968), chez *J. excelsa*, les «rameaux sont très fins et courts, < 0,1 cm de large>; froissés, ils sont «sans odeur ou avec une odeur agréable», alors que les rameaux de *J. thurifera*, dressés plus ou moins dans un même plan, subquadrangulaires et de diamètre 0,1-0,2 cm, émettent une «forte odeur aromatique» lorsqu'ils sont froissés (il s'agit là d'un indice plus chimiotaxinomique que réellement «morphologique». Ce caractère est également valable

pour *J. foetidissima*, dont le feuillage accuse une forte odeur désagréable, comme *J. sabina*.

Les critères morphologiques relatifs à l'appareil végétatif - en particulier la largeur et l'aspect de l'extrémité des rameaux stériles et la structure des feuilles - ont été très généralement acceptés comme permettant de discriminer les taxons *J. thurifera*, *excelsa* et *foetidissima*. Toutefois, un examen attentif aussi bien de l'ensemble de nos échantillons que des caractères évoqués par les flores, montre que ceux-ci ne sont en aucune façon significatifs. GAUSSEN (1968) établit en particulier une distinction entre le groupe des «*Denticulatae*», à feuilles squamiformes dentelées sur les marges, et celui des «*Integrae*», à feuilles squamiformes à marge lisse. Si toutes les espèces évoquées relèvent du groupe des *Integrae*, *J. excelsa* et *J. foetidissima* (ainsi que *J. procera*) sont incluses dans la section *Excelsioides*, alors que *J. thurifera* (et *J. sabina*) appartient à la section *Chinensioides* (= *Sabina*). Les critères permettant de différencier ces deux sections selon GAUSSEN (loc. cit.) ne sont en aucune façon évidents, le seul dûment cité étant la couleur des cônes dont il sera discuté par ailleurs.

Des ambiguïtés du même ordre se rencontrent dans les clés des flores locales. Flora Europaea (TUTIN *et al.*, 1964) par exemple mentionne des brindilles terminales distiques chez *J. thurifera*, et irrégulièrement organisées ou térétes respectivement chez *J. foetidissima* et *J. excelsa*, alors que MEIKLE (1977) indique (pour Chypre) des divisions terminales souvent à quatre côtés distincts chez *J. foetidissima*, et subtérétes ou irrégulièrement angulaires chez *J. excelsa*. En fait, l'examen d'un certain nombre d'échantillons montre à l'évidence que ces critères sont variables. Chez *J. thurifera* par exemple, les échantillons nord-africains (subsp. *africana*) présentent des extrémités fines et térétes non nettement quadrangulaires (caractère déjà cité par MAIRE), alors que ceux d'Europe sont à extrémités nettement quadrangulaires, ce caractère étant particulièrement net chez le chimiovar. *corsicana*. Pour les espèces orientales, bien que notre échantillonnage soit très insuffisant, la position adoptée par MEIKLE paraît plus exacte.

Dans ces conditions, la valeur de tels critères, ainsi d'ailleurs que la couleur du feuillage ou des galbules (*vide infra*), ou bien encore la présence ou le développement plus ou moins important de la glande résinifère située à la base du dos des feuilles squamifères, restent très aléatoires ; leur valeur mériterait donc d'être précisée, non pas tellement au niveau interspécifique qu'au niveau populationnel.

Fructification

Certaines flores plutôt anciennes (voir notamment *in* GAUSSEN, loc. cit.) font état d'une différence importante entre *J. thurifera* d'une part et *J. excelsa* (ainsi que *J. foetidissima*) d'autre part : il s'agit de la dioécie du premier s'opposant à la monoécie des seconds. Mais les auteurs modernes sont beaucoup moins affirmatifs, leur prudence étant confirmée par un examen même sommaire sur le terrain. Il existe en effet des individus monoïques chez le Thurifère, et les genévriers arborescents de Méditerranée orientale sont mentionnés comme «dioïques ou monoïques», notamment par Flora Europaea et la Flore de Chypre. En outre, la monoécie de *J. excelsa* implique-t-elle obligatoirement autogamie (MEIKLE, 1977) ?

Les grains de pollen ne sont pas discriminants, avec un diamètre moyen de 30 µm, à quelques microns près, pas davantage que la forme (4-6 écussons) ou le diamètre des «cônes» (= galbules) selon GAUSSEN : 0,8-1,3 cm pour *J. excelsa* et 0,7-1,2 cm pour *J. thurifera*. Nos propres données corroborent ces remarques (tableau 2), mais l'on peut s'interroger sur l'opinion de GAUSSEN relative à la couleur des galbules mûrs : s'il est vrai que chez *J. thurifera* la couleur en est bleu-noirâtre, elle est très comparable chez *J. excelsa*, et non pas «brun-pourpre foncé presque noire», bien que GAUSSEN ajoute : «efflorescence bleu-clair». En fait, dans les deux cas, la couleur est donnée par la pruine bleuâtre observée *in natura*, la couleur après conservation pouvant virer et s'approfondir après abrasion de la surface. Ce caractère ne saurait donc être décisif en l'occurrence.

Les mensurations respectives des galbules (diamètres moyens un peu supérieurs à 8 mm) n'autorisent aucune distinction, non plus les poids, qui connaissent un large recoupement (figure 3), avec des domaines respectifs de 150-350 mg pour le Genévrier élevé et de 100-300 mg pour le Genévrier thurifère, d'où une importante zone commune couvrant donc de 150 à 300 mg. Bien que non significatives, les différences de diamètre et de poids se font en sens inverse chez les 2 espèces, si bien que la densité moyenne est assez nettement supérieure pour *J. excelsa* : 0,85 contre 0,70 pour *J. thurifera* (tableau 2).

Qu'en est-il des graines, dont GAUSSEN (loc. cit., pp. 84-85) nous dit que, chez les genévriers, les caractères «sont sans doute très importants», donnant de 3 à 8 graines par galbule pour *J. excelsa* contre 2 à 6 pour *J. thurifera* ?

A première vue, la comparaison des spécimens turcs d'*excelsa* et des spécimens européens de *thurifera* montre une différence hautement

significative entre les deux taxons : 4,8(0,9) vs. 3,0(0,6) graines par galbule respectivement ($t = 4,73$; d.d.l. = 16 ; $p < 0,001$). Mais le hiatus est aussi net à l'intérieur du même Thurifère entre les deux sous-espèces européenne et nord-africaine : 3,0(0,6) vs. 1,3(0,2) respectivement ($t = 6,85$; $p < 0,001$).

Ainsi, non seulement doit-on rester réservé sur la valeur interspécifique d'un tel critère, mais peut-on avancer, d'après nos données, l'existence d'un cline longitudinal (et latitudinal, au second ordre) intégrant les deux espèces et les deux sous-espèces de la première d'entre elles (figure 4).

La situation est assez différente en ce qui concerne le poids des graines. D'une part, le poids moyen d'une graine est significativement plus faible pour *J. excelsa* que pour *J. thurifera* : 13 contre 40 mg ($t = 7,40$; d.d.l. = 5 ; $p < 0,001$), d'autre part - et malgré le nombre de graines plus élevé - le contenu en graines d'un galbule est également moindre chez *J. excelsa*, en valeurs absolues comme relatives : 57 contre 80 mg ($t = 1,36$; d.d.l. = 5 ; N.S.) et 21 % contre 38 % ($t = 3,02$; d.d.l. = 5 ; $p = 0,03$) (tableau 2). On est d'ailleurs en droit de penser que c'est à cette structure différente graines/enveloppe chez les deux taxons qu'est due la différence de densité des galbules.

Critères biochimiques

Rappel sur les Genévriers de Phénicie et thurifère

Chez le Genévrier de Phénicie (du Maroc à la Crète), la teneur relative en prodelphinidine (substance polyphénolique foliaire) est très diverse d'un individu à l'autre, pouvant aller de 0 à 85 % du total des proanthocyanidines (LEBRETON et RIVERA, 1988). Deux sous-ensembles biogéographiques distincts apparaissent, conduisant à la reconnaissance de deux sous-espèces : en Espagne et en France, sous-espèce type pratiquement dépourvue de prodelphinidine ; ailleurs, notamment au sud et dans les îles, sous-espèce *mediterranea* LEBRETON et THIVEND (= *J. turbinata* Guss. = *J. lycia* auct. non L. ; RIVAS-MARTINEZ *et al.*, 1993), dont la teneur en prodelphinidine couvre de 45 à 85 %, en moyenne 70 %.

Chez le Genévrier thurifère (IDRISSI-HASSANI et LEBRETON, 1986), il en est apparemment de même mais, contrairement au cas précédent, les diverses origines représentatives du Genévrier thurifère présentent tout un continuum entre les valeurs extrêmes 0 et 73 %

Tableau 2
 Comparaison biométrique (galbules) des complexes *Juniperus thurifera* et *J. excelsa*
 (Valeurs moyennes ; entre parenthèses, écarts-types)
 N.S. = non significatif ; (*) = risque 0,05 ; ** = risque 0,01

	Poids 1 galb. (mg)	Diamètre (mm)	Coeff. ellip.	Densité (g/ml)	Poids 1 gr. (mg)	n graines par galb.	Poids n gr. par galb.	Idem %
<i>J. thurifera</i>								
* subsp. <i>africana</i>								
Maroc	139(31)	7,0(0,4)	-	0,77	50	1,2(0,1)	60	43
Algérie	274(68)	8,5(0,7)	1,10	0,85	46	1,6(0,1)	73	27
* subsp. <i>thurifera</i>								
Corse	206(53)	8,1(0,6)	1,11	0,74	28	3,1(0,3)	87	42
Alpes	185(50)	8,3(0,5)	-	0,62	-	3,1(0,9)	-	-
Pyrénées	117(30)	7,5(0,6)	-	0,53	-	2,9(0,7)	-	-
Espagne	248(60)	8,9(0,7)	1,13	0,67	34	2,9(0,7)	99	40
Moyenne (écart-type)	195 (60)	8,1 (0,7)	1,11	0,70 (0,11)	40 (10)	1,3 à 3,0	80 (17)	38 (07)
<i>J. excelsa</i> (Turquie)								
Aglasun	308(51)	8,7(0,5)	1,10	0,89	15	5,7(1,1)	80	26
Termessos	260(88)	8,5(0,9)	1,17	0,81	11	4,7(0,9)	51	19
El Mali	213(43)	7,8(0,6)	1,11	0,86	11	3,9(0,4)	42	20
Moyenne (écart-type)	260 (48)	8,3 (0,5)	1,13 (0,04)	0,85 (02)	13 (0,9)	4,8 (20)	57 (04)	21
Différence <i>thurifera/excelsa</i>	N.S.	N.S.	N.S.	(*)	**	1,2 à 5,7	(N.S.)	*

en prodelphinidine. Il est néanmoins possible de structurer ce polymorphisme en reconnaissant trois phénotypes délimités par les teneurs relatives 20 et 30 %, conduisant alors à la définition des deux sous-espèces *thurifera* (elle-même sectionnée en trois chimiovar. d'après la teneur relative en prodelphinidine) et *africana* (GAUQUELIN *et al.*, 1988) (tableau 3).

Résultats relatifs au Genévrier élevé

Chez *J. excelsa* (3 origines turques ; 44 individus), nos résultats (tableau 3) montrent que la distribution de la prodelphinidine relative relève de ce même type *thurifera*, avec un continuum de teneur couvrant de 14 à 51 %. De plus, le modèle binomial de Hardy-Weinberg

s'applique également avec les mêmes valeurs limites (20 et 30 %) que pour le Thurifère, les valeurs ainsi calculées s'accordant bien avec celles réellement observées (tableau 4).

Une même relation linéaire relie teneur relative en prodelphinidine et fréquence allélique «prodelphinidine forte» ($r=0,97$; $p=0,001$), les 3 points *excelsa* étant encadrés par les points *thurifera*. Les deux origines Aglasun et Termessos (altitudes 950 et 1100 m) sont suffisamment proches biochimiquement pour pouvoir être rassemblées en un seul échantillon ($n=26$; $p(D)=0,78$; $L.D.\% = 33(08)\%$; $L.A.tot. = 3,90(0,69)$ mg/g), significativement distinct de l'origine El Mali (altitude 1650 m) ($t=5,26$; $d.d.l. = 42$; $p < 0,001$).

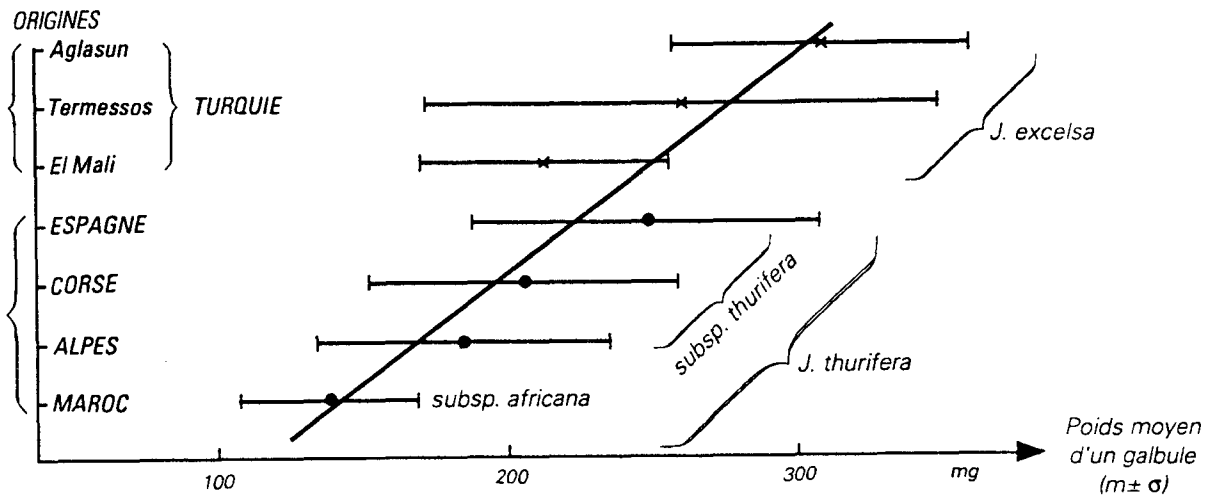


Figure 3.- Recouvrements biométriques (poids des galbules) chez *J. thurifera* et *J. excelsa*

En fait, les 3 origines turques de *J. excelsa* partagent avec l'origine «Alpes» de *J. thurifera* un taux d'hétérozygotie proanthocyanique élevé (respectivement : 33, 43, 56 % vs. 43 %), qui nous amène à proposer un schéma évolutif (figure 5) basé sur les 3 critères suivants (du plus primitif au plus évolué) :

- taux d'hétérozygotie proanthocyanique (fort à faible) ;
- teneur en prodelphinidine (forte à faible) ;
- nombre de graines par galbule (fort à faible).

L'imbrication des deux taxons, à travers leurs diverses origines, est telle que l'on pourrait être tenté d'y voir les pièces apparentées d'un même «puzzle supraspécifique», dont l'échantillon «Aglasun + Termessos» constituerait aujourd'hui (sous réserve d'analyse d'autres origines, notamment grecques) le témoin le plus proche de la souche hypothétique commune (figure 5 : valeurs de la prodelphinidine et nombre de graines). A noter que cette souche ne saurait être homologuée à *J. sabina*, dont l'aire englobe certes les deux autres espèces, mais qui est homozygote (fort) pour la prodelphinidine (voir ci-dessous), et compte seulement «1 ou 2 (quelquefois 3 ou 4)» graines (GAUSSEN, loc. cit., p. 111).

Comparaison avec *J. sabina* et *J. foetidissima*

Du point de vue proanthocyanique, à en juger par trois origines (Alpes S.E., n = 14 ;

Sierra Nevada, n = 7 ; Kabylie, n = 5 individus), *J. sabina* est monotypique et monomorphe, tous les individus étudiés apparaissant comme «homozygotes forts» conformément au modèle chimiogénétique précité : L.A. tot. = 4,2(0,8) mg/g ; L.D.% = 38(05)%, extrêmes 30 et 50 %, sans différences entre les trois origines (LEBRETON, résultats inédits).

De même, 8 individus de *J. foetidissima*, récoltés en avril 1991 à El Mali et à Termessos, Turquie (n = 4), et en avril 1994 dans le massif du Troodos à Chypre (n = 4) sont-ils riches en prodelphinidine : L.A.tot. = 5,0(0,6) mg/g ; L.D.% = 38(09)%, extrêmes 23 et 49 %. A en juger par 4 individus (dont 43 «baies» ont été étudiées : poids moyen 195 mg ; écart-type 90 mg), le nombre moyen de graines par galbule est proche de l'unité (36 «baies» à 1 graine, 7 «baies» à 2 graines) ; leur poids individuel est égal à 90 mg (écart-type 50 mg), si bien que les graines représentent en moyenne 48 % (écart-type 08 %) du poids d'un galbule. D'après GAUSSEN (p. 100), un galbule contient 1 ou 2(3) grosses graines, ce que corroborent donc bien nos quelques observations.

En d'autres termes, malgré leurs différences morphologiques et chorologiques, *J. sabina* et *J. foetidissima* présentent de nettes affinités proanthocyaniques et biométriques (graines peu nombreuses), et se démarquent donc à la fois de *J. thurifera* et de *J. excelsa*, espèces doublement affines selon les mêmes critères (le tableau 5 récapitule l'ensemble de ces résultats).

Tableau 3
 Comparaison biochimique et génétique des complexes *Juniperus thurifera* et *J. excelsa*
 (Valeurs moyennes ; entre parenthèses, écarts-types)

	Proanthocyanes L.A.(tot.) mg/g	Prodéphinidine L.D. %	Fréquence allélique p(D)	Effectifs dd/dD/DD calculés / observés	Taux hétéro- zygotie (%)
<i>J. thurifera</i>					
*subsp. <i>africana</i>					
Haut-Atlas (n=25)	3,11 (0,71)	13(07)	0,09	20,7/4,1/0,2 20/ 4/ 0	16
Moyen-Atlas (n=20)	3,69 (0,59)	14(06)	0,13	15,1/4,5/0,3 15/ 5/ 0	23
*subsp. <i>thurifera</i>					
Espagne (n=26)	2,67(0,84)	16(07)	0,15	18,8/6,6/0,6 19/ 7/ 0	25
Pyrénées (F) (n=25)	5,45(1,06)	18(06)	0,20	16/8/ 0 16/8/ 0	32
Alpes (F) (n=58)	4,36(1,09)	27(09)	0,42	19,5/28,3/10,2 21/25/ 12	49
Corse (n=34)	4,69(1,10)	43(15)	0,91	0,3/5,6/28,2 1 /5/ 28	16
<i>J. excelsa</i>					
(Turquie)					
Aglasun (n=12)	3,55(0,46)	32(16)	0,81	0,4/3,7/7,9	31 0 /4 /8
Termessos (n=14)	4,19(0,73)	34(10)	0,76	0,8/5,1/8,1	36 0 /6 /8
El Mali (n=18)	3,80(0,51)	22(04)	0,32	8,3/7,8/1,8 8 / 10 / 0	43

PARAMETRES SYNTAXONOMIQUES

Nous disposons actuellement de documents assez nombreux relatifs à la valeur syntaxonomique des deux *Juniperus* ici envisagés, qui permettent de leur accorder une signification très comparable, voire analogue ; toutefois, deux types de situation doivent être distingués.

Hautes montagnes du Maghreb et du Proche-Orient

D'une part *Juniperus thurifera* sur les montagnes du Maghreb, d'autre part *Juniperus excelsa* sur les montagnes d'Anatolie méridionale et du Proche Orient, se comportent de façon stricte comme deux espèces vicariantes (QUEZEL, 1980, 1981) ; soulignons que c'est dans cette situation que les deux espèces présentent à l'heure actuelle leur développement optimal. Les divers groupements auxquels ils participent se situent aux étages montagnard et oro-méditerranéen, en bioclimats semi-aride et sub-humide supérieur, comme nous l'avons vu. Ils s'intègrent alors aux

grands processus dynamiques des séries de végétation essentiellement organisés autour des conifères méditerranéens montagnards : *Cedrus*, *Pinus nigra sensu lato* et, beaucoup plus rarement, *Abies* (*A. cilicica* en Turquie, *A. cephalonica* en Grèce). Dans ces conditions, les deux taxons constituent respectivement l'une des caractéristiques des *Quercu-Cedretalia atlanticae* Loisel, Barbéro et Quézel 1974 pour *J. thurifera* dans sa sous-espèce *africana*, et des *Quercu-Cedretalia libani* Barbéro, Loisel et Quézel 1974 pour les races alticoles de *J. excelsa* (tableau 6).

En fait, c'est seulement en bioclimat sub-humide, et compte-tenu d'éventuelles compensations édaphiques, que ces deux Génévriers participent effectivement à des structures de végétation forestière, ce qui n'est pas (ou plus ?) le cas le plus fréquent sur les Atlas (BARBERO *et al.*, 1981 ; GAUQUELIN, 1988) mais l'est bien plus souvent sur le Taurus (AKMAN *et al.*, 1978). En bioclimat semi-aride par contre, ils s'intègrent à des structures de végétation de type préforestier, voire à de véritables forêts pré-steppiques (QUEZEL et BARBERO, 1990), qui

Tableau 4
 Comparaison chimiogénétique synthétique des complexes *Juniperus thurifera* et *J. excelsa*
 (Valeurs moyennes; entre parenthèses, écarts-types)

<i>J. thurifera</i>	subsp. <i>africana</i>		subsp. <i>thurifera</i>		<i>J. excelsa</i> (Turquie)	
	Atlas (n=48)	Espagne (n=53)	Alpes (n=58)	Corse (n=34)	+ Aglasun + Termessos (n=26)	El Mali (n=18)
Prodelphinidine L.D. %	14(07)	17(06)	27(09)	43(15)	33(08)	22(04)
Fréquence allélique p(D)	0,11	0,17	0,42	0,91	0,78	0,32
Effectifs calculés	38,0/9,4/0,6	36,5/15,0/1,5	19,5/28,3/10,2	0,3/5,6/28,2	1,2/8,9/15,8	8,3/7,8/1,8
Idem observés	38 / 9 / 1	37 / 15 / 1	21 / 25 / 12	1 / 5 / 28	0 / 10 / 16	8 / 10 / 0
Test de Chi2	0,28	0,17	0,82	1,69	1,34	2,43
Taux d'hétérozygotie						
théorique	20 %	28 %	49 %	16 %	34 %	43 %
expérimental	19	28	43	15	38	56

doivent encore être rattachées aux *Quercetea ilicis*. Au Maroc, *J. thurifera* participe à diverses associations (QUEZEL et BARBERO, 1986) qui s'intègrent respectivement aux *Ephedro-Juniperetalia* et au *Junipero thuriferae (africanae)-Quercion rotundifoliae*, et constituent de véritables climax climatiques. Ces structures peuvent exister également sous bioclimat sub-humide, mais représentent alors des structures pré-forestières liées essentiellement à la dégradation d'origine anthropique des forêts des *Querco-Cedretalia atlanticae*.

En Anatolie et au Proche-Orient (QUEZEL et BARBERO, 1985) (où la végétation reste encore insuffisamment étudiée), *J. excelsa* se comporte selon toute apparence de façon très semblable, mais les structures qu'il constitue, en particulier à l'étage montagnard méditerranéen semi-aride, restent mal connues, et les chênes sclérophylles y font défaut, sans doute en raison de l'augmentation des phénomènes de continentalité ; par contre, les *Quercus caducifoliés* de type irano-touranien peuvent déjà apparaître localement (*Q. libani*, *Q. brantii*).

À l'étage oro-méditerranéen, de façon quasi constante, mais aussi localement au montagnard méditerranéen en raison des processus de dégradation d'origine anthropozoiq, *Juniperus thurifera* subsp. *africana* et *J. excelsa* réagissent de la même façon, en organisant des paysages de

garrigues ou de pelouses écorchées à xérophytes épineuses en coussinet, où ils demeurent encore de façon épisodique (QUEZEL, 1957) sous forme d'individus isolés très âgés, et en régression presque partout générale sous l'action conjuguée de l'homme et de ses troupeaux ; la régénération y est quasi nulle (GAUQUELIN, 1988).

En Europe sud-occidentale et en Anatolie

Juniperus thurifera subsp. *thurifera*, en Espagne et en France, mais aussi certains peuplements de *J. excelsa* de Méditerranée orientale, présentent en revanche une valeur syntaxonomique bien différente de celle qui vient d'être évoquée.

En Espagne - où le var. *hispanica* (= *thurifera*) occupe des surfaces importantes dans toute la partie nord-orientale de la péninsule, de la vallée de l'Ebre à l'Andalousie orientale - cet arbre à port érigé constitue d'importants peuplements forestiers sur des substrats variés, sous bioclimat semi-aride surtout, mais localement dans le sub-humide inférieur, entre 400-500 et 1400-1600 m, essentiellement à l'étage supra-méditerranéen (RIVAS-MARTINEZ, 1985), en s'intégrant aux formations des *Pino-Juniperetea* Rivas-Martinez 1964, et plus spécialement à l'alliance *Juniperion thuriferae* Rivas-Martinez 1962.

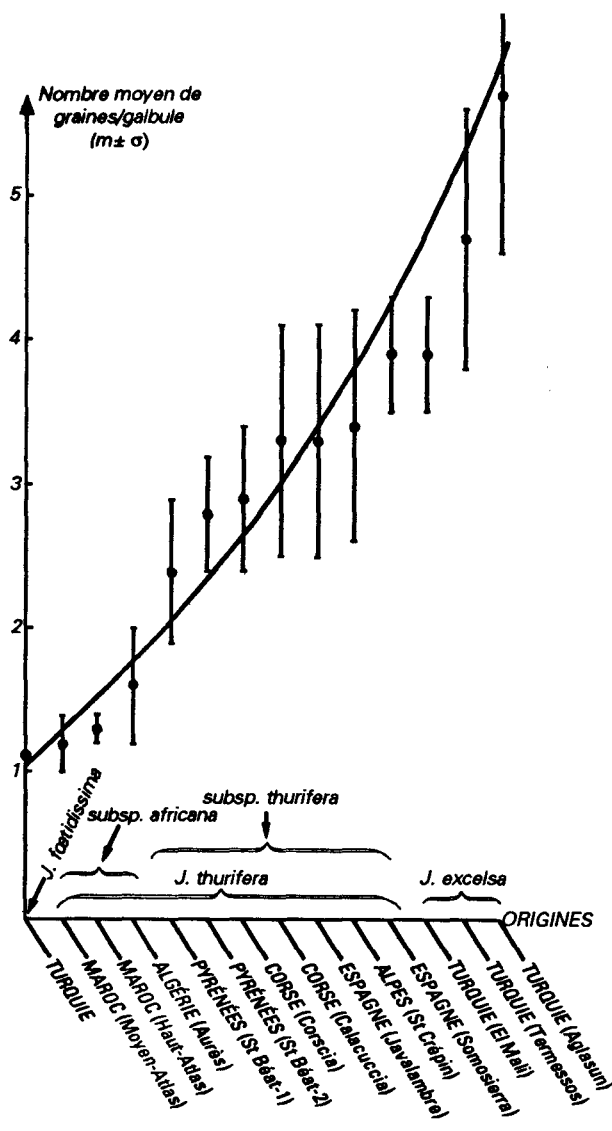


Figure 4.- Recouvrements biométriques (nombre de graines/galbule) chez *J. thurifera* et *J. excelsa*

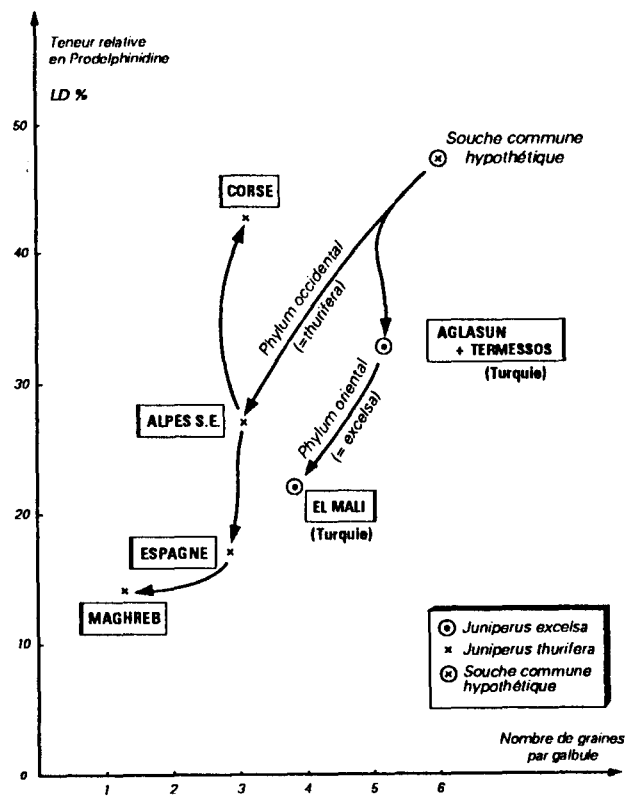


Figure 5.- Schéma évolutif proposé pour *J. thurifera* et *J. excelsa*

En France, dans les Alpes sud-occidentales essentiellement, mais aussi très épisodiquement en Italie dans les valle Stura et Gesso (BARBERO et QUEZEL, 1986), *Juniperus thurifera* subsp. *thurifera* var. *gallica* occupe des situations écologiques variées tant au supraméditerranéen qu'au montagnard méditerranéen, et s'intègre, sous bioclimat sub-humide surtout, à divers groupements relevant des *Quercetea ilicis* à la charnière méso/supra-méditerranéen, des *Quercetea pubescentis* surtout au supra-méditerranéen, et des *Pino-Juniperetea* (plus spécialement l'alliance locale *Pino uncinati-Rosion pimpinellifolia* Quézel et Barbéro 1988). Ici encore, les paysages rappellent les formations pré-steppiques, et il est difficile de rencontrer dans les structures de végétation des espèces sylvatiques caractéristiques comme dans les forêts bien structurées de résineux (Sapins, Epicéa) ou de feuillus (Chênes caducifoliés, Hêtre, *Ostrya*).

En Corse enfin, le var. *corsicana* Gauquelin et al. décrit initialement comme un simple chimiovar. mais répondant également à des critères taxonomiques évidents (*vide supra*), occupe essentiellement selon GAMISANS (1991)

des fruticées naines de type montagnard méditerranéen, dont le statut phytosociologique n'est pas totalement éclairci.

Le point le plus remarquable à propos de *Juniperus thurifera* subsp. *thurifera* dans son ensemble est sa pulvérisation en divers taxons variétaux dont l'un (var. *hispanica*) est très dynamique et largement répandu, en Espagne orientale semi-aride surtout. Un autre - le var. *gallica* - est au contraire à aire résiduelle vaste mais très fragmentée, répondant à un ensemble de métapopulations en dérive génétique évidente, et à exigences écologiques et signification syntaxonomique très diversifiée, représentant à peu près sûrement les résidus fragmentés de populations ayant joué localement un rôle important à la fin du Würm, et sans doute aussi lors des phases froides antérieures. Enfin le var. *corsicana* encore plus résiduel, n'est représenté que par des populations très réduites et liées à des vallées très contrastées du point de vue thermique.

Il n'est pas sans intérêt de constater que, chez *Juniperus excelsa* en Anatolie continentale, apparaissent des phénomènes du même ordre. En

Tableau 5
Comparaison biochimique et biométrique synthétique des 4 taxons
Juniperus thurifera, *J. excelsa*, *J. foetidissima* et *J. sabina*
(valeurs moyennes ; entre parenthèses, écarts-types)

N.S. = non significatif ; * = risque 0,05 ; ** = risque 0,01 ; *** = risque 0,001

	<i>J. thurifera</i>	<i>J. excelsa</i>	Différence	<i>J. foetidissima</i>	<i>J. sabina</i>
L.A.(tot.)	2,7-5,5mg/g	3,5-4,2	N.S.	4,1-5,7	2,7-5,5
L.D. %	13-43	22-34	N.S.	23-49	30-50
L.D. (abs.)	0,4-2,0mg/g	0,8-1,4	N.S.	1,2-2,4	0,9-2,4
Poids 1 galb.	195(60) mg	260(50)	N.S.	195(90)	-
n gr./galbule	1,2-3,1	3,9-5,1	*	1,2	(1-2)
Poids 1 gr.	40(10) mg	13(02)	**	90(50)	-
Poids n gr.					
par galb.	80(17) mg	57(20)	(*)	100(60)	-
Idem en %	38(07)	22(04)	**	48(08)	-
Diamètre				(n = 1)	
galbule	8,1(0,7) mm	8,3(0,5)	N.S.	8,9(0,7)	-
Coefficient					
ellipticité	1,11	1,12	N.S.	1,08	-
Volume					
galbule	280(70) mm ³	305(50)	N.S.	370	-
Densité					
apparente	0,70	0,85	(*)	0,83	-

effet, et comme déjà indiqué (AKMAN *et al.*, 1978), *Juniperus excelsa*, souvent d'ailleurs associé à *J. foetidissima*, s'observe couramment en Anatolie à des altitudes bien plus faibles que celles des formations montagnardes et oro-méditerranéennes déjà évoquées. *J. excelsa* est présent dès le méso-méditerranéen, le plus souvent en situation pré-steppique, notamment dans le Taurus, dans les vallées internes prépontiques, Sakarya en particulier (QUEZEL *et al.*, 1980) ; il est alors généralement associé à *Quercus calliprinos* et constitue divers groupements s'intégrant dans l'alliance *Junipero excelsae-Quercion calliprini* Barbéro et Quézel 1979, qui se retrouve aussi dans les autres pays du Proche-Orient, toujours en situation aride de type continental et sur substrats le plus souvent érodés.

A l'étage supra-méditerranéen, *J. excelsa* est également fréquent en formations pré-forestières, souvent associé à *J. foetidissima*, *Pinus brutia*, *P. nigra* subsp. *pallasiana* voire *Quercus pubescens* subsp. *anatolica* ; il participe alors le plus souvent en général à une sous-association *juniperetosum excelsae* du *Pyro-eleagnifoliae-Quercetum anatolicae*, s'intégrant dans les *Quercetea pubescentis*. Cette situation, même si elle reste encore incomplètement étudiée, n'est pas sans rappeler celle que nous avons évoquée pour *J. thurifera* subsp. *thurifera* var. *gallica*, puisque l'on assiste en Anatolie à la même fragmentation de l'aire en colonies isolées, souvent résiduelles, et situées dans des ambiances bioclimatiques très diverses.

Tableau 6
Comparaison floristique des groupements végétaux accueillant les complexes *Juniperus thurifera* et *J. excelsa* au Maghreb (à gauche) et au Proche-Orient (à droite)

<i>Quercus-Cedretalia atlanticae</i> (sensu lato) Montagnes du Maghreb	<i>Quercus-Cedretalia libani</i> (sensu lato) Montagnes du Proche-Orient
I. Espèces communes (y inclus les variations intraspécifiques)	
<i>Agropyron panormitanum</i>	
<i>Campanula trachelium</i>	
<i>Cephalanthera xiphophyllum</i>	
<i>Evonymus latifolius</i>	
<i>Geum silvaticum</i>	
<i>Luzula nodulosa</i>	
<i>Primula vulgaris</i>	
<i>Phlomis samia</i>	
<i>Pinus nigra</i>	
<i>Cotoneaster nummularia</i>	
<i>Geum heterocarpum</i>	
<i>Asyneuma rigidum</i>	
<i>Saponaria glutinosa</i>	
II. Espèces endémo-vicariantes	
<i>Doronicum atlanticum</i>	<i>Doronicum caasicum</i>
<i>Geranium malviflorum</i>	<i>Geranium libanoticum</i>
<i>Geranium atlanticum</i>	<i>Geranium libani</i>
<i>Quercus afares</i>	<i>Quercus libani</i>
<i>Lonicera arborea</i>	<i>Lonicera nummulariaefolia</i>
<i>Abies maroccana</i>	<i>Abies cilicica</i>
<i>Quercus canariensis</i>	<i>Quercus infectoria</i>
<i>Berberis hispanica</i>	<i>Berberis crataegyna</i>
<i>Paeonia coriacea</i>	<i>Paeonia turcia</i> + <i>P. kesrouanensis</i>
<i>Oryzopsis paradoxa</i>	<i>Oryzopsis holciformis</i>
<i>Digitalis atlantica</i>	<i>Digitalis davisiana</i>
<i>Juniperus thurifera</i>	<i>Juniperus excelsa</i>

Il est en fait probable que la plasticité écologique, micromorphologique et biochimique déjà mise en évidence chez *Juniperus thurifera* existe également dans le complexe *Juniperus excelsa* sur lequel les travaux sont encore préliminaires. Ceci paraît d'autant plus vrai que l'aire de répartition de *J. excelsa* est vaste, puisqu'elle inclut à l'heure actuelle les populations des montagnes d'Iran et d'Arabie méridionale récemment encore rapportées à un taxon particulier : *J. polycarpus* C. Koch. De même, et pour confirmer les affinités de ce groupe, rappelons que KERFOOT (1975) a déjà rattaché à notre taxon le *Juniperus procera* Endl. dont l'aire de répartition s'étend de l'Arabie sud-occidentale aux hautes montagnes de l'Afrique de l'est.

CONCLUSIONS

Les réflexions conduites dans ce travail amènent donc à se poser un certain nombre de questions sur les affinités réelles existant entre *Juniperus thurifera* et *Juniperus excelsa*. Bien que l'étude de la seconde espèce en soit à ses débuts, les résultats déjà obtenus sont cependant suffisamment significatifs pour que mérite d'être posé le problème de leur individualité. Si, en effet, les types extrêmes en provenance des hautes montagnes circum-méditerranéennes paraissent bien distincts, la prise en compte de l'ensemble des populations fait plutôt apparaître au contraire un certain continuum, tant sur le plan morphologique que du point de vue biochimique. Chez *J. thurifera*, les variations notées dans l'est de son aire européenne - tout spécialement en Corse - se révèlent extrêmement voisines de celles relevées chez certaines races de *J. excelsa*, et pourraient à elles seules justifier le regroupement de ces deux entités dans un même complexe spécifique. Seule la modestie de nos résultats actuels relatifs au Genévrier élevé nous interdit pour l'instant de franchir ce pas.

Il apparaît néanmoins clairement aujourd'hui que ces deux Genévriers sont inclus dans un même ensemble réparti sur les montagnes du pourtour de l'ancienne Mésogée, la seconde espèce - *J. excelsa* - ayant même atteint, dans son acception moderne, le massif de l'Elbrouz (*J. isophyllos* et *J. turcomanica*) et les hautes montagnes de l'Afrique orientale (*J. procera*). Cette répartition permet donc de considérer ces Genévriers comme les vestiges d'un taxon préglaciaire dont la mise en place serait à coup sûr non seulement antérieure aux grandes crises climatiques du Quaternaire, mais aussi à la surrection des grandes chaînes montagneuses aussi bien sur le pourtour de la Mésogée qu'en

Afrique orientale (KERFOOT, 1975 ; QUEZEL et BARBERO, 1993 ; QUEZEL, 1994).

Dans ces conditions - et contrairement à l'opinion de GAUSSEN, 1968 -, il convient pour l'instant de les regrouper dans la section VIII. *Excelsioides* Gaussen *emend.*, qui intègre également les taxons actuellement rattachés à *J. excelsa*, c'est-à-dire *J. isophyllos* (Crimée, Caucase, Arménie, Iran septentrional) et *J. procera* (Arabie, Ethiopie, Somalie, Kenya, Tanzanie, Malawi, Zambie), mais aussi *J. foetidissima* et *J. sabina*, malgré la relative autonomie proanthocyanique de ceux-ci. Dès lors, la section IX *Sabina* (= *Chinensioides* Gaussen) ne comprendrait plus, logiquement, que les espèces asiatiques orientales du sous-genre *Sabina*.

La prise en compte des exigences écologiques et de la valeur syntaxonomique des deux espèces ici envisagées vient d'ailleurs largement conforter ces propositions, puisque ces arbres présentent, au moins dans la région méditerranéenne prise au sens large, des significations tout à fait comparables, et s'incluent dans des unités phytosociologiques strictement vicariantes, comme l'un d'entre nous a déjà pu le montrer (QUEZEL, 1980) et comme nous le rappelons ici même (tableau 6).

Soulignons enfin que le schéma phylogénétique ci-dessus proposé (figure 5) permet de proposer, en l'état actuel de nos connaissances, une interprétation de l'évolution des deux taxons. En tenant compte à la fois des critères morphologiques (nombre de graines par galbule) et des critères biochimiques (teneur en prodelphinidine), il est possible d'évoquer comme suit les caractères du type originel commun : nombre de graines élevé (supérieur à 5), forte teneur relative en prodelphinidine (> 30 %) et, corrélativement, taux d'hétérozygotie élevé du système génétique gouvernant la biosynthèse de ce polyphénol.

Contrairement à ce que l'on pourrait envisager a priori, il apparaît alors que l'évolution à partir de cette souche hypothétique s'est effectuée parallèlement sur les phylums oriental (*J. excelsa*) et occidental (*J. thurifera*), à partir de types peu alticoles et génétiquement plastiques, dont l'aboutissement est constitué par les populations orophiles du Taurus et du Maghreb, qui sont à l'heure actuelle les mieux différenciées morphologiquement ; quant aux populations de Corse, des Alpes voire d'Espagne, elles demeurent encore relativement proches du type ancestral (convergence par effet fondateur ?), comme celles du plateau anatolien.

Ainsi peut être interprétée l'extrême diffusion géographique de ce taxon initial, dont la diversification ultérieure a donné naissance à des populations génétiquement plus homogènes, et écologiquement plus spécialisées.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AKMAN Y., BARBERO M. et QUEZEL P., 1978.- Contribution à l'étude de la végétation forestière d'Anatolie méditerranéenne, I. *Phytocoenologia*, 5 : 1-79. II et III. *ibid.*, 5 : 189-276 et 277-346.
- BARBERO M. et QUEZEL P., 1976. - Les groupements forestiers de Grèce centre-méridionale. *Ecol. mediterr.*, 2 : 1-86.
- BARBERO M. et QUEZEL P., 1986. - Place et rôle de *Juniperus thurifera* dans les structures de végétation des Alpes du Sud. *Lazaroa*, 9 : 225-275.
- BARBERO M., QUEZEL P. et RIVAS-MARTINEZ S., 1981. - Contribution à l'étude des groupements forestiers et préforestiers du Maroc. *Phytocoenologia*, 9 : 311-412.
- BROWICZ W., 1982. - Chorology of trees and shrubs in south-west Asia and adjacent regions. *Polish Acad. Sci. Inst. Dendrol.*, I, 172 p.
- EMBERGER L., 1930. - Sur une formule climatique applicable en géographie botanique. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 191 : 389-390.
- GAMISANS J., 1991. - La végétation de la Corse, in Compléments au Prodrôme de la Flore corse. JEANMONOD et BURDET Edit., Conserv. Jard. Botan. Genève. Annexe n°2 : 391 p.
- GAUQUELIN T., 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 épineux en coussinet. Thèse Doct. Etat, Univ. Toulouse III. 145 p. + annexes.
- GAUQUELIN T., IDRISSE-HASSANI M. et LEBRETON Ph., 1988. - Le Genévrier thurifère *Juniperus thurifera* L. (Cupressacées) : analyse biométrique et biochimique ; propositions systématiques. *Ecol. mediterr.*, 14 : 31-42.
- GAUSSEN H., 1968. - Les Gymnospermes actuelles et fossiles. X. Les Cupressacées. Lab. Forest. Univ. Toulouse, 145 p.
- GREUTER W., BURDETH. et LONG G., 1984. - Med-checklist, 1, Cons. Bot. Genève
- HUGUET DEL VILAR X., 1947. - Types de sol d'Afrique du Nord, I : 91 p.
- IDRISSE-HASSANI M. et LEBRETON Ph., 1986.- Analyse biochimique et génétique du Genévrier thurifère L. *C.R. Coll. Nat. C.N.R.S.*, Biologie des Populations : 339-345.
- KERFOOT O., 1975. - Origin and speciation of the Cupressaceae in Sub-Saharan Africa. *Boissiera*, 24 : 145-150.
- LEBRETON Ph. et THIVEND S., 1981. - Sur une sous-espèce du Genévrier de Phénicie *Juniperus phoenicea* L., définie à partir de critères biochimiques. *Natur. monspel.*, 47 : 1-12.
- LEBRETON Ph. et RIVERA D., 1988 - Analyse du taxon *Juniperus phoenicea* L. sur des bases biochimiques et biométriques. *Natur. monspel.*, 53 : 17-41.
- MAIRE R., 1926. - Contribution à la flore de l'Afrique du Nord. *Bull. Soc. Hist. Natur. Afrique Nord*, 17 : 104-126.
- MEIKLE R.D., 1977 - Flora of Cyprus. *Royal Bot. Garden Kew Edit.*, I : 832 p.
- QUEZEL P., 1957 - Peuplement végétal des hautes montagnes de l'Afrique du Nord. Lechevalier Edit., Paris : 464 p.
- QUEZEL P., 1980 - L'homme et la dégradation récente des forêts au Maghreb et au Proche-Orient. *Natur. monspel.*, N° hors-série : 147-152.
- QUEZEL P., 1981. - Les hautes montagnes du Maghreb et du Proche-Orient : essai de mise en parallèle des caractères phytogéographiques. *Ann. Jard. Bot. Madrid*, 37 : 353-372.
- QUEZEL P., 1994. - La flore du bassin méditerranéen : origine, mise en place, endémisme. *Ecol. mediterr.*, sous presse.
- QUEZEL P. et BARBERO M., 1985. - Carte de la végétation potentielle de la région méditerranéenne.

- néenne, I : Méditerranée orientale. C.N.R.S. Edit. Paris. Carte + notice, 69 p.
- QUEZEL P. et BARBERO M., 1986. - Aperçu syntaxinomique des *Quercetea ilicis* au Maroc. *Ecol. mediterr.*, 12 : 105-111.
- QUEZEL P. et BARBERO M., 1988. - Signification phytoécologique et phytosociologique des peuplements naturels de Pin de Salzmann en France. *Ecol. mediterr.*, 14 : 41-63.
- QUEZEL P. et BARBERO M., 1990. - Les forêts méditerranéennes, problèmes posés par leur signification historique, écologique et leur conservation. *Acta Botan. Malacitana*, 15 : 145-178.
- QUEZEL P. et BARBERO M., 1993. - Variations climatiques au Sahara et en Afrique sèche depuis le Pliocène : enseignements de la flore et de la végétation actuelles. *Bull. Ecol.*, 24 : 191-202.
- QUEZEL P., BARBERO M. et AKMANY., 1980. - Contribution à l'étude de la végétation forestière d'Anatolie septentrionale. *Phytocoenologia*, 8 : 365-519.
- RIVAS-MARTINEZ S., 1963. - Estudio de la vegetacion y flora de las sierras de Guadarrama y Gredos. *Anal. Inst. Bot. Canavilles*, 21 : 13-225.
- RIVAS-MARTINEZ S., 1985. - Memoria del Mapa de series de vegetacion de Espana. I.C.O.N.A., Madrid, 223 p.
- RIVAS-MARTINEZ S., WILDPRET W. et PEREZ DE PAZ P.L., 1993. - Datos sobre *Juniperus phoenicea* aggr. (Cupressaceae). *Itinera Geobotanica*, 7 : 509-512.
- TUTIN *et al.*, 1964. - Flora europaea, Cambridge University press. 1 : 464 p.
-

Water relations of some Mediterranean evergreen sclerophylls : some considerations on sclerophylly and microphylly

Manuela de LILLIS*, Eugenia MIRGONE*

RÉSUMÉ

Trois espèces, poussant dans les aires plus sèches du maquis méditerranéen et caractérisées par les différentes dimensions des feuilles, ont été étudiées (espèces à feuilles larges et espèces à feuilles éricoïdes). Les séquences phénomorphologiques ont été observées durant deux années. Le bilan hydrique et l'isotherme du potentiel hydrique ont été mesurés depuis l'été 1989 jusqu'au printemps de l'année suivante. Deux différentes stratégies ont été adoptées par les trois espèces afin de survivre à l'aridité de l'été : les deux espèces à feuilles larges (*Arbutus unedo*, *Phillyrea latifolia*) se comportant de manière à éviter la sécheresse semblent bien adaptées à résister à de rapides stress hydriques ; par contre l'aridité estivale ne favorise pas l'adaptation en termes de contrôle efficace de perte hydrique chez l'espèce à feuilles éricoïdes (*Erica multiflora*). La résistance à la sécheresse comme l'expression d'un génotype ancestral et les différentes origines biogéographique sont en discussion.

MOTS-CLES : Sclérophylle méditerranéen, espèces à feuilles larges et espèces à feuilles étroites, relations hydriques, phénomorphologie, résistance à la sécheresse

ABSTRACT

Three species, growing in the driest areas of the Mediterranean maquis and characterized by different leaf dimensions (narrow-leaved and broad-leaved species) have been studied. Phenomorphological sequences were observed over two years. Water balance and water potential isotherms were measured from summer 1989 to the spring of the following year. Two different strategies to survive the dry summer period were adopted by the three species : the two broad-leaved species (*Arbutus unedo*, *Phillyrea latifolia*) behaved as «drought-avoiders», both appeared to be well adapted to withstand short-term water stress ; by contrast the summer aridity does not elicit an adaptational response in terms of efficient control of water loss in the narrow-leaved species *Erica multiflora*. Resistance to drought as the expression of the ancestral genotype and the different biogeographical origin has been also considered.

KEY WORDS : Mediterranean sclerophylls, broad and narrow leaved species, water relations, phenomorphology, drought resistance

INTRODUCTION

Plants growing in the Mediterranean area, seem to adapt to a wide range of water availabilities, from rainy winter to dry summer, by modifying their balance between water uptake and water loss and modulating their growth activity (ORSHAN, 1986, DE LILLIS and FONTANELLA, 1992).

The accumulation of carbohydrates in the leaf tissue during the dry period could play a role in the construction of mechanical structures (OECHEL and LAWRENCE, 1981 ; MOONEY, 1983) and in osmotic adjustments, thus favouring a reduction of leaf water potential and maintaining an adequate level of cell hydration (SALLEO and LO GULLO, 1985)

Resistance to drought of Mediterranean species implies substantial seasonal as well as

*Dipartimento Biologia Vegetale Università « La Sapienza », P.le A. Moro 5, 00185 Roma, Italia

diurnal changes of their osmotic and pressure potential (CALKIN and PEARCY, 1984), since they have to face both long-term and short-term water stress (SALLEO and LO GULLO, 1985). The rapid and wide changes of water potential that these species are likely to experience on a diurnal time scale could be the most critical factor in their water balance (TYREE, 1976 ; TYREE and KARAMANOS, 1980), in that they may lead to xylem cavitation (LEVITT, 1980 ; SALLEO and LO GULLO, 1985).

Generally, response to drought also implies structural adaptations such as xeromorphism (OPENHEIMER, 1960 ; KILLIAN and LEMMEE, 1956). Sclerophylly is an aspect of xeromorphism and has been also considered as crucial for the survival of plants growing in environments characterized by summer drought. In early ecological studies describing the physiognomy of the Mediterranean vegetation, sclerophyllous species were regarded as a homogeneous group and sclerophylly was used to illustrate the evolutionary convergence of Mediterranean-type ecosystems (SHIMPER, 1903 ; MOONEY and CODY, 1977 ; SPECHT, 1969). However, it is possible to recognize many different growth forms within this group such as broad-leaved and narrow-leaved species. This heterogeneity promotes the complex structure of Mediterranean communities (ORSCHAN, 1986).

Sclerophyllous species were also considered as a functionally homogeneous group, in that they were thought to adopt the same drought-resistance strategy (LEVITT, 1980 ; SALLEO and LO GULLO, 1985). More recent ecophysiological investigations, however, have shown that water relation patterns may be different even in morphologically convergent species

(SALLEO and LO GULLO, 1988).

Sclerophylls also exhibit noticeable differences with respect to the origin of the individual taxa (RAVEN, 1973). Indeed physiological adaptations of sclerophyllous species were discussed with respect to their origin by LARCHER (1981) who emphasized that *Quercus ilex*, that is a climax species along the northern costs of Mediterranean Basin, shows a higher resistance to freeze than to drought stress. Moreover, KYRIAKOPOULOS and RICHTER (1991) discussed the desiccation tolerance of *Quercus ilex* as related to its evolutionary origin as an Arcto-Tertiary element of the Mediterranean flora.

The aim of the present paper was to study water relation parameters of some broad-leaved and narrow-leaved evergreen species growing in the Mediterranean area, in terms of their functional adaptations. The question asked is whether different growth forms under the same environmental pressure are functionally convergent as well as whether a possible link exists between growth rhythms and water relations has been focused.

STUDY AREA AND METHODS

The present study was conducted on the vegetation of the consolidated dunes of the Castelporziano estate near Rome (Italy). The area is characterized by a Mediterranean type bioclimate (figure 1). Data were collected on three sclerophyllous evergreen species: *Phillyrea latifolia* L., *Arbutus unedo* L. (broad-leaved), and *Erica multiflora* L. (narrow-leaved).

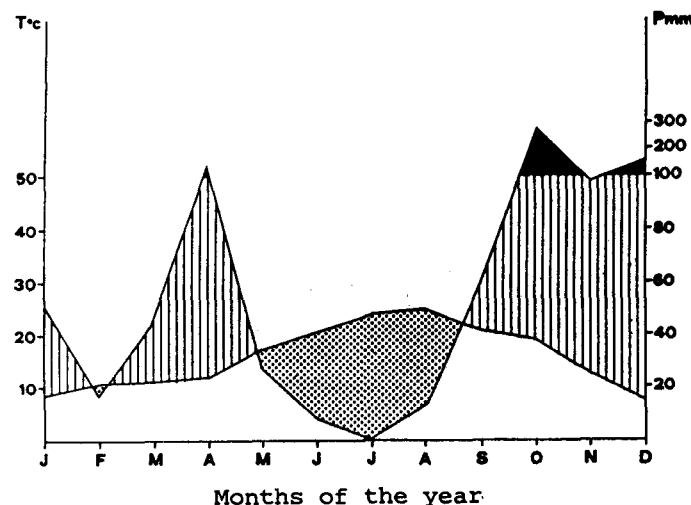


Figure 1.- Climatic diagram (WALTER and LIETH, 1967) from the climatic station Roma-Castelporziano. Data of 1989, 1990.

The study started in January 1989 and continued till June 1990. Samples from three individual plants of each species were collected and the different phenomorphological phases were recorded, with monthly observations from November to March and twice monthly observations from April to September. In particular, the following data were recorded: shoot growth, leaf-fall (if any), the beginning and end-time of flowering (i.e. presence of buds, flowers in full bloom and dry flowers), and fruit growth and maturation (DE LILLIS and FONTANELLA, 1992).

The following parameters were measured in May on one-year-old leaves, in July on one-month (*Phillyrea latifolia*, *Arbutus unedo*) and four-month-old leaves (*Erica multiflora*) and in September on leaves two-month-older with respect to those measured in July:

- measurements of the degree of sclerophylly (DS) were made in July, September 1989 and May 1990; this parameter was calculated as the ratio of leaf dry weight to leaf surface (COWLING and CAMPBELL, 1983) on 30 leaves at the same stage of development in three different individual plants of each species;

- leaf water potential (Ψ_1) was measured in a field laboratory using a Scholander pressure bomb. Measurements were checked every two hours, from early morning till sunset, during three days in July, September and May. At the same time, leaf resistance (R) to water vapour diffusion of ten leaves of each individual plants was measured by Automatic Porometer MK3 (Delta-T Devices, Cambridge U.K.). Calibration was repeated in the field every two hours. Leaf resistance of *Erica multiflora* was measured as mean value of few leaves (10 to 14) on the top of twigs; the few leaves were clamped in the cup avoiding any overlapping;

- measurements of water potential isotherms of all the species were made on five twigs collected in the field in July, September and May. Twigs of *P. latifolia* and *A. unedo* had 3-4 fully expanded leaves.

Measurements of water potential isotherms of *Erica multiflora* needed a previous preparation of twigs: in July only four-month-old leaves were left on twigs as older leaves had been cut away from the bottom about 15 days earlier. In September, just six-month-old leaves were used and in May leaves from the top and bottom of twigs were cut in order to have only one-year-old leaves attached to the twigs. The measurement of water potential isotherms enabled calculation of

the leaf weight-averaged turgor pressure (Pt) and the bulk modulus of elasticity ϵ_{\max} (CHEUNG, TYREE and DAINY 1975; 1976; TYREE 1981; TYREE and JARVIS, 1982) using the Hammel's method (TYREE and HAMMEL, 1972; SALLESO 1983; LO GULLO, SALLESO and ROSSO, 1986), as well as measurements of the osmotic potential (π) between the two reference points of full turgor (at $\Psi_1=0$) and null turgor (at Pt=0) (TYREE, CHEUNG, MACGREGOR and TALBOT, 1978). Twigs were cut off under distilled water and transferred to the nearby laboratory where they were hydrated to near the maximum turgor, in the darkness under a plastic bag (Ψ_1 was about -0.02 MPa). All measurements were made at about 20° C;

- statistical analysis were performed: mean values \pm standard error of the measured parameter were calculated. Significant differences in the daily trends of Ψ_1 and R were evaluated using t test ($p < 0.05$); Ψ_1 and R values taken early in the morning were compared to those taken later on.

RESULTS

The phenomorphological sequences of the three species under study are shown in figure 2. *P. latifolia* grew during spring and very early summer (from mid-May to mid-July) and during autumn (from the end of October to the end of November). New leaves formed in May on dolycoblasts and brachiblasts reached maturity in approximately four weeks and did not fall during the two following years. During the period of study no flowering was observed.

A. unedo grew in the spring (from the beginning of May to the mid-June). Mature leaves fall from the beginning to mid-July; this corresponded to the end of their one year lifespan. In autumn a second, less-marked, growth period was observed, starting in October and ending at the beginning of December. This corresponded to the end of the period of maturation of the fruit as formed during the preceding year. Fruit growth began in December and lasted the entire following year.

E. multiflora started to grow in the first half of March. At first, only a few dolycoblasts grew; later (in May), all the main branches of the plant were growing. At the end of May the growth stopped until October. In this second period, the growth rate was less than in the spring. Flowers were produced abundantly in October and November. Fruit growth started in October and continued until the end of December.

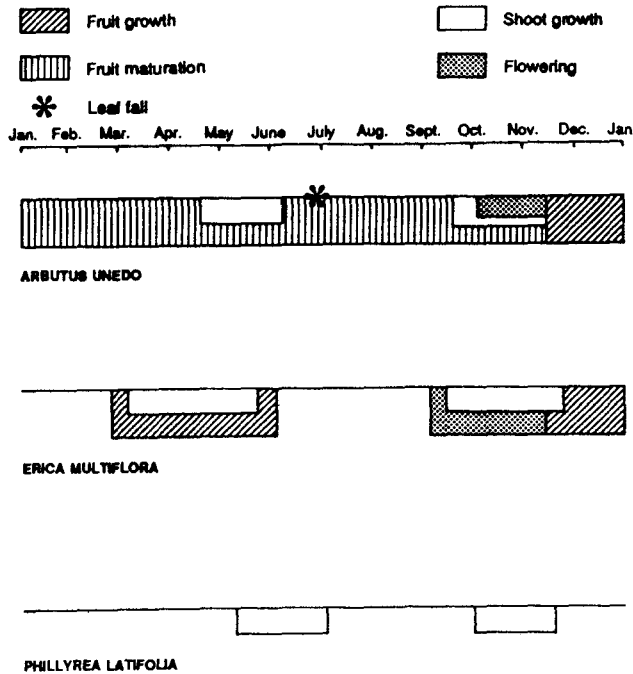
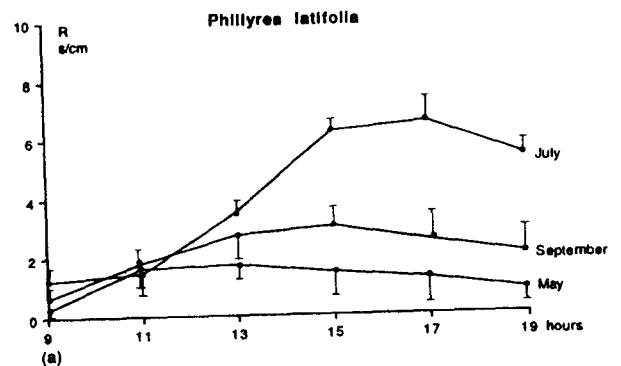
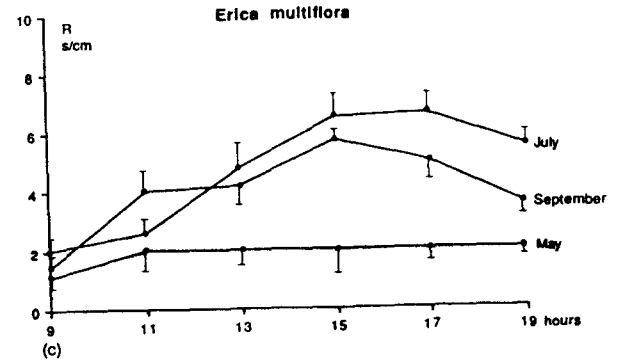
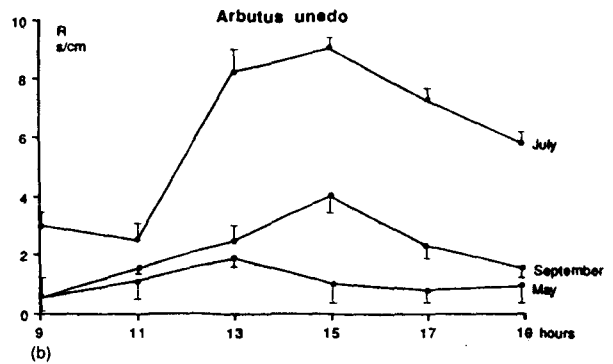
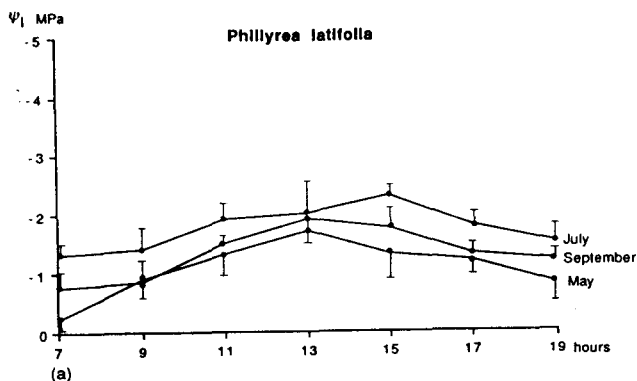
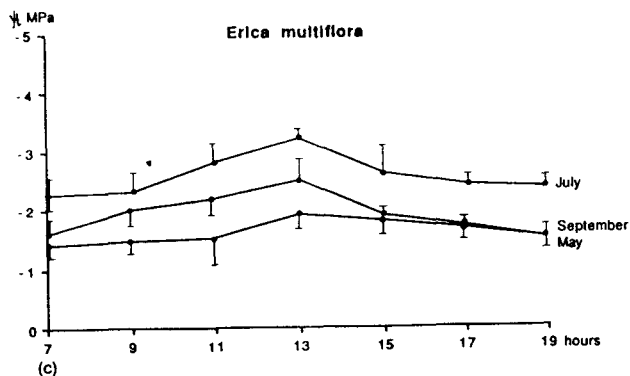
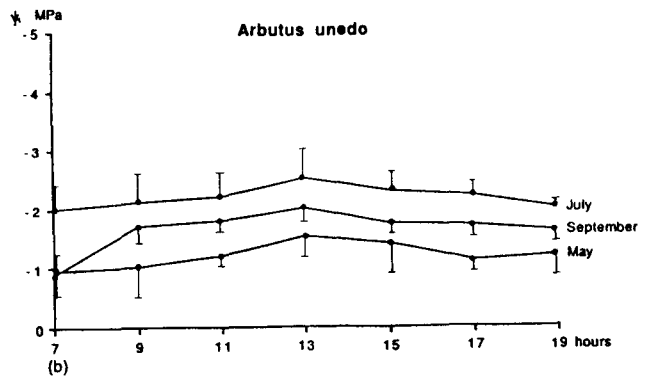


Figure 2.- Phenological sequences observed in the species studied

Leaf resistance to water vapor diffusion (R) was measured during both the period of highest water availability (May) and the period of severest drought (July and September). Diurnal changes of leaf resistance measured on all the three species in May were very small and not significant (figures 3a,b,c). In contrast they become significant ($p < 0.05$) in summer (July and September) from the early morning to the afternoon. Maximum values of R were recorded between 13.00 and 15.00 p.m. in all the three species studied. In *A. unedo* and *P. latifolia* R values as recorded in September were, on average, higher than those recorded in May but lower than in July. In *E. multiflora* by contrast, R values as recorded in September were close to those recorded in July. As expected, leaf water potential (Ψ_1) varied according R , both on a diurnal and on a seasonal time scale (figures 4a,b,c). The very large increase of R in *A. unedo* measured in July, with respect to May (9.6 s/cm, 2 s/cm respectively), corresponded to a small decrease in the water potential value $\Psi_{1\text{min}}$ (-1.2 MPa, -2.3 MPa) in the same period (figure 4b); daily changes of Ψ_1 measured in the three periods were not significant. Similar effects were noted in *P. latifolia* and *E. multiflora* (figures 4a,c); though significant differences of Ψ_1 were measured from early morning to midday. The diurnal closure of stomata leading to the increase of leaf resistance restricted the Ψ_1 seasonal changes to about 1 MPa or less.



Figures 3a, b, c.- Changes of leaf resistance (R) to water vapour from spring (May) to late summer (July, September) in the three species under study. Mean values are given \pm standard error. Significant differences ($p < 0.05$) were measured between early morning (9 a.m.) and afternoon (13 p.m.).



Figures 4a, b, c.- Variations of leaf water potential (Ψ_l) from spring (May) to late summer (July, September) measured in the species under study. Mean values are given \pm standard error. Significant differences ($p < 0.05$) were measured in May and July between 7 a.m. and 13 p.m. in *P. latifolia*. Significant differences ($p < 0.05$) were also measured in July between 7 a.m. and 15 p.m. in *E. multiflora*.

The leaf water potential isotherms measured in July, September and May and related to various levels of symplasmic water loss (figures 5,6,7 ; table 1) showed that :

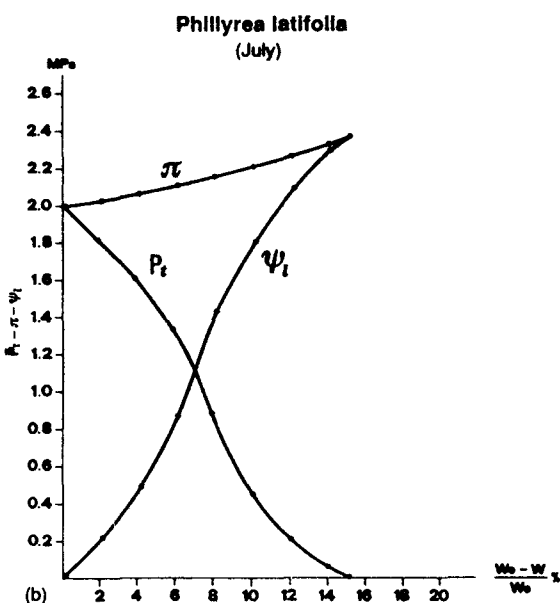
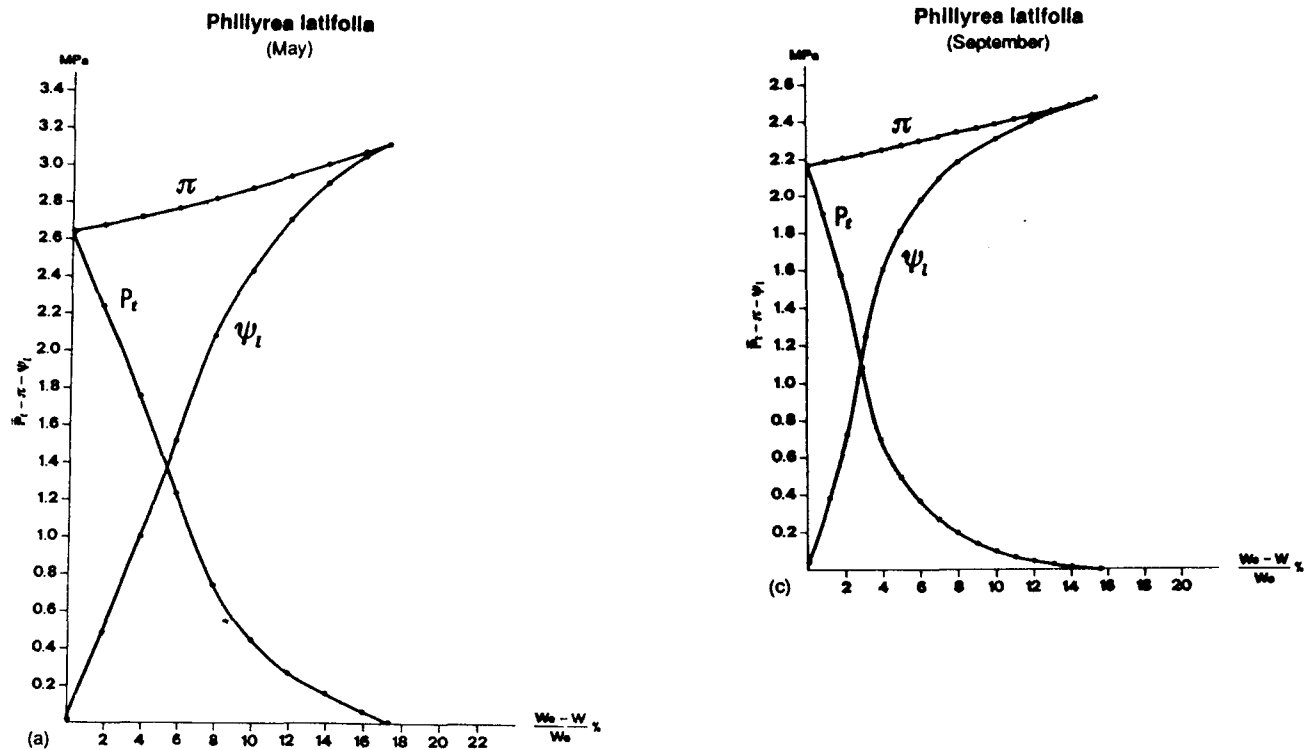
In *Phillyrea latifolia* symplasmic water loss changed between 17% and 15.5 % from May to July (figures 5 c,a) ; osmotic potential (π_p) reached its minimum value in May (-3.10 MPa) at the turgor loss point. During summer π_p did not exceed -2.40 MPa (July). π_o tended to increase from spring to summer (from -2.65 MPa to -2.20 MPa).

In *Arbutus unedo* (figures 6c,a) symplasmic water loss changed between 15% and 18% from May to September. Osmotic potential (π_p) reached the minimum in May (-3.10 MPa) as *P. latifolia* did. π_o showed a very small decrease from May to September (from -2.40 MPa to -2.30 MPa).

In *Erica multiflora* (figures 7 a,b,c) symplasmic water loss was quite similar in the three periods of study (21% in May, 19%, 19.5% in July and September respectively). π_p peaked in July (-3.20 MPa) and was very similar in May and September (-2.30 MPa ; -2.37 MPa respectively).

If the Ψ_1 values at the turgor loss point (Ψ_{t1p}) are considered, it appears that *Arbutus unedo* and *Erica multiflora* showed surprisingly constant WI values in May and September (table 1) ; by contrast, *Phillyrea latifolia* showed lower Ψ_{t1p} values in May than in July and September. The comparison of the Ψ_{t1p} values with the minimum diurnal Ψ_{min} values (table 1, figure 5) shows that the *Arbutus unedo* leaves reached the turgor loss point in July ($\Psi_{t1p} = -2.5$ MPa) as well as those of *Erica multiflora* ($\Psi_{t1p} = -3.2$ MPa) and also *Phillyrea latifolia* ($\Psi_{t1p} = -2.4$ MPa).

Some seasonal changes were measured in the modulus of elasticity (ϵ) of the cell walls (table 1). July 1989 values of ϵ_{max} were : 26.2 MPa (*Phillyrea latifolia*), 32.39 MPa (*Arbutus unedo*), and 23.61 MPa (*Erica multiflora*) when leaves were just two to three month old and they had not yet reached the maximum ϵ value despite having reached full expansion. In September, the values of ϵ_{max} increased further (46.9 MPa in *Phillyrea latifolia*, 36.5 MPa in *Arbutus unedo*, 30.3 MPa in *Erica multiflora*) and eventually reached the highest values. In fact, in May 1990, one year-old leaves had an ϵ_{max} of 42.4 MPa (*Phillyrea latifolia*), 36.4 MPa (*Arbutus unedo*), and 29.9 MPa (*Erica multiflora*). ϵ_{max} changes parallel the increase in the level of leaf sclerophylly (DS) ; the May and September values were similar, while July DS values are



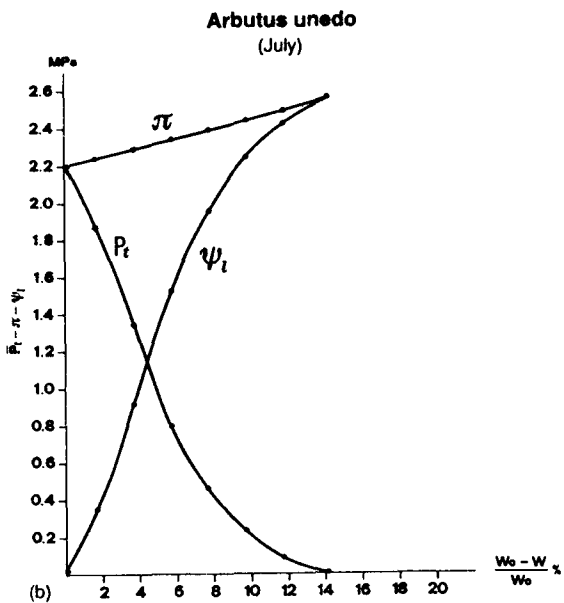
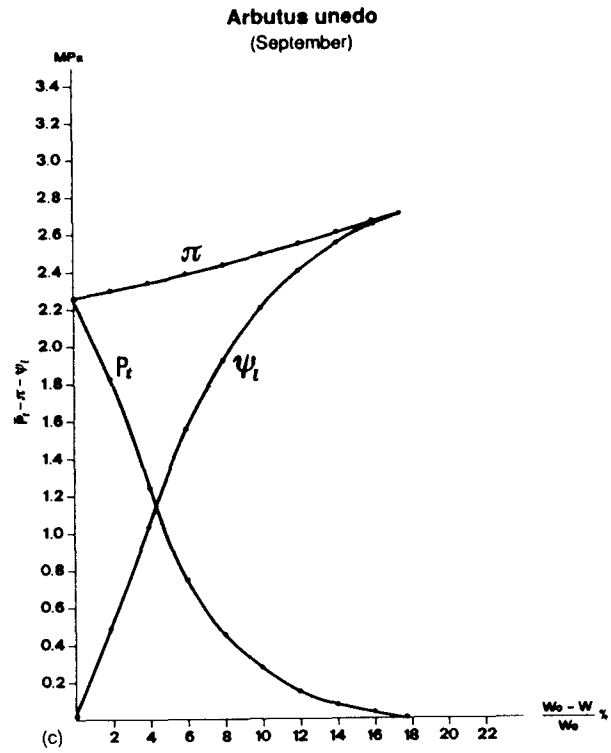
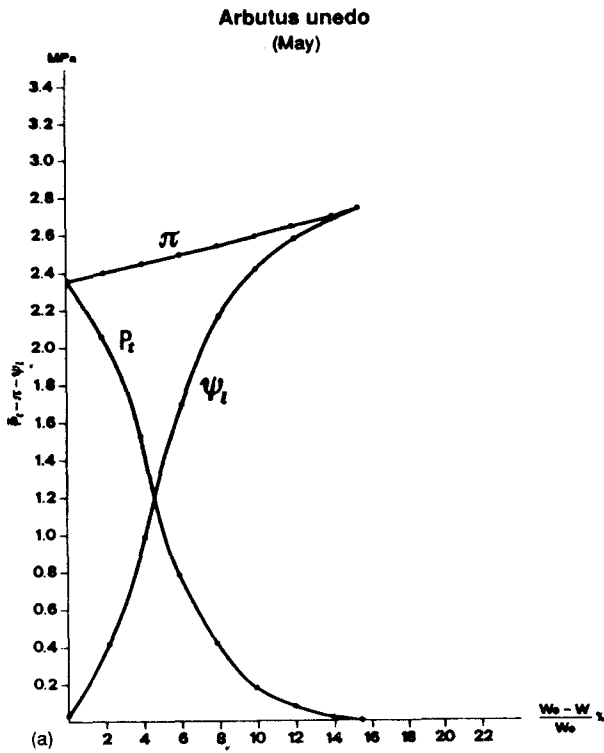
Figures 5a,b,c.- Hoeffler diagrams relating symplasmic water loss to turgor pressure (P_t), osmotic potential (π) and net water potential (Ψ_1) in leaves of *Phillyrea latifolia*.

lower in all the three species studied (table 1).

On the basis of these results some differences in the drought response could be outlined :

1) In July, daily changes of Ψ_1 (figure 4a) of *Phillyrea latifolia* were close to 50% ; this variation appeared to be balanced by a strong increase of R during the warmest hours of the day. This allowed the species to stay under the turgor loss point. In May, although daily changes of Ψ_1 were noticeable (from -0,3 Mpa at 7 a.m. to -1.65 at 1 p.m.), R remained low during all the day. The drop of Ψ_1 min was made possible by : a) more negative π_0 (-2.65 MPa in May, -2.0 MPa in July) and by strong increase in ϵ_{max} , (from 26,4 MPa in July to 42,4 Mpa in the following May), i.e. in July an ϵ_{max} value was reached, of about 70% size with respect to that of one-year old leaves. The rigid walls required only a small loss of symplasmic water (15.5% in July and 17% in May, table 1, figures 5 a,b,c) for lowering water potential quickly and substantially.

2) The small changes of Ψ_1 min (figure 6 b) of *A. unedo* as measured in July (-2.3 MPa at midday, -2 Mpa at early morning) were allowed by the high leaf R (figure 3 b) values (3 s/cm at 09.00 a.m., 9.5 s/cm at 15.00 p.m.). This suggests that young leaves undergo stomata closure at midday ; moreover, they almost reached the turgor loss point at that time (Ψ_1 min = -2.4 MPa and Ψ_{1pt} = -2.55 MPa).



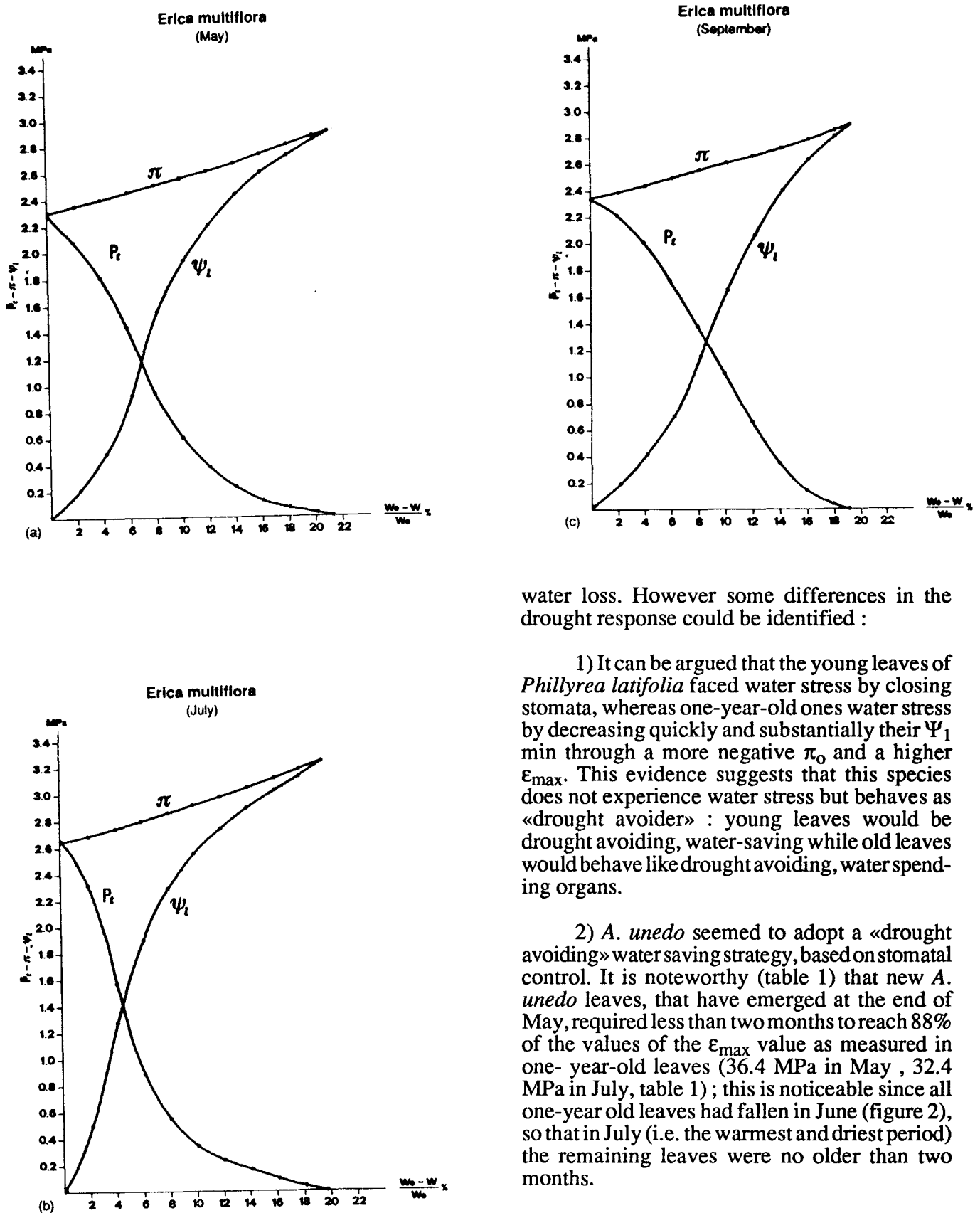
3) *Erica multiflora* behave differently. Even if this species showed a high leaf resistance (figure 3c) in July ($R=6.4$ s/cm), leaf water potential decreased consistently from May to July (-1.7 MPa and 3.2 MPa respectively (figure 5c). The decrease of Ψ_1 min was not related to osmoregulation, since π_0 was more or less constant during time (table 1, figures 7a,b,c).

DISCUSSION

It is known that Mediterranean species show morphological modifications, one of which is sclerophylly : a thickening of the cuticle, a noticeable development of the palisade, an increase in transpiring area (WALTER, 1973 ; MAGNUM SHIELDS, 1950 ; NOBS, 1963). In addition they show a series of functional responses that confer a degree of resistance to aridity (LEVITT, 1980; LOGULLO and SALLEO, 1988 ; SALLEO and LO GULLO, 1990). All the three species studied are «true sclerophylls» according COWLING and CAMPBELL (1983) - although the broad-leaved have a higher degree of sclerophylly than the ericoid species (table 1)- yet they are different by the means with which they face aridity.

Figures 6a,b,c.- Hoefler diagrams relating symplasmic water loss to turgor pressure (P_t) and osmotic potential (π) and net water potential (Ψ_1) in leaves of *Arbutus unedo*

All three species showed an increased leaf resistance at increasing summer aridity (figures 3a,b,c). They passed from a period of sufficient water supply and absence of stomatal control (May) to the arid season implying the control of



Figures 7a,b,c.- Hoefler diagrams relating symplasmic water loss to turgor pressure (P_t) and osmotic potential (π) and net water potential (ψ_l) in leaves of *Erica multiflora*.

water loss. However some differences in the drought response could be identified :

1) It can be argued that the young leaves of *Phillyrea latifolia* faced water stress by closing stomata, whereas one-year-old ones water stress by decreasing quickly and substantially their Ψ_1 min through a more negative π_0 and a higher ϵ_{max} . This evidence suggests that this species does not experience water stress but behaves as «drought avoider» : young leaves would be drought avoiding, water-saving while old leaves would behave like drought avoiding, water spending organs.

2) *A. unedo* seemed to adopt a «drought avoiding» water saving strategy, based on stomatal control. It is noteworthy (table 1) that new *A. unedo* leaves, that have emerged at the end of May, required less than two months to reach 88% of the values of the ϵ_{max} value as measured in one-year-old leaves (36.4 MPa in May, 32.4 MPa in July, table 1); this is noticeable since all one-year-old leaves had fallen in June (figure 2), so that in July (i.e. the warmest and driest period) the remaining leaves were no older than two months.

The drought avoiding strategy adopted by the two broad-leaved species, allow them growing until the middle of dry period (figures 1,2).

Even if ϵ_{max} increased during leaf development, as it did in the two broad-leaved species,

Table 1

Osmotic potential at full turgor (π_o) and null turgor (π_p) as calculated on the PV curves performed on each species ; symplasmic water loss at null turgor is also given. Changes in the bulk modulus of elasticity (ϵ_{max}) and degree of sclerophylly (DS) during the period of study are shown. Means are given \pm standard error.

OSMOTIC POTENTIAL AT FULL TURGOR AND NULL TURGOR (n = 4)						
		May	July	September		
<i>P. latifolia</i>	π_o	MPa	2.65 \pm 0.110	-2.00 \pm 0.040	-2.20 \pm 0.036	
	π_p	"	-3.10 \pm 0.770	-2.40 \pm 0.062	-2.50 \pm 0.024	
<i>A. unedo</i>	π_o	MPa	-2.40 \pm 0.060	-2.20 \pm 0.075	-2.30 \pm 0.039	
	π_p	"	-3.10 \pm 0.080	-2.50 \pm 0.060	-2.80 \pm 0.049	
<i>E. multifl.</i>	π_o	MPa	-2,30 \pm 0.091	-2.65 \pm 0.055	-2.37 \pm 0.135	
	π_p	"	-2,90 \pm 0.111	-3,20 \pm 0.110	-2.90 \pm 0.050	
SYMPLASMIC WATER LOSS AT NULL TURGOR (n = 4)						
<i>P. latifolia</i>	$\frac{W_o-W}{W_o}$	%	17.0% \pm 1.50	15,5% \pm 1.60	15.0% \pm 1.04	
	"	"	15,8% \pm 1.35	13,5% \pm 1.55	18.0% \pm 0.48	
<i>A. unedo</i>	"	"	21.0% \pm 0.07	19,5% \pm 1.35	19.0% \pm 1.50	
<i>E. multifl.</i>	"	"				
WEIGHT-AVERAGED BULK MODULUS OF ELASTICITY (n = 4)						
<i>P. latifolia</i>	ϵ_{max}	MPa	42.4 \pm 1.64	26.4 \pm 1.06	46.9 \pm 1.06	
<i>A. unedo</i>	ϵ_{max}	MPa	36.4 \pm 1.06	32.4 \pm 1.6	36.5 \pm 0.92	
<i>E. multifl.</i>	ϵ_{max}	MPa	29.2 \pm 1.85	23.6 \pm 0.93	30.3 \pm 1.25	
DEGREE OF SCLEROPHYLLY (n = 10)						
<i>P. latifolia</i>	gdm ⁻²		2.30 \pm 0.04	1.30 \pm 0.08	2.40 \pm 0.07	
<i>A. unedo</i>	gdm ⁻²		1.48 \pm 0.08	1.41 \pm 0.07	1.64 \pm 0.09	
<i>E. multifl.</i>	gdm ⁻²		0.90 \pm 0.03	0.75 \pm 0.04	0.85 \pm 0.05	

it did not limit symplasmic water loss as *P. latifolia* and *A. unedo* did. It can be concluded that summer aridity does not elicit an adaptational response in terms of efficient control of water loss. This conclusion is supported by the phenological rhythm (figure 2) of *E. multiflora* that stopped growth as soon as aridity started (figure 1), at beginning of June and restarted growth at the first autumn rains.

It seems that *Erica multiflora* is better adapted to low temperature than the two broadleaved species, in fact the former starts growing at $\approx 11^\circ\text{C}$ (figure 1), whereas the latter species require the warmer temperature of May ($\approx 17^\circ\text{C}$).

The evolutionary responses to environ-

mental factors by the species studied can be also approached in terms of structure to function relationship in that :

a) the functional adaptation to drought of the two broadleaved species make them able to overcome the dry summer period even if a quite large transpiring surface is maintained ;

b) on the contrary, the functional response of *E. multiflora* to summer drought appears to be very poor ; even if balanced by its small transpiring surface.

Physiological adaptations of sclerophyllous species have also been discussed with respect to their origin. KYRIAKOPOULOS and RICHTER (1991) showed that *Q. ilex*, the climax species of

Mediterranean coasts, «shows some physiological feature out of phase, with the requirements of its summer dry habitat». The winter season with far better water supply is characterized by an increase in desiccation tolerance with respect to summer drought. This evidence would be in agreement with the derivation of *Q. ilex* from the Arcto-Tertiary flora, which underwent the thermal crisis of the Pleistocene, when temperatures were 5 to 10 °C lower than at present (PIGNATTI, 1978). Also LARCHER (1981) emphasized the increased winter desiccation tolerance of *Q. ilex* with respect to *Olea europaea*, a species with true tropical derivation.

The evidence reported in this study agrees only partly with this interesting hypothesis. In fact, *A. unedo* and *P. latifolia*, despite their cold-temperate and tropical origin, from the boreal hemisphere, appear functionally adapted to summer aridity, a relatively recent climatic condition of the Mediterranean region. On the contrary, the functional response of *E. multiflora* appears to be more influenced by its origin from oceanic and cold-montane habitats both in the Northern and Southern hemisphere. In fact, aside of the Mediterranean region this genus is still today largely diffused in cold and oceanic, oligotrophic environments (*Erica carnea*, *Erica tetralix*) where water deficit is not a relevant factor. This evidence agrees with CAMPBELL and WERGER'S (1988) results on fynbos vegetation in Southern Africa, where ericoid species distribution showed to depend more on nutrient rather than on water deficit.

REFERENCES

- CALKIN H. W. and PEARCY R. W. (1984). Leaf conductance and transpiration and water relations of evergreen and deciduous perennials co-occurring in a moist chaparral site. *Plant, cell and Environment*, 7 :339-346.
- CAMPBELL B.M. and WERGER M. (1988). Plant form in the mountains of the Cape, South Africa. *Journal of Ecology* 76, 637-53.
- CHEUNG Y.N.S., TYREE M.T. and DAINTY J. (1975). Water relations parameters on single leaves obtained in a pressure bomb and some ecological interpretations. *Canadian Journal of Botany* 53, 1342 - 1346.
- CHEUNG Y.N.S., TYREE M.T. and DAINTY J. (1976). Some possible sources of errors in determining bulk elastic moduli and other parameters from pressure - volume curves of shoots and leaves. *Canadian Journal of Botany* 54, 758-765.
- COWLING R. M. and CAMPBELL B. M. (1983). The definition of leaf consistence categories in the fynbos biome and their distribution along an altitudinal gradient in South Eastern Cape. *Journal of South African Botany* 49, 87-101.
- DE LILLIS M. and FONTANELLA A. (1992). Comparative phenology and growth in relation to water and nutrient use in the Mediterranean maquis. *Vegetatio* 99-100, 83-96.
- KILLIAN CH. and LEMEE G. (1956). Les Xérophytes : Leur économie d'eau. *In*: Encyclopedia of Plant Physiology 3, Von Ruhland, Berlin, Göttingen, Heidelberg : Springer, 787-824.
- KYRIAKOPOULOS E. and RICHTER H. (1991). Desiccation tolerance and osmotic parameters in detached leaves of *Quercus ilex* L. *Acta oecologica* (Paris) 12, 357-367.
- LARCHER W. (1981). Low temperature effects on Mediterranean sclerophylls : an unconventional viewpoint. pp. 259-266. *In* : Components of productivity of Mediterranean-climate regions-basic and applied aspects, Margaris N.S. and Mooney H.A. (Eds.). Dr.W. Junk Publishers, The Hague.
- LEVITT J. (1980). Responses of plants to environmental stresses. Vol. 2, Academic Press Inc., London.
- LO GULLO M.A., SALLEO S. and ROSSO R. (1986). Drought avoidance strategy in *Ceratonia siliqua* L., a mesomorphic - leaved tree in the xeric Mediterranean area. *Annals of Botany* (London) 58, 745-756.
- MAGNUM SHIELDS L. (1950). Leaf xeromorphy as related to physiological and structural influence. *The botanical Review* 16, 399-437.
- MOONEY H. A. and CODY J. Eds. (1977). Convergent evolution in Chile and California. Mediterranean climate ecosystems. Stroudsburg (Penn) : Dowden, Hutchinson and Ross.
- MOONEY H. A. (1983). Carbon gaining capacity and allocation patterns of Mediterranean climate plants. *In* : Mediterranean type Ecosystems. The role of nutrients, F. J. Kruger, D.T. Mitchell & J.V. Jarvis (eds) 103-119. Springer-Verlag, Berlin.

- NOBS M. A. (1963). Experimental studies on species relationships in «*Ceanothus*» Carnegie Institute Washington Publication 623, 1-94.
- OECHEL W.C. and LAWRENCE W. (1981). Carbon allocation and utilisation in : Miller (ed.) Resource use by chaparral and matorral. A comparison of vegetation in two Mediterranean type ecosystems. Springer, Berlin, Heidelberg, New York, pp.186.
- OPENHEIMER H. R. (1960). Adaptation to drought : Xerophytism, Arid zones Res XV, Plant Water relationships in arid and semiarid condition. Paris : Unesco, pp.105-138.
- ORSHAN G. (1986). Plant form as describing vegetation and expressing adaptation to environment. Annals of Botany (Roma) 44, 1-38.
- PIGNATTI S. (1978). Evolutionary trends in Mediterranean flora and vegetation. Vegetatio 37, 175-185.
- RAVEN P. H. (1973). The evolution of Mediterranean floras. pp. 213 - 224. In : Mediterranean type ecosystems, origin and structure F. di Castri and H. A. Mooney (Eds), Springer-Verlag, Berlin.
- SALLEO S. (1983). Water relations parameters of two Sicilian species of *Senecio* (Groundsel) measured by the pressure bomb technique. New Phytologist 95, 178-88.
- SALLEO S. and LO GULLO M. A. (1985). Hydraulic architecture of plant in the Mediterranean environment. Annals of Botany (Roma), 93, 83-100.
- SALLEO S. and LO GULLO M. A. (1988). Different strategies of drought resistance in three Mediterranean sclerophyllous trees growing in the same environmental conditions. New Phytologist, 108, 267-276.
- SALLEO S. and LO GULLO M. A. (1990). Sclerophylly and Plant Water Relations in three Mediterranean *Quercus* species. Annals of Botany (London) 65, 3, 259-271.
- SHIMPER A. F. W. (1903). Plant geography upon a physiological basis. Clarendon Press. Oxford.
- SHULZE E. D. (1982). Plant life forms and their Carbon, water and nutrient relation. In : Encyclopedia of Plant Physiology, Lange O. L., Nobel P. S., Osmond C. B. and Ziegler H. (eds.) 128, 646-652.
- SPECHT R. L. (1969). A comparison of the sclerophyllous vegetation characteristic of Mediterranean type climates in France, California, and Southern Australia. Dry matter, energy and nutrient accumulation. Australian Journal of Botany 17 : 293-308.
- TYREE M. T. and HAMMEL H. T. (1972). The measurement of the turgor pressure and water relations of plants by pressure bomb technique. Journal of Experimental Botany 23, 367-282.
- TYREE M. T. (1976). Physical parameters of the soil-plant atmosphere system : breeding for drought resistance characteristics that might improve wood yield. In : Tree Physiology and Yield improvement. Cannel M.G.R. and Last F.T. eds., pp. 329-348. Academic Press, London.
- TYREE M. T., CHEUNG Y.N.S., MACGREGOR M.E. and TALBOT A.J.B. (1978). The characteristics of seasonal and ontogenic changes in the tissue - water relations of «*Acer*, *Populus*, *Tsuga* and *Picea*». Canadian Journal of Botany 56, 635-647.
- TYREE M. T. and KARAMANOS A. J. (1980). Water stress as an ecological factor. In : Plants and their Atmospheric Environment, Grace J., Ford E. D. and Jarvis P. G. (eds.) 237-261, Blackwell, Oxford.
- TYREE M. T. (1981). The relationship between the bulk of elasticity of a complex tissue and the mean modulus of its cells. Annals of Botany (London) 47, 547-559.
- TYREE M. T. and JARVIS P. G. (1982). Water in tissues and cells. In : Encyclopedia of Plant Physiology, new series. 12 B, Pison A. and Zimmerman M.H. (eds), pp. 35-77. Springer Verlag, Berlin.
- WALTER H. and LIETH H. (1967). Klimadiagramm-Weltatlas. WEB Gustav Fischer, Jena.
- WALTER H. (1973). Vegetation of the earth. Vol.15. Springer Verlag.

ACKNOWLEDGEMENTS

We are in debt to Prof. S. Salleo from Messina University for valuable discussion and critical readings of an early draft.

Curva de dispersión de semillas por hormigas en *Euphorbia characias* L. y *Euphorbia nicaeensis* All. (Euphorbiaceae)

Seed dispersal curve by ants in *Euphorbia characias* L. and *Euphorbia nicaeensis* All. (Euphorbiaceae)

Crisanto GÓMEZ* y Xavier ESPADALER**

RESUMEN

Se describe la curva de dispersión de semillas de *Euphorbia characias* y *Euphorbia nicaeensis* generadas por hormigas en biotopos de vegetación esclerófila del NE de la península ibérica. Se comparan los datos con los conocidos para el hemisferio sur (Sudáfrica y Australia); la mayor densidad de nidos de especies dispersantes en la zona estudiada puede explicar las diferencias halladas.

PALABRAS CLAVE : *Euphorbia characias*, *Euphorbia nicaeensis*, semillas, curva de dispersión, mirmecocoria

RÉSUMÉ

La dispersion des graines d'*Euphorbia characias* et d'*E. nicaeensis* par les fourmis dans deux biotopes à végétation sclérophylle du NE de la péninsule ibérique est illustrée par des courbes. Les distances moyennes (SD ; nombre de données, localité) obtenues pour deux années sont similaires : 1.34 m (1.07 ; n=141 ; Collserola 1993), 0.97 (1.49 ; n=140 ; Collserola 1994) et 0.87 (0.11 ; n=60 ; Sant Daniel 1993). Ces distances moyennes sont plus courtes que celles publiées pour l'hémisphère sud (Australie et Afrique du Sud). Les différences peuvent s'expliquer par la densité des nids, plus élevée dans les biotopes ibériques étudiés.

MOTS-CLÉS : *Euphorbia characias*, *Euphorbia nicaeensis*, graines, courbe de dispersion, myrmecochorie

SUMMARY

Euphorbia characias and *E. nicaeensis* seed dispersal curves generated by ants are studied. Means (SD ; sample size ; locality) for two years at two sites (NE Iberian Peninsula) are similar : 1.34 m (1.07 ; n=141 ; Collserola 1993), 0.97 m (1.49 ; n=140 ; Collserola 1994) and 0.87 m (0.11 ; n=60 ; Sant Daniel 1993). Data from the two study sites show shorter distances than published data of dispersal curves from southern hemisphere (Australia and South Africa). This difference could be explained by the higher density of nests of dispersing ants at the two study sites.

KEY WORDS : *Euphorbia characias*, *Euphorbia nicaeensis*, seed, dispersal curve, myrmecochory

* Departament de Ciències Ambientals. Universitat de Girona.
Plaça Hospital, 6. 17071 Girona. Espagne

**C.R.E.A.F. Universitat Autònoma de Barcelona.
08193 Bellaterra. Espagne

INTRODUCCIÓN

La mirmecocoria es un sistema de dispersión de semillas por hormigas, conocido en diferentes zonas del mundo y al que se le atribuye diversos beneficios potenciales para las plantas así dispersadas (BEATTIE, 1983). Aunque la mirmecocoria se conoce desde principios de siglo en los bosques templados del hemisferio Norte (SERNANDER, 1906), la mayor concentración de especies mirmecócoras se encuentra en zonas de vegetación esclerófila del sur de Australia (BERG, 1975 ; RICE & WESTOBY, 1981) y en la región florística capense de Sudáfrica (BOND & SLINGSBY, 1983 ; MILEWSKI & BOND, 1982).

Dentro de los beneficios potenciales que la dispersión de semillas por hormigas puede ofrecer a las plantas se ha propuesto la distancia de dispersión (ANDERSEN, 1988), aunque de modo genérico y sin concretar en que aspecto (germinación, supervivencia) puede influir aquella distancia. Hasta esta propuesta, la distancia no se había considerado como posible beneficio debido a que las distancias a las que son transportadas las semillas son muy cortas en comparación con las generadas por los otros grandes grupos animales dispersantes de semillas, las aves y los mamíferos, y que son de uno a cuatro órdenes de magnitud superiores (JANZEN *et al.*, 1976 ; VANDER WALL & BALDA, 1977 ; STAPANIAN & SMITH, 1978 ; HOLTHUIJZEN & SHARIK, 1985 ; HAYASHIDA, 1989). El 95% de las distancias registradas en todo el mundo por mirmecocoria son menores de 11 metros (en prep.) aunque en algunos casos se han registrado distancias excepcionalmente grandes : SERNANDER (1906) midió distancias entre 15 y 70 metros ; DAVIDSON & MORTON (1981) registraron un transporte de 77 m ; y SMITH (1989) transportes de 50 m en habitats urbanos.

Los diferentes métodos de dispersión pueden producir distancias medias de dispersión similares, por lo que en principio es interesante conocer la distancia media de dispersión proporcionada por las hormigas en un habitat concreto. Pero más informativo es explorar la forma de la distribución de frecuencias de estas distancias, la llamada curva de dispersión (WESTOBY *et al.*, 1982 ; GREEN, 1983 ; ANDERSEN, 1988). Ambos parámetros, distancia media y curva de dispersión, están fuertemente influenciados por la densidad de nidos de especies dispersantes y por su distribución, por el grado de actividad de las hormigas implicadas y por su territorialidad (ANDERSEN, 1988). A pesar de los aspectos interesantes de este tema para entender la dinámica del reclutamiento en especies

vegetales, existen pocos trabajos en los que se analicen curvas de dispersión generadas por mirmecocoria. En el presente trabajo se ofrecen los primeros datos conocidos de ambos parámetros para biotopos de vegetación esclerófila en la zona mediterránea. En concreto se estudia : a) la media de distancias y la curva de dispersión generada por hormigas y b) se compara los resultados obtenidos con los conocidos para zonas de vegetación esclerófila australiana (AULD, 1986 ; ANDERSEN, 1988 ; YEATON & BOND, 1991 ; HUGHES & WESTOBY, 1992) y del fynbos sudafricano (SLINGSBY & BOND, 1985 ; BOND *et al.*, 1991).

MATERIAL Y MÉTODOS

Zonas de estudio

El trabajo se realizó en el Parque de Collserola, un área protegida cercana a Barcelona, NE España (41°25'N, 2°6'E ; altitud 315 m) en un lugar llamado Can Llavallol en 1993 y 1994. El lugar está situado en una pendiente orientada al Este. El clima es mediterráneo, con 620 mm de lluvia anuales ; las temperaturas medias mensuales tienen un pico en Agosto (22.6° C) y un mínimo en Enero (7.1° C ; datos del periodo 1914-1991). La zona de estudio es un campo abandonado que no se cultiva desde hace doce años, bordeado por un bosque mixto de *Pinus pinea*, *Pinus halepensis* y *Quercus ilex* con sotobosque de *Rhamnus alaternus*, *Rosa* sp., *Pistacia lentiscus*, *Hedera helix*, *Ruscus aculeatus* y *Smilax aspera*. El claro consta de una pendiente de 30° y 1788 m² que se continúa por un llano de 638 m². La vegetación en el claro corresponde a una comunidad de *Inulo-Oryzopsietum miliaceae* Bolós, 1962.

Euphorbia characias L. (Euphorbiaceae) es la especie utilizada en Can Llavallol. Es una planta mirmecócora mediterránea (SERNANDER, 1906 ; BAIGES *et al.*, 1991) cuyas semillas presentan una carúncula con función de eleosoma consistente que no pierde atraktividad para las hormigas dispersantes aunque no se conserve a bajas temperaturas (obs. per.). La presencia del eleosoma, que es consumido por las hormigas, es necesaria para que pueda darse este mutualismo.

La segunda zona de estudio está localizada en el valle de Sant Daniel, situado a 100 Km. al norte de la primera zona, cercano a Girona, NE España (41°59'N, 2°50'E ; altitud 90 m.). Las observaciones se realizaron en el verano de 1993. El lugar está situado en una pendiente suave orientada al Sudeste, ocupando una superficie de

388 m². El clima es mediterráneo, con 806 mm de lluvia anuales (datos del período 1914-1974). La temperatura media anual es de 14.8° C, con un mínimo de 7.2° C en Enero y un pico en Julio de 23.3° C. La vegetación es una comunidad herbácea de *Rosmarino-Lithospermetum* Bolós, 1962, con *Rosmarinus officinalis*, *Lithospermum fruticosum*, *Santolina chamaecyparissus*, *Euphorbia nicaeensis*, *Aphyllanthes monspeliensis* y *Pistacia lentiscus*. En esta segunda zona de estudio la especie utilizada fue *Euphorbia nicaeensis* All. (Euphorbiaceae), especie mirmecócora (SERNANDER, 1906) presente en la zona. Todas las observaciones se realizaron donde los individuos maduros de *E. characias* y *E. nicaeensis* estaban presentes.

Hormigas dispersantes y distancia de dispersión

Las hormigas implicadas en el transporte se detectaron ofreciendo semillas de *E. characias* obtenidas de la población de la zona y de otra población situada a 1 km de distancia en la primera zona de estudio; las de *E. nicaeensis* procedían de la misma zona de estudio en el valle de Sant Daniel. Las semillas se obtuvieron a partir de la dehiscencia de cápsulas en laboratorio. Los registros se realizaron colocando en el suelo 4 semillas en las esquinas de un cuadrado imaginario de 7 cm de lado. Cada vez que una hormiga encontraba una de las semillas colocadas en el cuadrado y presentaba una respuesta de transporte era seguida hasta donde la transportaba. Se anotó la especie de hormiga, la distancia y lugar donde se había transportado (no siempre el nido). Sólo se tuvo en cuenta los datos de semillas que se pudieron seguir durante todo el proceso. Los puntos donde se colocaron los grupos de semillas siguieron un proceso aleatorio de elección, desarrollándose las experiencias durante tres días de la primera quincena de Julio (1993), ya finalizado prácticamente el periodo de dehiscencia en Collserola y durante dos días de Junio (1994), ya empezado el periodo de dehiscencia. Las observaciones con *E. nicaeensis* se realizaron en la segunda quincena de Julio de 1993, durante la época de dehiscencia de ésta especie en el valle de Sant Daniel. La observación diaria se realizó desde las 7h 30' hasta las 19h 30', hora local. Los datos fueron analizados con pruebas no paramétricas ya que no siguen una distribución normal.

Densidad de nidos

La densidad de nidos de hormigas dispersantes fue estimada por conteo directo de todos los nidos de *Aphaenogaster senilis* y de dos especies de *Messor*, en ambas zonas de estudio.

Los nidos de *A. senilis* se detectaron siguiendo a obreras que volvían al nido u ofreciendo semillas a las forrajeadoras y siguiéndolas hasta el nido; los nidos de *Messor* se localizaron siguiendo las pistas de campeo y los basureros externos que rodean la entrada del nido. Los nidos de *Pheidole pallidula* y *Tapinoma nigerrimum* se estimaron a partir de cuatro transectos de 20 m de longitud y 2 m de ancho (160 m²) y de 51 círculos de 2 m de diámetro centrados en individuos de *E. characias* (160 m²). Estos dos sistemas se utilizaron para evaluar posibles diferencias en la densidad de nidos bajo plantas de *E. characias* y en zonas abiertas. Las zonas de sombra y luz influyen la distribución de los nidos de *Pheidole* y *Tapinoma* a pequeña escala (obs. per.). Los nidos de *Pheidole pallidula* y *Tapinoma nigerrimum* en el valle de Sant Daniel se estimaron a partir de dos transectos de 15 m de longitud y 2 m de ancho (60 m²).

RESULTADOS

Hormigas involucradas en el transporte

Se encontraron cinco especies de hormigas como agentes dispersantes de semillas de *E. characias* y *E. nicaeensis* (tabla 1). Dos de ellas son granívoras: *Messor barbarus* y *Messor bouvieri*. *Aphaenogaster senilis*, especie omnívora, presenta una respuesta ambigua ante las semillas ya que hay individuos que transportan rápidamente al nido las semillas encontradas y otros individuos que las transportan lejos del nido si éstas son ofrecidas cerca de la entrada del nido. Los transportes que se registraron fueron los del primer tipo, transporte hacia el nido. *A. senilis*, tras manipular la semilla en el interior del nido y arrancar el eleosoma, saca la semilla y la deposita en el basurero exterior, a 15-30 cm de la entrada del nido. El efecto de este nuevo microhabitat para la semilla y la respuesta bivalente hacia las semillas están siendo estudiadas. *Tapinoma nigerrimum*, especie que se alimenta básicamente de excreciones de áfidos y de néctar y *Pheidole pallidula*, omnívora, transportan las semillas al interior del nido y las abandonan en las galerías tras manipular el eleosoma; estos nuevos microhábitats parecen ser buenos lugares de germinación ya que se han observado plántulas de *E. characias* en nidos abandonados de estas especies.

Los datos de semillas transportadas por *Messor* se han incluido, aunque con ciertas reservas. Algunos autores han sugerido que el efecto de especies granívoras puede llegar a ser beneficioso para algunas plantas (RISSING, 1986; NOWAK *et al.*, 1990). No creemos que en

Tabla 1

Especies de hormigas dispersantes de semillas de *Euphorbia characias* en Collserola y *Euphorbia nicaeensis* en el valle de Sant Daniel (NE España). Datos de Julio 1993 y Junio de 1994. Porcentaje de transportes realizados por cada especie (n=número de transportes). Los datos de *Messor barbarus* y *Messor bouvieri* no se diferencian ; la totalidad de los transportes corresponden a *M. barbarus* que es mucho más abundante en la zona de estudio.

Ants dispersing seeds of *Euphorbia characias* at Collserola and *Euphorbia nicaeensis* at Sant Daniel valley (NE Spain). Data from July 1993 and June 1994. Percentage of transports per species (n=sample size) from which we have dispersal distance data. Data from *Messor barbarus* and *Messor bouvieri* are collapsed ; all transports belong to *M. barbarus*, much more common at the study site.

Especies de hormigas	Collserola 1993 (n=141)	Collserola 1994 (n=140)	St. Daniel 1993 (n=60)
<i>Messor barbarus</i> + <i>Messor bouvieri</i>	17 %	28 %	12 %
<i>Aphaenogaster senilis</i>	52 %	11 %	33 %
<i>Pheidole pallidula</i>	18 %	41 %	50 %
<i>Tapinoma nigerrimum</i>	13 %	20 %	5 %

el caso concreto de *E. characias* y *E. nicaeensis* sea aplicable este efecto ya que se analizó el basurero de 9 nidos de *Messor* y se encontraron dos semillas intactas y 185 semillas comidas. De todos modos en este trabajo contemplamos el concepto de distancia desligado, en principio, del de adecuación o no del nido como lugar de germinación.

Distancias de dispersión

Un total de 341 transportes de semillas ofrecidas a hormigas fueron registrados ; 141 transportes en Collserola 1993, 140 en Collserola 1994 y 60 en Sant Daniel 1993. Los valores obtenidos son del mismo orden de magnitud que los hallados para otros lugares de vegetación esclerófila (tabla 2). Las distancias medias de dispersión fueron de 1.34 m (rango 0.09-4.94 m) en Collserola 1993, de 0.97 m (rango 0.02-9.40 m) en Collserola 1994 y 0.87 m (rango 0.06-3.93 m) en Sant Daniel 1993. Las medianas de las distancias de dispersión fueron de 1.12 m, 0.48 m y 0.52 m para Collserola 1993, Collserola 1994 y Sant Daniel 1993 respectivamente. Las distancias de dispersión obtenidas para Collserola 1993 son mayores que para Collserola 1994 y Sant Daniel 1993 (test U de Mann-Whitney, $p < 0.001$). En Collserola las especies que transportan distancias mayores (*M. barbarus*, media 1993= 1.78 m, media 1994= 2.22 m y *A. senilis* media 1993= 1.71 m, media 1994= 1.31 m) realizaron más transportes en 1993 (69%

del total del muestras) que en 1994 (39%). *M. barbarus* fue la especie que realizó todos los transportes registrados ya que su presencia en la zona es abrumadoramente superior a *M. bouvieri*. El número de transportes de las especies que dispersan a cortas distancias (*P. pallidula*, media 1993= 0.42 m, media 1994= 0.25 m y *T. nigerrimum*, media 1993= 0.64 m, media 1994= 0.54 m) fue mayor en 1994 (61%) mientras que la aportación al total de transportes de 1993 por ambas especies fue del 31% (tabla 1, tabla 3). En el valle de Sant Daniel las especies que transportan distancias mayores fueron las mismas que en Collserola (*M. barbarus*, media= 0.74 m y *A. senilis*, media= 1.65 m), y realizaron el 45% de los transportes. Las especies que dispersan a distancias cortas (*P. pallidula*, media=0.43 m y *T. nigerrimum*, media=0.29 m), realizaron el 55% de los transportes (tabla 1, tabla 3).

La distribución de frecuencias de las distancias de dispersión (curvas de dispersión) de los muestreos presentan un pico a cortas distancias ; en la curva de Collserola 1993, entre las clases 0.5-1.0 m, en la de Collserola 1994 entre 0-0.50 m y entre 0-0.50 m en Sant Daniel 1993, y presentan una cola que en Collserola 1994 se extiende más allá de 9 m (figura 1). Las curvas de Collserola 1994 y Sant Daniel 1993 son diferentes de la curva de Collserola 1993 (test Kolmogorov-Smirnov ; $D=0.273$ y $D=0.271$ respectivamente, $p < 0.01$).

Tabla 2

Distancias medias (m) y medianas de dispersión realizadas por las especies de hormigas dispersantes en distintas zonas de vegetación esclerófila. Otros autores dan valores en forma de distancia máxima : Berg (1975), hasta 1 m ; Gill (1985), hasta 2 m ; Davidson y Morton (1981), hasta 77 m.

Seed dispersal distances (m) by ants from different zones with sclerophyllous vegetation. Mean, median, standard deviation, sample size, range and reference. Less detailed data are from Berg (1975), up to 1 m, Gill (1985), up to 2 m and Davidson & Morton (1981), up to 77 m.

	Media	Mediana	SD	N	Rango	Referencia
Australia	0.54	—	—	190	0-5.00	Auld 1986
Australia	2.10	1.50	—	96	0.4-10.9	Andersen 1988
Australia	1.14	—	1.06	197	0.06-11	Hughes y Westoby 1992
Sudáfrica	2.52	1.70	2.27	61	0.31-9.84	Slingsby y Bond 1985
Sudáfrica	1.30	—	—	35	1.20-8.30	Yeaton y Bond 1991 ; Bond <i>et al.</i> , 1991
Collserola 1993	1.34	1.12	1.07	141	0.09-4.94	Presente trabajo
Collserola 1994	0.97	0.48	1.49	140	0.02-9.40	Presente trabajo
St. Daniel 1993	0.87	0.52	0.11	60	0.06-3.93	Presente trabajo

Tabla 3

Distancias de dispersión de semillas observadas en cada una de las especies dispersantes, separadas por muestreos, Julio 1993 y Junio 1994.

Dispersal distances (m ; mean, median, sample size and range) of *Euphorbia characias* and *Euphorbia nicaensis* seeds and ant species involved. Data from July 1993 and June 1994.

	Hormigas	Media	Mediana	N	Rango
Collserola 1993	<i>Messor barbarus</i>	1.78	1.55	24	0.15-4.10
	<i>A. senilis</i>	1.71	1.74	73	0.30-4.94
	<i>P. pallidula</i>	0.42	0.30	26	0.09-1.00
	<i>T. nigerrimum</i>	0.64	0.55	18	0.15-1.63
1994	<i>Messor barbarus</i>	2.22	1.24	39	0.44-9.40
	<i>A. senilis</i>	1.31	1.36	15	0.34-3.18
	<i>P. pallidula</i>	0.25	0.19	58	0.02-1.05
	<i>T. nigerrimum</i>	0.54	0.38	28	0.05-1.14
St. Daniel 1993	<i>Messor barbarus</i>	0.74	0.60	7	0.33-1.38
	<i>A. senilis</i>	1.65	1.30	20	0.46-3.93
	<i>P. pallidula</i>	0.43	0.31	30	0.10-1.91
	<i>T. nigerrimum</i>	0.29	0.19	3	0.06-0.62

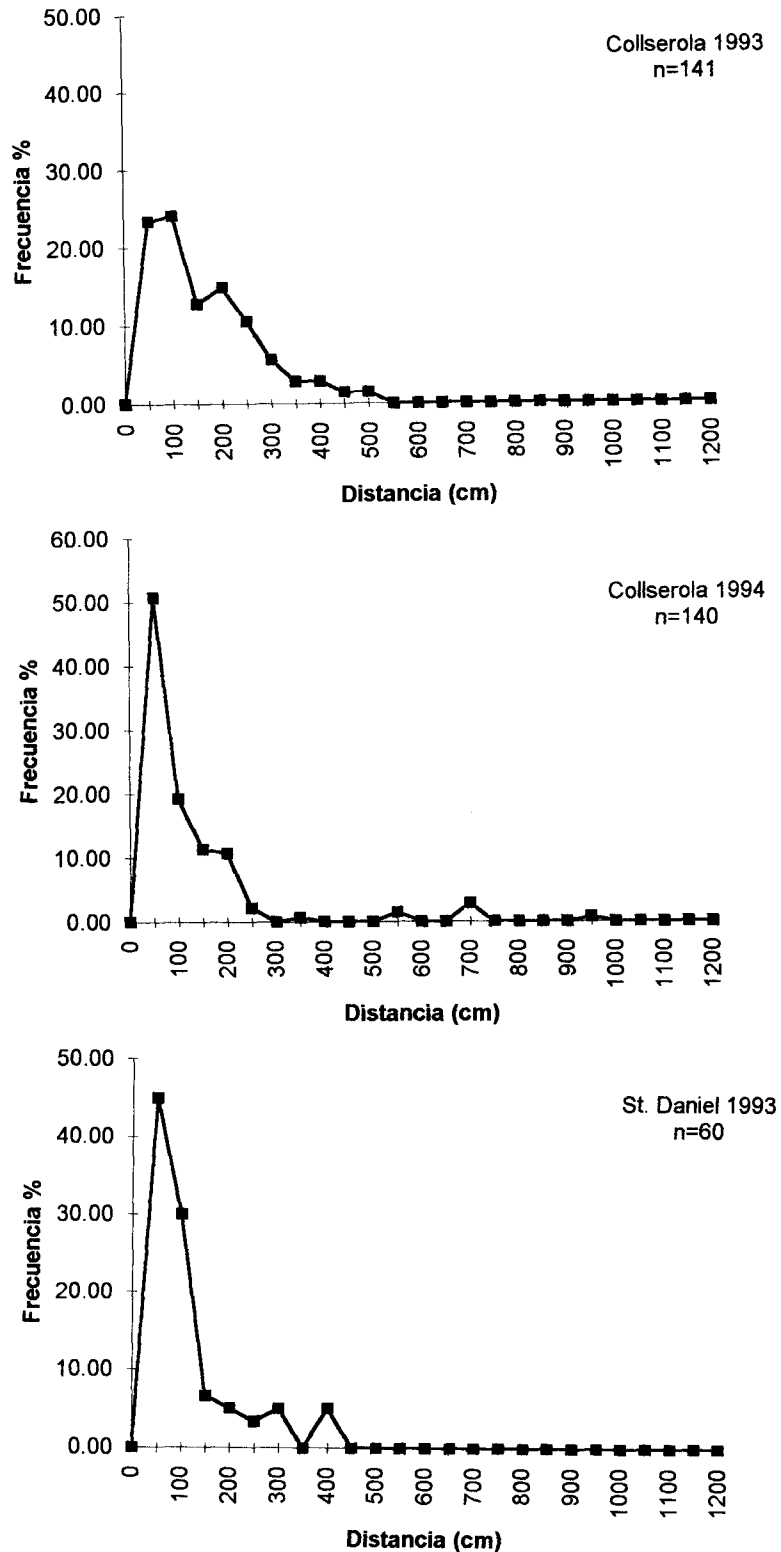


Figura 1.- Distribución de frecuencias de las distancias de dispersión de semillas de *E. characias* en Can Llavallol, Collserola y *E. nicaeensis* en el valle de Sant Daniel por hormigas (curva de dispersión). Los datos corresponden a los dos muestreos de Collserola (Julio 1993, Junio 1994) y de Sant Daniel (Julio 1993) realizados en la época de dehiscencia de estas especies mirmecócoras.

Figure 1.- Myrmecochorous seed dispersal curve of *Euphorbia characias* at Can Llavallol, Collserola and *Euphorbia nicaeensis* at St.Daniel valley (NE Iberian Peninsula). Data from Collserola (July 1993, June 1994) and data from St.Daniel (July 1993) were obtained during the dehiscence of plants.

Densidad de nidos

En Collserola se contabilizó un total de 485 nidos de las especies dispersantes por conteo directo de los nidos de *A. senilis* (131 nidos, 5.39 nidos en 100 m²) y de las dos especies de *Messor* (44 nidos, 1.81 nidos en 100 m²) y los valores estimados de nidos de *P. pallidula* (197 nidos, 8.12 nidos en 100 m²) y *T. nigerrimum* (113 nidos, 4.6 nidos en 100 m²). La densidad total de nidos de especies dispersantes en los 2426 m² es de 19.99 nidos en 100 m².

En el Valle de Sant Daniel, la densidad total de las especies dispersantes es de 20.62 nidos en 100 m², contabilizándose un total de 80 nidos de estas especies en los 388 m². Por conteo directo se encontraron 17 nidos de *A. senilis* (4.38 nidos en 100 m²) y 12 nidos de *M. barbarus* (3.09 nidos en 100 m²). Los valores estimados de nidos de *P. pallidula* y *T. nigerrimum* fueron 32 nidos (8.25 nidos en 100 m²) y 19 nidos (4.9 nidos en 100 m²) respectivamente.

DISCUSIÓN

Los datos obtenidos concuerdan con la imagen general de distancias de dispersión cortas (media Collserola 1993 = 1.34 m, media Collserola 1994 = 0.97 m y media Sant Daniel 1993 = 0.87 m). La comparación de nuestros datos con las tres curvas que conocemos de zonas de vegetación esclerófila publicadas (ANDERSEN, 1988 ; HUGHES & WESTOBY, 1992 ; SLINGSBY & BOND, 1985) da diferencias significativas (test Kolmogorov-Smirnov ; $p < 0.02$) con las tres. Tanto en Australia como en Sudáfrica las distancias registradas son mayores que las encontradas en Collserola y Sant Daniel (test Mann-Whitney ; $p < 0.001$). La distancia media obtenida por ANDERSEN (1988) fue de 2.1 m (rango=0.4-10.9 m) y una mediana de 1.5 m ; SLINGSBY & BOND (1985) obtienen una media de 2.52 m (rango=0.31-9.84 m) y una mediana de 1.70 m ; y HUGHES & WESTOBY (1992) una media de 1.14 m (rango=0.06-11 m). Otros trabajos no ofrecen el detalle necesario para establecer comparaciones y sus datos son globales. Si los tenemos en cuenta, el rango de las medias de distancias de dispersión por hormigas en zonas de vegetación esclerófila va de los 0.54 m (AULD, 1986) a los 2.52 m (SLINGSBY & BOND, 1985) y la distancia media global ponderada de todos los trabajos es de 1.23 m (rango=0.01-11.0 m ; $n=579$). Los datos de Mossop (1989) basados en 21 observaciones (media = 13,2 cm) supondrían una densidad de nidos mayor de 500 nidos -o entradas- por 100 m², a todas luces irreal por lo que no han sido tomados en cuenta.

La densidad de nidos y la composición de la comunidad de hormigas dispersantes afecta a la distancia media de dispersión y a la forma de la curva (ANDERSEN, 1988) de forma que distancias cortas implican densidades altas de nidos de hormigas dispersantes (SLINGSBY & BOND, 1985). La distancia media obtenida por ANDERSEN (1988) es de 2.1 m y una densidad de nidos -calculada a partir del mapa publicado- de 9 nidos en 100 m² ; en Collserola y Sant Daniel, una densidad superior -20 nidos/100 m²- conlleva la distancia media más corta encontrada. SLINGSBY & BOND (1985), y HUGHES & WESTOBY (1992) no dan datos de densidad de nidos. Evidentemente la densidad de nidos por sí sola no explica una curva de dispersión en su totalidad ya que la distribución física de los nidos puede modificar la relación entre densidad y distancia de dispersión. Así, p. ej. para una distribución agrupada de los nidos cabría esperar que se generasen largas distancias de dispersión aunque la densidad total de nidos fuese alta. La diferencia entre las curvas de Collserola 1994 y Collserola 1993 puede atribuirse a que el momento fenológico de ambos muestreos no es el mismo y, por tanto, los ritmos de actividad de las especies dispersantes son diferentes, especialmente el de *P. pallidula* que es muy sensible a variaciones de insolación.

Tres son las hipótesis generales propuestas para explicar la utilidad de dispersar las semillas (HOWE & SMALLWOOD, 1982). Aunque no son del todo mutuamente excluyentes, cada una de ellas ha sido apoyada o rechazada en grado variable por diferentes autores que han estudiado la mirmecocoria. La hipótesis del escape (**escape hypothesis**) se aplica si se puede demostrar mortalidad dependiente de la densidad, ya sea por predación, ataque de patógenos o competición con progenitores o con otras plántulas (O'DOWD & HAY, 1980 ; RISSING, 1986) ; la hipótesis de la colonización (**colonization hypothesis**) se aduce en los casos de ocupación de lugares favorables de germinación que son impredecibles en el tiempo y espacio ; en habitats estables la localización de lugares óptimos para germinar es prioritaria sobre conseguir distancias de dispersión grandes (ANDERSEN, 1988). Por último, la hipótesis de dispersión dirigida (**directed dispersal hypothesis**) se aplica cuando los agentes dispersantes llevan las semillas a puntos no aleatorios, adecuados para la germinación y crecimiento de las plántulas (CULVER, 1980). En el estado actual de conocimiento referido a *E. characias* y *E. nicaeensis* no podemos excluir claramente ninguna de ellas aunque la tercera pueda parecer la más pertinente. GREEN (1983) sugiere que cuando los lugares óptimos para germinar (**safe sites**) son poco comunes, la curva óptima de dispersión es aquella que presenta un máximo a cortas distancias

y una larga cola. Este tipo de curva es como el obtenido por ANDERSEN (1988), SLINGSBY & BOND (1985), HUGHES & WESTOBY (1992) y por nosotros en Collserola y Sant Daniel. No creemos que en la zona de estudio los **safe-sites**, en sentido general, sean poco comunes, pero para las plantas que dependen de la dispersión por hormigas para llegar a uno de estos lugares y tener una mayor probabilidad de supervivencia, el número de **safe-sites** se reduce drásticamente y probablemente se limiten estos lugares a las galerías o los basureros donde las hormigas depositan las semillas tras haberlas manipulado quitando el eleosoma. Una primera aproximación a este número sería de un orden de magnitud similar al de nidos, o sea de unos centenares.

Probablemente el máximo de las curvas se deba tanto a las especies que transportan las semillas a distancias cortas, como a las semillas que han sido transportadas al nido más próximo del punto original de dicho transporte, por cualquiera de las hormigas dispersantes. Se puede asumir que la probabilidad de que la semilla sea encontrada por la obrera de un cierto nido estará en relación inversa -entre otros factores- a la distancia a que se encuentre su nido de la semilla. La cola de la curva está generada por las hormigas que transportan las semillas a largas distancias y probablemente estas largas distancias no sean generadas por las obreras del nido más cercano. Este último aspecto está siendo estudiado actualmente.

AGRADECIMIENTOS

Nuestro agradecimiento a Josep Morera y a la familia Sangrà, por permitirnos realizar este estudio en sus propiedades. Gabriel Genové, Xavier Roig, David Suñer, Sandra Martínez y Jordi Sala colaboraron en las labores de campo. F. Lloret nos proporcionó bibliografía relevante. Este trabajo se ha realizado en el marco del proyecto PB91-0482, financiado por la DGICYT.

REFERENCIAS

- ANDERSEN, A. 1988. Dispersal distance as a benefit of myrmecochory. *Oecologia* **75** : 507-511.
- AULD, T. 1986. Population dynamics of the shrub *Acacia suaveolens* (Sm.) Wild. : dispersal and the dynamics of the soil seed bank. *Aust. J. Ecol.* **11** : 235-254.
- BAIGES, J.C., ESPADALER, X. & BLANCHÉ, C. 1991. Seed dispersal by ants in West Mediterranean *Euphorbia* species. *Bot. Chron.* **10** : 697-705.
- BEATTIE, A.J. 1983. Distribution of ant-dispersed plants. *Sonderb. Naturwiss. Ver. Hamburg* **7** : 249-270.
- BERG, R.Y. 1975. Myrmecochorous plants in Australia and their dispersal by ants. *Aust. J. Ecol.* **23** : 475-508.
- BOLÓS, O. de 1962. El paisaje vegetal barcelonés. Universidad de Barcelona. Barcelona.
- BOND, W.J. & SLINGSBY, P. 1983. Seed dispersal by ants in shrublands of the Cape Province and its evolutionary implications. *S. Afr. J. Sci.* **79** : 231-233.
- BOND, W.J., YEATON, R. & STOCK, W.D. 1991. Myrmecochory in Cape fynbos. In: C. HUXLEY & D. CUTLER (eds.). *Ant-Plant interactions*. Oxford Univ. Press, pp. 449-462.
- CULVER, D.C. 1980. The fate of *Viola* seeds dispersed by ants. *Am. J. Bot.* **67** : 710-714.
- DAVIDSON, D.W. & MORTON, S.R. 1981. Myrmecochory in some plants (F. Chenopodiaceae) of the Australian arid zone. *Oecologia* **50** : 357-366.
- GILL, M. 1985. *Acacia cyclops* G. Don (Leguminosae-Mimosaceae) in Australia : Distribution and dispersal. *Journal of the Royal Society of Western Australia* **67** : 59-65.
- GREEN, D. 1983. The efficacy of dispersal in relation to safe site density. *Oecologia* **56** : 356-358.
- HAYASHIDA, M. 1989. Seed dispersal by red squirrels and subsequent establishment of Korean pine. *Forest Ecol. Man.* **28** : 115-129.
- HOLTHUIJZEN, A.M.A. & SHARIK, T.L. 1985. The avian seed dispersal system of eastern red cedar (*Juniperus virginiana*). *Can. J. Bot.*, **63** : 1508-1515.
- HOWE, H.F. & SMALLWOOD, J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **13** : 201-228.
- HUGHES, L. & WESTOBY, M. 1992. Fate of seeds adapted for dispersal by ants in Australia sclerophyll vegetation. *Ecology* **73** : 1285-1299.

- JANZEN, D.H., MILLER, G.A., HACKFORTH-JONES, J., POND, C.M., HOOPER, K. & JANOS, D.P. 1976. Two Costa Rican bat-generated seed shadows of *Andira inermis* (Leguminosae). *Ecology*, **57** : 1068-1075.
- MILEVSKY, A.W. & BOND, W.J. 1982. Convergence of myrmecochory in mediterranean Australia and South Africa. In : R.C. BUCKLEY (ed.). Ant-Plant interactions in Australia. Junk Press, The Hague, pp. 89-98.
- MOSSOP, M.K. 1989. Comparison of seed removal by ant in vegetation on fertile and infertile soils. *Aust. J. Ecol.* **14** : 367-374.
- NOWAK, R.S., NOWAK, C.L., DEROCHER, T., COLE, N. & JONES, M.A. 1990. Prevalence of *Oryzopsis hymenoides* near harvester ant mounds : indirect facilitation by ants. *Oikos* **58** : 190-198.
- O'DOWD, D.J. & HAY, M.E. 1980. Mutualism between harvester ants and a desert ephemeral : escape from rodents. *Ecology* **61** : 531-540.
- RICE, B. & WESTOBY, M. 1981. Myrmecochory in sclerophyll vegetation of the West Head, NSW. *Aust. J. Ecol.* **6** : 291-298.
- RISSING, S.W. 1986. Indirect effects of granivory by harvester ants : plant species composition and reproductive increase near ant nests. *Oecologia* **68** : 231-234.
- SERNANDER, R. 1906. Entwurf einer Monographie der europäischen Myrmekochoren. *Kungliga Svenska Vetenskapsakad. Handlingar* **41** : 1-410.
- SLINGSBY, P. & BOND, W.J. 1985. The influence of ants on the dispersal distance and seedling recruitment of *Leucospermum conocarpodendron* (L.) Bueck (Proteaceae). *S. Afr. J. Bot.* **51** : 30-34.
- SMITH, J.M.B. 1989. An example of ant-assisted plant invasion. *Aust. J. Ecol.* **14** : 247-250.
- STAPANIAN, M.A. & SMITH, C.C. 1978. A model for seed scatterhoarding : coevolution of fox squirrels and black walnuts. *Ecology*, **59** : 884-890.
- WESTOBY, M., RICE, B., SHELLEY, J.M. HAIG, D. & KOHEN, J.L. 1982. Plant's use of ants for dispersal at West Head, NSW. In : R.C. BUCKLEY (ed) Ant-Plant interactions in Australia. Junk Press, The Hague, pp. 75-87.
- VANDER WALL, S.B. & BALDA, R.P. 1977. Coadaptations of the Clark's nutcracker and the piñon pine for efficient seed harvest and dispersal. *Ecol. Monogr.*, **47** : 89-111.
- YEATON, R.I. & BOND, W.J. 1991. Competition between two shrub species : dispersal differences and fire promote coexistence. *Amer. Nat.* **138** : 328-341.
-

Risposta fotosintetica ed adattamenti morfologici fogliari di alcune specie arbustive sempreverdi, a variazioni microclimatiche

Photosynthetic response and morphological leaf adaptation to microclimate of some evergreen shrub species

Loretta GRATANI*

RIASSUNTO

Vengono presentati i risultati relativi alle variazioni morfologiche e fisiologiche delle foglie di alcune specie arbustive sclerofille del bosco sempreverde a *Quercus ilex* L. e della macchia mediterranea (Lazio, Italia), nel corso dell'anno ed in risposta al microclima. Variazioni dell'irradianza e del rapporto R/FR, determinano variazioni della superficie e dello spessore fogliare. Le foglie d'ombra, all'interno del bosco, contengono più clorofilla per unità di peso fresco rispetto a quelle presenti all'esterno del bosco.

I cambiamenti nell'attività fotosintetica sono condizionati soprattutto dalle variazioni del PAR, della temperatura dell'aria e dalla disponibilità idrica. Viene discussa la diversa capacità fotosintetica delle specie esaminate.

PAROLE CHIAVE : bosco sempreverde, macchia bassa, fotosintesi netta, morfologia fogliare

ABSTRACT

Leaf morphological and physiological properties of some evergreen sclerophyllous shrub species, occurring in the *Quercus ilex* L. evergreen forest and in the low maquis (Latium, Italy) are presented. The species modify their traits adapting themselves to the microclimatic changes. Leaf morphology varies with the variation of irradiance and R/FR ratio; coincident with decreasing leaf size leaf thickness increases. Leaves, inside the forest, contain more chlorophyll per fresh mass than leaves outside the forest and in the maquis.

Changes in carbon acquisition by leaves are affected by changes in light, air temperature and water availability. The photosynthetic capacity of the species is analyzed.

KEY WORDS : evergreen forest, low maquis, net photosynthesis, leaf morphology

RÉSUMÉ

L'Auteur présente les propriétés morphologiques et physiologiques des feuilles de quelques espèces arbustives sempervirentes des taillis à *Quercus ilex* et des maquis bas du Latium (Italie). Les espèces modifient leurs caractéristiques en s'adaptant aux changements microclimatiques. La morphologie des feuilles varie quand l'irradiation et le quotient R/FR augmentent. La diminution des dimensions des feuilles coïncide avec l'augmentation de leur épaisseur. Les feuilles situées à l'ombre contiennent plus de chlorophylle par poids frais que les feuilles de l'orée.

Les variations d'assimilation du carbone par les feuilles sont influencées par les modifications de luminosité, de température de l'air et de quantité d'eau disponible. La capacité photosynthétique des espèces est analysée.

MOTS-CLES : taillis sempervirent, maquis bas, photosynthèse nette, morphologie des feuilles

*Dipartimento di Biologia Vegetale, Università «La Sapienza»
P.le A. Moro 5, 00185 Roma

INTRODUZIONE

E' noto che le specie vegetali che raggiungono il maggior successo evolutivo in un determinato ambiente, sono quelle che riescono a sviluppare i meccanismi adattativi più appropriati (BJÖRKMAN & HOLMGREN, 1963). In tal senso le sclerofille sempreverdi sono il risultato dell'adattamento al clima mediterraneo (LARCHER, 1981). Lo sviluppo di adeguate strategie adattative permette infatti a queste specie di tollerare periodi di stress da aridità (MOONEY & DUNN, 1970; MOONEY *et al.* 1974; GIGON, 1979), mantenendo gli organi traspiranti. Le loro foglie presentano generalmente una ridotta superficie fogliare (PARSON *et al.*, 1981), sono rivestite da una spessa cuticola (MOONEY & DUNN, 1970) e possiedono un efficiente meccanismo di chiusura degli stomi (LARCHER, 1960; PARSON *et al.*, 1981). Le cellule del mesofillo hanno pareti cellulari inspessite e ricche di fibre, che conferiscono alla foglia una elevata consistenza (LOVELESS, 1962). Le sclerofille sempreverdi sono state descritte come specie ad alto costo e a lento profitto (COWLING & CAMPBELL, 1983), poichè la loro sopravvivenza è legata alla presenza di tessuti strutturali, metabolicamente dispendiosi, che consentono una maggiore resistenza all'aridità (MILLER, 1981; MOONEY & GULMON, 1982). Le foglie di queste specie, dunque, non solo devono essere in grado di superare il periodo di aridità, ma devono sopravvivere per un tempo sufficientemente lungo, affinché possa essere recuperata la notevole spesa in termini di carbonio, necessaria per la loro costruzione. Ciò viene realizzato attraverso il mantenimento di un'attività fotosintetica continua durante il corso dell'anno (BEYSCHLAG *et al.*, 1986).

In tale ambito, lo scopo della presente ricerca è stato quello di definire le variazioni morfologiche e funzionali delle foglie di alcune specie sempreverdi, al variare delle condizioni microclimatiche, in termini di morfologia fogliare e fotosintesi netta.

MATERIALI E METODI

Le ricerche sono state condotte all'interno della Tenuta presidenziale di Castelporziano (S-SW di Roma) in un aspetto a macchia bassa, all'interno e all'esterno del bosco sempreverde a *Quercus ilex* L. (GRATANI & MARINUCCI, 1985; GRATANI *et al.*, 1989; GRATANI *et al.* 1992).

Il clima è di tipo mediterraneo. La piovosità totale media annua è di 767 mm, la temperatura

media minima del mese più freddo (Gennaio) è di 3.4°C e la media massima del mese più caldo (Agosto) è di 30°C (media del periodo 1983-1993). La maggior parte delle precipitazioni è distribuita in autunno-inverno. La figura 1 mostra l'andamento mensile dell'umidità del suolo, nel corso del periodo Gennaio 1992 - Dicembre 1993. La figura 2 mostra il bilancio idrico del suolo nel corso dell'anno, calcolato per il periodo 1983-93 (THORNTHWAITE & MATHER, 1957). Si è stimata la capacità di ritenuta idrica del suolo (AWC) in base al contenuto percentuale di sabbia grossolana, limo e carbonio organico (SOIL CONSERVATION SERVICE U.S.D.A., 1951) (Tabelle 1) e tenendo conto della profondità del suolo (SALTER & WILLIAMS, 1967). Il diagramma mette in evidenza un deficit idrico di oltre tre mesi, da Giugno a Settembre, nella macchia. Nel bosco il periodo di aridità è più ridotto, grazie ad una maggiore riserva idrica, confermata dai valori di umidità (figura 1) e resa possibile da una tessitura più fine (Tabella 1) e da una maggiore profondità (100 cm e 50 cm rispettivamente; nel bosco e nella macchia). La figura 3 mostra l'andamento medio mensile delle precipitazioni totali e della temperatura media dell'aria, secondo BAGNOULS & GAUSSEN (1953), per il periodo 1983-1993, ed il diagramma di stress secondo MITRAKOS (1980), per lo stesso periodo. Quest'ultimo mette in evidenza uno stress invernale da freddo piuttosto modesto, ed uno stress estivo da aridità più accentuato nel mese di Luglio.

Tabella 1
Caratteristiche chimico-fisiche del suolo

	MACCHIA BASSA	BOSCO
pH	8	6.7
C organico (%)	0.1	2.4
Sabbia grossa (%)	0.10	5.9
Sabbia media (%)	7.45	24.2
Sabbia fine (%)	91.37	52.9
Limo (%)	1.08	7.0
Argilla (%)	0	10.0

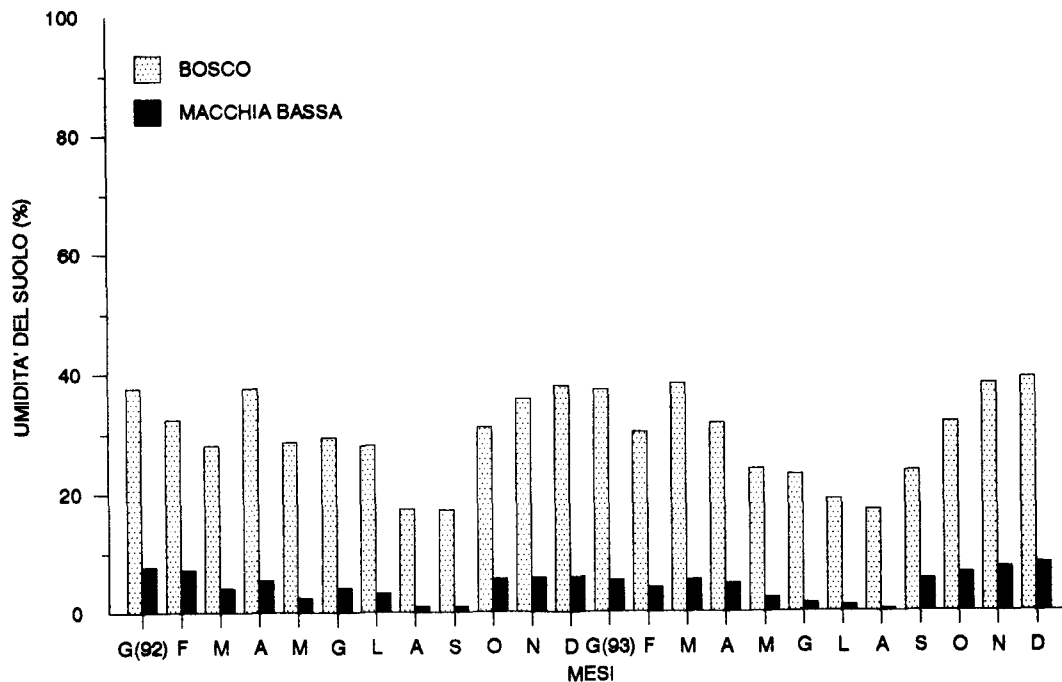


Figura 1.- Andamento dell'umidità del suolo per il periodo Gennaio 1992 - Dicembre 1993

Il campionamento è stato effettuato nel corso degli anni 1992-1993, su tre individui arbustivi di: *Quercus ilex* L., *Pistacia lentiscus* L. e *Phillyrea latifolia* L., presenti all'interno del bosco, all'esterno del bosco e nella macchia.

La fotosintesi netta è stata misurata su foglie intatte, mediante un analizzatore portatile a sistema aperto ADC-LCA, munito di una camera su cui è inserito un sensore di PAR (radiazione fotosinteticamente attiva, da 400 a 700 nm), direttamente a livello della foglia. Le misure sono state eseguite su foglie adulte (due anni), sempre fra le 11.30 e le 14.00, e nella stessa porzione esterna della chioma, su arbusti di 1.5 m di altezza. Per l'elaborazione è stato utilizzato il valore massimo di fotosintesi netta registrato ad ogni campionamento. Mensilmente è stato raccolto un campione di 50 foglie adulte, per determinare: la superficie fogliare, il peso secco, il grado di consistenza, il contenuto in clorofilla «a», «b», totale ed il rapporto a/b. La superficie fogliare è stata determinata mediante il Delta-T Image Analysis System. Il grado di consistenza è stato calcolato dal rapporto fra il peso secco e l'area fogliare (CAPPELLETTI, 1954). L'estrazione della clorofilla è stata effettuata utilizzando una soluzione acquosa contenente l'80% di acetone e la sua concentrazione determinata spettrofotometricamente (spettrofotometro Jasco, modello 7800), utilizzando le misure di densità ottica a 663 e 645 nm, in accordo con MACLACHLAN & ZALIK (1963).

In ciascun aspetto sono stati prelevati tre campioni di suolo alla profondità di 30 cm poi

omogenati, per la caratterizzazione chimico-fisica (Tabella 1), per determinare il grado di umidità ed il bilancio idrico.

Sono state eseguite misure microclimatiche nella fascia oraria 11-14, ad un metro dal suolo, all'interno del bosco, all'esterno del bosco e nella macchia bassa, in aree non coperte da vegetazione, nei giorni 22/6/1992, 24/7/1992, 9/9/1992, 18/11/1992 e 1/4/1993, in condizioni di cielo sereno. Per l'elaborazione sono stati utilizzati valori puntuali. L'intensità luminosa è stata misurata mediante il radiometro LI-185B Licor munito di un sensore Licor 2105 B photometric; l'energia radiante nelle bande spettrali del rosso (da 600 a 700 nm), rosso lontano (da 700 a 800 nm) e blu (da 400 a 500 nm), mediante il radiofotometro IL150 International Light; l'umidità e la temperatura dell'aria, mediante il termoigrometro HI8564 (Hanna Instruments).

RISULTATI E DISCUSSIONE

Le differenti condizioni microclimatiche a cui le stesse specie sono sottoposte negli ambienti considerati (Tabella 2), determinano cambiamenti nella morfologia e nella fisiologia delle foglie. Nel bosco, la densa copertura dello strato arboreo limita l'intensità luminosa a livello dello strato arbustivo, modificandone anche la composizione spettrale. Si osserva infatti, all'interno del bosco, una radiazione totale sempre molto bassa ed un rapporto R/FR inferiore ad 1; l'esterno è caratte-

Tabella 2

Microclima all'interno del bosco, all'esterno del bosco e nella macchia bassa
 T = Temperatura dell'aria ; H = Umidità dell'aria ; I = Irradianza totale ; R = Energia radiante
 nella banda spettrale del rosso ; FR = Energia radiante nella banda spettrale del rosso lontano ;
 R/FR = rapporto rosso/rosso lontano.

DATE DI CAMPIONAMENTO		T (°C)	H (%)	I (W m ⁻²)	R (μW cm ⁻²)	FR (μW cm ⁻²)	R/FR
22 GIUGNO, 1992	INTERNO BOSCO	25.5	65	4	130	173	0.75
	ESTERNO BOSCO	32.8	53	623	6900	3000	2.30
	MACCHIA BASSA	32.0	58	790	8012	3920	2.04
24 LUGLIO	INTERNO BOSCO	27.8	68	11	138	160	0.86
	ESTERNO BOSCO	32.9	53	750	9200	5500	1.67
	MACCHIA BASSA	32.2	48	980	10800	7900	1.37
9 SETTEMBRE	INTERNO BOSCO	25.5	61	9	104	130	0.8
	ESTERNO BOSCO	29.0	49	650	6300	2200	2.86
	MACCHIA BASSA	28.0	54	680	6450	2600	2.48
18 NOVEMBRE	INTERNO BOSCO	11.6	74	4	65	80	0.81
	ESTERNO BOSCO	12.9	66	260	1955	1400	1.40
	MACCHIA BASSA	16.8	61	380	2010	1600	1.26
1 APRILE, 1993	INTERNO BOSCO	14.8	69	6	102	140	0.73
	ESTERNO BOSCO	20.6	59	525	5250	2280	2.30
	MACCHIA BASSA	19.0	59	600	5700	2450	2.33

Tabella 3

Valori medi annuali di superficie fogliare (S.F.), peso secco (P.S.), grado di consistenza (G.C.), clorofilla totale (Cl. a + b) e rapporto clorofilla a/b (Cl. a/b), per le specie esaminate all'interno del bosco, all'esterno del bosco e nella macchia bassa.

	S.F. (cm ²)	P.S. (mg)	G.C. (mg cm ⁻²)	Cl. (a+b) (mg g ⁻¹)	Cl. (a/b)
INTERNO BOSCO					
Q.ILEX	17.49	152	8.69	1.10	2.76
P.LENTISCUS	18.60	140	7.53	1.32	2.85
P.LATIFOLIA	7.56	65	8.60	1.48	2.79
ESTERNO BOSCO					
Q.ILEX	9.26	132	14.25	0.87	2.93
P.LENTISCUS	15.61	203	13.00	1.02	3.16
P.LATIFOLIA	5.52	71	12.86	1.07	3.17
MACCHIA BASSA					
Q.ILEX	6.87	135	19.65	0.46	2.80
P.LENTISCUS	10.96	202	18.43	0.57	2.81
P.LATIFOLIA	3.68	77	20.92	0.59	3.12

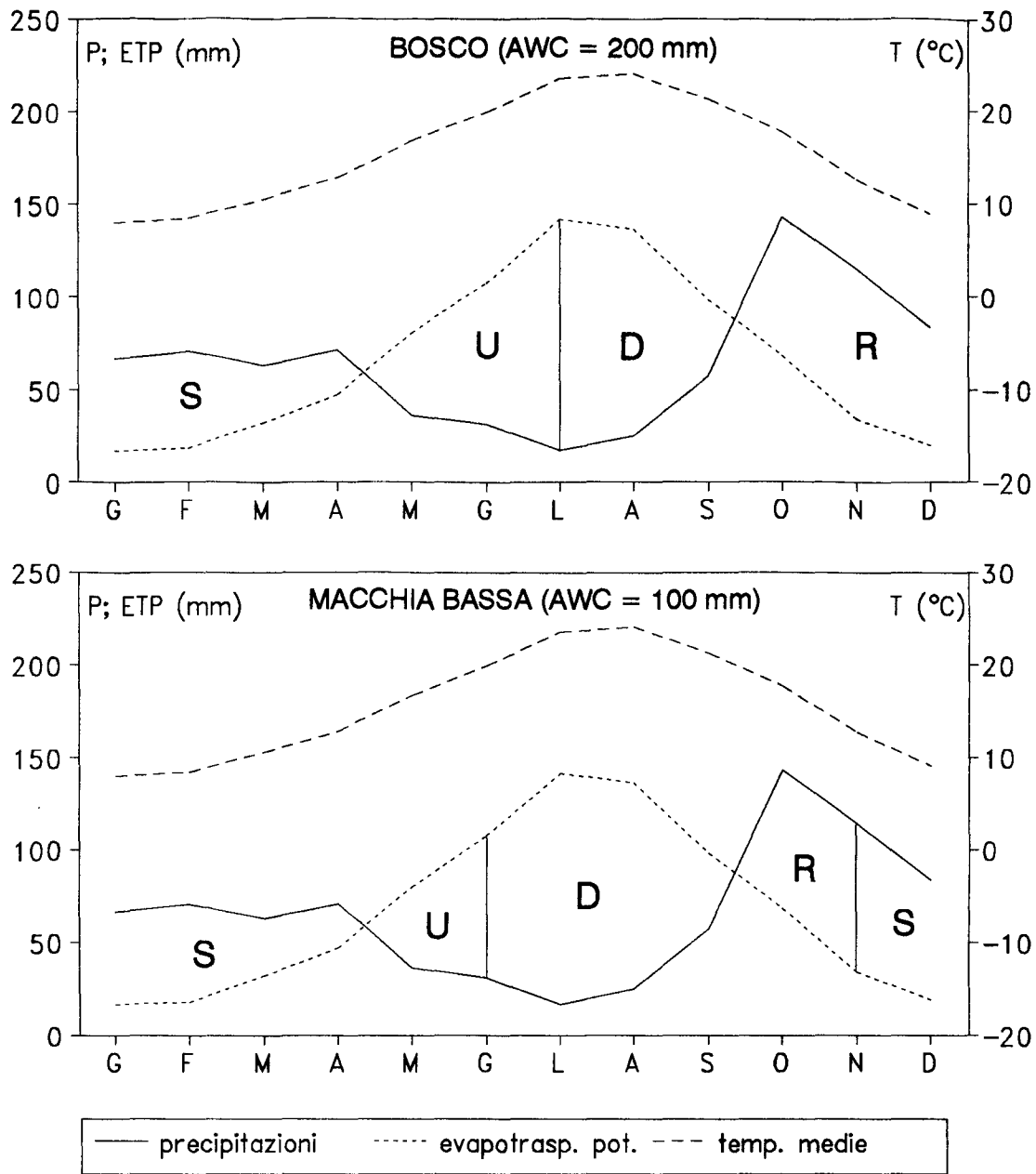


Figura 2.- Diagrammi del bilancio idrico del suolo secondo THORNTHWAITE e MATHER (1957), per il bosco e per la macchia.
 P = Precipitazioni totali ; ETP = Evapotraspirazione potenziale ; T = Temperatura media dell'aria ;
 AWC = Riserva idrica del suolo ; S = Surplus, afflusso meteorico in eccesso ; U = Utilizzazione,
 possibilità di utilizzazione della riserva idrica del suolo da parte della vegetazione ; D = Deficit,
 carenza idrica del suolo ; R = Ricarica, ricostituzione della riserva idrica del suolo.

rizzato da una maggiore radiazione ed un rapporto R/FR superiore.

Per quanto riguarda la morfologia fogliare, dall'esterno all'interno del bosco, si osserva un aumento dell'area fogliare ed una diminuzione dei valori del grado di consistenza, mentre la riduzione in peso secco non è evidente (Tabella 3). Le foglie all'esterno del bosco mostrano mediamente uno spessore più elevato, che sembra essere il risultato di un aumento del numero di cellule del palizzata (BJÖRKMAN & HOLMGREN, 1963). Tali variazioni sono imputabili sia alla quantità totale di luce che al variato rapporto R/FR (BARREIRO *et al.*, 1992). La clorofilla, per unità di peso fresco, aumenta dall'esterno all'interno del bosco, in accordo con LEWANDOWSKA & JARVIS (1977) ed il rapporto a/b è più vicino a 3 all'esterno del bosco (foglie di sole). È noto infatti che le foglie di ombra sono maggiormente ricche in clorofilla «b», più associata al fotosistema II (ALBERTE *et al.*, 1976; LARCHER, 1993). Il rapporto a/b esprime quindi l'adattabilità di una specie al variare dell'irradianza (ELIAS & MASAROVICOVA, 1980). BARREIRO *et al.* (1992) suggeriscono che le foglie che si sviluppano in ambienti caratterizzati da un basso rapporto R/FR, mostrano un basso contenuto in clorofilla, mentre diminuzioni dell'irradianza, non associati a variazioni del rapporto R/FR, non sembrano influire sul contenuto in clorofilla (TORISKY & SERVAITES, 1984).

La temperatura dell'aria all'interno del bosco si mantiene sempre nei limiti favorevoli all'attività fotosintetica delle sclerofille sempreverdi, fra 15°C e 35°C (LARCHER & TISI, 1990). Tuttavia la fotosintesi mostra sempre valori molto bassi (figura 4), a causa del PAR limitante. È noto (BJÖRKMAN, 1981) che bassi valori del PAR determinano un decremento della concentrazione del ribulosio difosfato carbossilasi e delle proteine del cloroplasto. È noto inoltre (ESKINS & DUYSSEN, 1984; CAESAR, 1989; CASAL & APHALO 1989; CASAL *et al.*, 1990; BARREIRO *et al.*, 1992) che un basso rapporto R/FR, correlato alla diminuzione del contenuto in clorofilla e a bassi valori della fotosintesi netta, suggerisce alterazioni nelle membrane dei tilacoidi e nel trasporto elettronico. All'esterno del bosco, dove la luce non è mai limitante, la fotosintesi netta mostra valori più elevati (Tabella 4).

La struttura della macchia bassa, a densi cespugli mediamente non più alti di due metri, determina una più forte incidenza della radiazione solare, che è direttamente proporzionale all'aumento del grado di consistenza ed inversamente

proporzionale alla diminuzione della superficie fogliare. Tutte le specie mostrano un evidente aumento dello spessore, rispetto ai valori rilevati all'esterno del bosco, da imputare ad un aumento del numero di strati del palizzata (BJÖRKMAN & HOLMGREN, 1963). Il rapporto clorofilla a,b è mediamente intorno a 3, in accordo con BJÖRKMAN & HOLMGREN (1963) e MESZAROS (1984) per le foglie di sole (Tabelle 3).

In figura 5 viene riportato l'andamento della fotosintesi netta e del PAR per *Quercus ilex*, *Phillyrea latifolia* e *Pistacia lentiscus*, nella macchia bassa. Le specie mostrano un'attività fotosintetica continua durante il corso dell'anno. *Quercus* e *Phillyrea* sono caratterizzate da due picchi della fotosintesi netta, in Marzo-Aprile ed in Settembre-Ottobre. Il tasso diminuisce quando la temperatura si avvicina ai 30°C, all'inizio dell'estate, e quando scende al di sotto di 20°C, in autunno. La massima depressione della fotosintesi netta si ha in Dicembre-Gennaio, quando la temperatura dell'aria ed il PAR mostrano valori piuttosto ridotti. In *Quercus ilex* e *Pistacia lentiscus*, la depressione estiva della fotosintesi netta è meno accentuata rispetto a *Phillyrea latifolia*.

I risultati conseguiti, nel loro insieme, hanno messo in evidenza l'adattamento morfologico e funzionale delle foglie delle sclerofille sempreverdi alle variazioni microclimatiche. Lungo il gradiente «interno bosco - esterno bosco - macchia bassa», si osserva un incremento dell'irradianza, della temperatura dell'aria e dell'aridità del suolo, a cui corrisponde una diminuzione della superficie fogliare ed un aumento del grado di consistenza. Le foglie, nella macchia, mostrano infatti uno spessore maggiore del doppio rispetto a quello rilevato nelle stesse specie all'interno del bosco, dove, a causa della scarsa intensità luminosa, il ridotto spessore diventa una conseguenza necessaria (McCLENDON & McMILLEN, 1982). Anche la scarsa umidità del suolo ed il basso contenuto in nutrienti contribuiscono a determinare tale consistenza fogliare, come evidenziato da COWLING & CAMPBELL (1983) in situazioni simili. La morfologia fogliare condiziona l'efficienza nell'uso della luce (BOLHAR-NORDENKAMPF, 1987): dalla macchia all'interno del bosco, la luce incidente diminuisce d'intensità, a causa del maggiore assorbimento a livello delle chiome dello strato arboreo. In tali condizioni il controllo morfogenetico della foglia tende ad incrementare l'area fogliare e la concentrazione in clorofilla per unità di peso fresco, al fine di favorire una maggiore intercettazione della luce (McCLENDON &

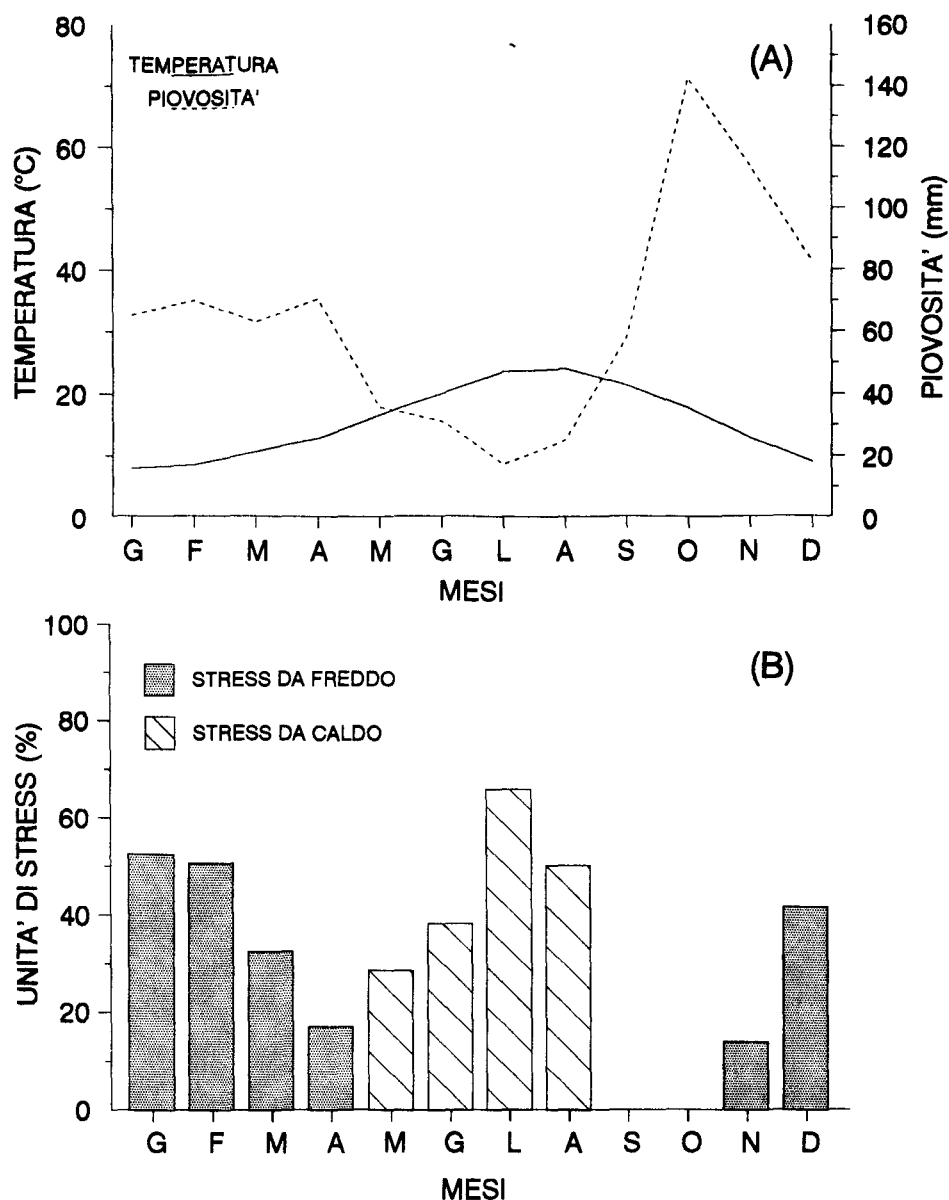


Figura 3.- Diagramma climatico secondo BAGNOULS e GAUSSEN (1953). (A), e diagramma di stress secondo MITRAKOS (1982) - (B), calcolati per il periodo 1983-1993

McMILLEN, 1982). La ridotta radiazione luminosa è il fattore maggiormente limitante l'attività fotosintetica delle specie all'interno del bosco. L'intensità luminosa può quindi essere considerata un fattore selettivo nell'adattamento dell'apparato fotosintetico (BJÖRKMAN & HOLMGREN, 1963). Le modificazioni stechiometriche che si determinano fra i due fotosistemi in situazione di scarsa luminosità, consentono di minimizzare lo squilibrio nel flusso elettronico provocato da un alterato spettro luminoso (SMITH *et al.* 1993). Le foglie d'ombra, nel bosco, riescono infatti a mantenere una fotosintesi netta positiva, anche in condizioni di ridotta irradianza, grazie al più basso punto di saturazione per la luce (LARCHER, 1993) ed alla

respirazione più bassa rispetto alle foglie di sole (ECKARDT *et al.*, 1975 ; SALISBURY & ROSS, 1984 ; WEINMANN & KREBB, 1975 ; BEYSCHLAG *et al.*, 1986).

Variazioni microclimatiche producono cambiamenti sia nell'anatomia fogliare che nella struttura biochimica (BJÖRKMAN, 1975 ; NOBEL *et al.*, 1975 ; CHABOT & CHABOT, 1977) condizionando l'attività fotosintetica, che rappresenta quindi un indice dell'adattamento di una specie all'ambiente. Alti tassi fotosintetici sono il risultato di un aumentato investimento nella struttura fogliare, che induce produzione di cellule, organuli ed enzimi (CHABOT *et al.*, 1979) e che sono riflessi soprattutto dal grado di

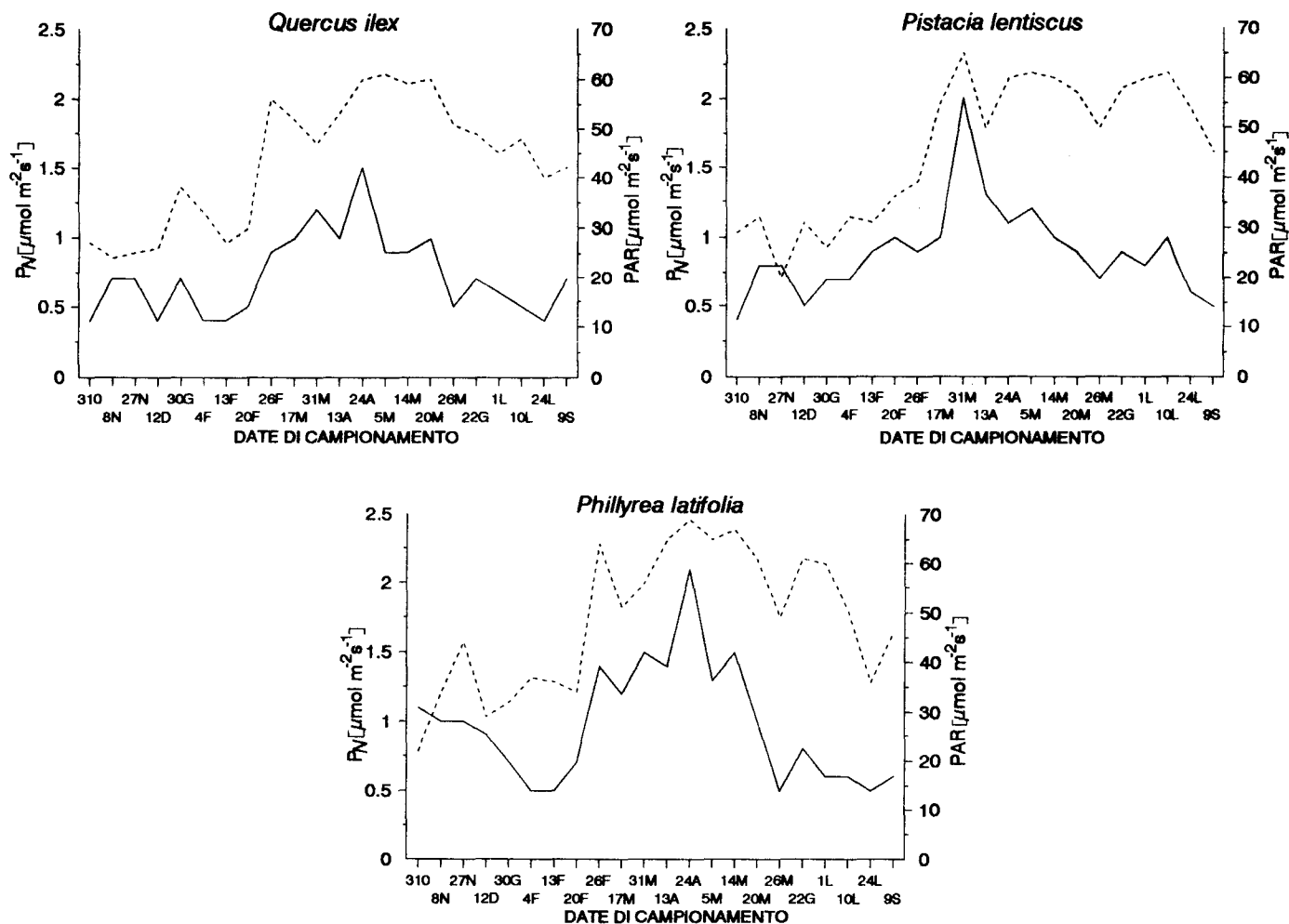


Figura 4.- Andamento della fotosintesi netta (P_N) e del PAR, per le specie esaminate all'interno del bosco, nel corso del periodo Ottobre 1991-Settembre 1992 — fotosintesi netta ; - - - - PAR

Tabelle 4
Valori di fotosintesi netta (P_N) e PAR, per le specie esaminate all'esterno del bosco e all'interno del bosco

SPECIE	DATE DI CAMPIONAMENTO	ESTERNO BOSCO		INTERNO BOSCO	
		P_N [$\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$]	PAR [$\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$]	P_N [$\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$]	PAR [$\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$]
<i>Quercus ilex</i>	22 GIUGNO, 1992	11.1	1395	0.7	40
	24 LUGLIO	9.3	1438	0.5	32
	9 SETTEMBRE	9.0	1520	0.7	48
	18 NOVEMBRE	7.3	1012	0.6	38
	1 APRILE, 1993	12.3	1454	1.0	44
<i>Pistacia lentiscus</i>	22 GIUGNO, 1992	14.7	1475	0.7	39
	24 LUGLIO	14.9	1464	0.9	50
	9 SETTEMBRE	10.2	1572	0.8	53
	18 NOVEMBRE	7.8	1098	0.5	32
	1 APRILE, 1993	12.0	1478	1.3	52
<i>Phillyrea latifolia</i>	22 GIUGNO, 1992	9.4	1398	1.2	50
	24 LUGLIO	10.7	1370	1.0	58
	9 SETTEMBRE	9.4	1454	0.6	50
	18 NOVEMBRE	6.4	1179	0.4	50
	1 APRILE, 1993	8.9	1353	1.4	54

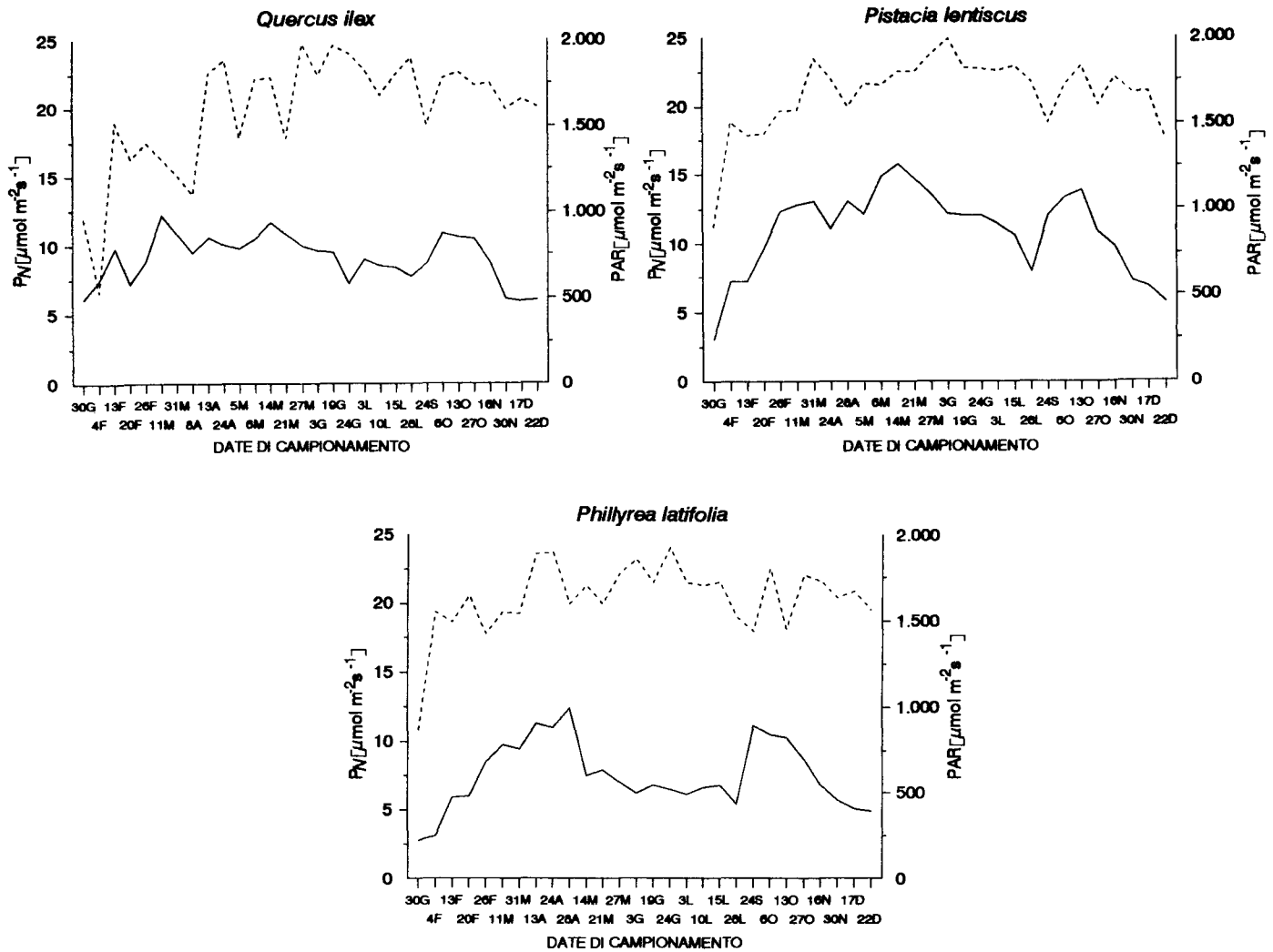


Figura 5.- Andamento della fotosintesi netta (P_N) e del PAR per le specie esaminate nella macchia bassa nel corso del 1993 ; — fotosintesi netta ; - - - - - PAR

consistenza fogliare, caratteristica morfologica largamente utilizzata nella descrizione delle comunità vegetali e per una interpretazione evolucionistica della forma e della funzione nei vegetali (COWLING & CAMPBELL, 1983).

Ricerca eseguita con contributo di ricerca n° 91.04151.ST75, C.N.R. (Roma)

BIBLIOGRAFIA

ALBERTE, R.S., McCLURE, P.R. & THORNER, J.P., 1976.- Photosynthesis in trees. Organization of chlorophyll and photosynthetic unit size in isolated gymnosperm chloroplasts. *Plant Physiol.*, 58, 341-344.

BAGNOULS, F. & GAUSSEN, H., 1953.- Saison sèche et indice xérothermique. *Doc. Cart. Prod. Vég. Sér. Gén.*, 8, 1-47.

BARREIRO, R., GUIAMET, J.J., BELTRANO, J. & MONTALDI, E.R., 1992.- Regulation of the photosynthetic capacity of primary bean leaves by the red : far-red ratio and photosynthetic photon flux density of incident light. *Physiol. Plant.*, 85, 97-101.

BEYSCHLAG, W., LANGE, O.L. & TENHUNEN, J.D., 1986.- Photosynthese und Wasserhaushalt der immergrünen mediterranen Hartlaubpflanze *Arbutus unedo* L. im Jahreslauf am Freilandstandort in Portugal. I. Tagesläufe von CO_2 -Gaswechsel und Transpiration unter natürlichen Bedingungen. *Flora*, 178, 409-444.

- BJÖRKMAN, O., 1975.- Environmental and biological control of photosynthesis : inaugural address. In : Environmental and biological control of photosynthesis. R. Marcelle (ed). Dr. W. Junk, The Hague. 1-16.
- BJÖRKMAN, O., 1981.- Responses to different quantum flux densities. In : Encyclopedia of Plant Physiology. New Series. Vol. 12A. O.L. Lange, P.S. Nobel, H. Ziegler (eds). Springer-Verlag. Berlin. 57-108.
- BJÖRKMAN, O. & HOLMGREN, P., 1963.- Adaptability of the photosynthetic apparatus to light intensity in ecotypes from exposed and shaded habitats. *Physiol. Plant.*, 16, 889-914.
- BOLHAR-NORDENKAMPF, H.R., 1987.- Shoot morphology and leaf anatomy in relation to photosynthesis. In : Techniques in bioproductivity and photosynthesis. J. Coombs, D.O. Hall, S.P. Long, J.M.O. Scurlock (eds.). Pergamon Press. 107-117.
- CAESAR, J.C., 1989.- Effect of simulated shade radiation quality on the chlorophyll content of long and short shoot early leaves of birch (*Betula pendula* Roth.). *Photosynthetica.*, 23, 126-129.
- CAPPELLETTI, C., 1954.- L'acqua contenuta nei vegetali e le formule usate per indicarla. *Ann. Bot.*, Roma, 24 (3), 408-430.
- CASAL, J.J. & APHALO, P.J., 1989.- Phytochrome control of chlorophyll content in mature attached leaves of *Petunia axillaris*. *Ann. Bot.*, 63, 595-598.
- CASAL, J.J., WHITELAM, G.C. & SMITH, H., 1990.- Phytochrome effects on the relationship between chlorophyll and steady-state levels of thylakoid polypeptides in light-grown tobacco. *Plant Physiol.*, 94, 370-374.
- CHABOT, B.F. & CHABOT, J.F., 1977.- Effects of light and temperature on leaf anatomy and photosynthesis in *Fragaria vesca*. *Oecologia* (Berlin), 26, 363-377.
- CHABOT, B.F., JURIK, T.W. & CHABOT, J.F., 1979.- Influence of instantaneous and integrated light-flux density on leaf anatomy and photosynthesis. *Amer. J. Bot.*, 66 (8), 940-945.
- COWLING, R.M. & CAMPBELL, B.M., 1983.- The definition of leaf consistence categories in the Fynbos biome and their distribution along an altitudinal gradient in the South Eastern Cape. *J. S. Afr. Bot.* 49 (2) : 87-101.
- ECKARDT, F.E., HEIM, G. & SAUVEZON, R., 1975. Interception de l'énergie rayonnante, échanges gazeux et croissance dans une forêt méditerranéenne à feuillage persistant (*Quercetum ilicis*). *Photosynthetica*, 9 (1), 145-156.
- ELIAS, P. & MASAROVICOVA, E, 1980.- Chlorophyll content in leaves of plants in an oak-hornbeam forest. 3. Tree species. *Photosynthetica*, 14, 604-610.
- ESKINS, K. & DUYSSEN, M., 1984.- Chloroplast structure in normal and pigment-deficient soybean grown in continuous red or far-red light. *Physiol. Plant.*, 61, 351-356.
- GIGON, A., 1979. CO₂ - gas exchange, water relations and convergence of Mediterranean shrub-types from California and Chile. *Oecologia Plantarum*, 14 (2), 129-150.
- GRATANI, L. & MARINUCCI, C., 1985.- Castelporziano. Ed. Coopsit.
- GRATANI, L., MORICONI, M. & CRESCENTE, M.F., 1989.- Comparative studies of sclerophyllous species in an evergreen forest and high maquis : the influence of air temperature on shoots elongation. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.*, 122, 189-196.
- GRATANI, L., MARZI, P. & CRESCENTE, M.F., 1992.- Morphological adaptations of *Quercus ilex* leaves in the Castelporziano forest. *Vegetatio*, 99-100, 155-161.
- LARCHER, W., 1960. Transpiration and photosynthesis of detached leaves and shoots of *Quercus pubescens* and *Quercus ilex* during desiccation under standard conditions. *Bull. Res. Counc. of Israel*, 8D, 213-224.
- LARCHER, W., 1981.- Low temperature effects on Mediterranean sclerophylls : an unconventional viewpoint. In : Components of productivity of Mediterranean-climate regions. Basic and applied aspects. N.S. Margaris, H.A. Mooney (eds). Dr. W. Junk. The Hague. 259-266.
- LARCHER, W., 1993.- *Ecofisiologia vegetale*. Edagricole, Bologna.
- LARCHER, W. & TISI, F., 1990.- Bioclima invernale e rendimento carbonico di *Quercus ilex* L. al limite settentrionale delle leccete

- prealpine. *Mem. Fis. Acc. Lincei*, 1 : 3-22.
- LEWANDOWSKA, M. & JARVIS, P. G., 1977.- Changes in chlorophyll and carotenoid content, specific leaf area and dry weight fraction in Sitka spruce, in response to shading and season. *New Phytol.*, 79, 247-256.
- LOVELESS, A.R., 1962.- Further evidence to support a nutritional interpretation of sclerophilly. *Ann. Bot.*, 26 (104), 551-560.
- MACLACHLAN, S. & ZALIK, S., 1963.- Plastid structure, chlorophyll concentration, and free aminoacid composition of a chlorophyll mutant of barley. *Can. J. Bot.*, 41, 1053-1062.
- McCLENDON, J.H. & McMILLEN, G.G., 1982.- The control of leaf morphology and the tolerance of shade by woody plants. *Bot. Gaz.*, 143 (1), 79-83.
- MESZAROS, I., 1984.- Concentration of photosynthetic in a turkey-oak forest and its edge. *Acta Bot. Hung.*, 30 (1/2), 209-216.
- MILLER, P.C., 1981.- Similarities and limitations of resource utilization in Mediterranean type ecosystem. In: Resource use by chaparral and matorral. A comparison of vegetation function in two Mediterranean ecosystems. P.C. Miller (ed). Springer Verlag, New York, Heidelberg, Berlin. 367-407.
- MITRAKOS, K., 1980.- A theory for Mediterranean plant life. *Acta Oecological Oecol. Plant.*, 1 (15) n°3, 245-252.
- MOONEY, H.A. & DUNN, E.L., 1970.- Convergent evolution of Mediterranean-climate evergreen sclerophyll shrubs. *Evolution*, 24, 292-303.
- MOONEY, H.A., PARSOND.J. & KUMMEROW, J., 1974.- Plant development in Mediterranean climates. Ecological studies, analysis and synthesis, 8, 225-267.
- MOONEY, H.A. & GULMON, S.L., 1982.- Constraints on leaf structure and function. *Bioscience*, 32, 198-206.
- NOBEL, P.S., ZARAGOZA, L.J. & SMITH, W.K., 1975.- Relation between mesophyll surface area, photosynthetic rate and illumination level during development for leaves of *Plectranthus parviflorus* Henckel. *Plant. Physiol.*, 55, 1067-1070.
- PARSON, D.J., RUNDEL, P.W., HEDLUND, R.P. & BAKER, G.A., 1981.- Survival of severe drought by a non sprouting chaparral shrub. *Am. J. Bot.*, 68 (7), 973-979.
- SALISBURY, F.B. & ROSS, C.W., 1984.- Fisiologia vegetale. Zanichelli, Bologna.
- SALTER, P.J. & WILLIAMS, J.B., 1967.- The influence of texture on the moisture characteristics of soil. V. Relationship between particle size composition and moisture contents at the upper and lower limits of available water. *Journal of Soil Science*, 20, 126-131.
- SMITH, H., SAMSON, G., & FORK, D.C., 1993.- Photosynthetic acclimation to shade : probing the role of phytochromes using photomorphogenic mutants of tomato. *Plant, Cell and Environment*, 16, 929-937.
- SOIL CONSERVATION SERVICE U.S.D.A., 1951.- Soil Survey Manual, by the Soil Survey Staff. Agriculture Handbook, 18. Washington D.C.
- THORNTHWAITE, C.W. & MATHER, J.R., 1957.- Instruction and tables for computing potential evapotranspiration and water balance. Centerton.
- TORISKY, R.S. & SERVAITES, J.C., 1984.- Effect of irradiance during growth of *Glycine max* on photosynthetic capacity and percent activation of ribulose 1,5-bisphosphate carboxylase. *Photosynth. Res.*, 5, 251-261.
- WEINMANN, R. & KREBB, K., 1975.- CO₂ gaswechsel von sklerophyllen im nordlichen Gardasee-Gebiet. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.*, 88, 205-210.

Contribution to the study of mountain-subalpine grassland vegetation of Mount Menikion, north eastern Greece

Vasiliki KARAGIANNAKIDOU*

RÉSUMÉ

Quelques nouvelles associations de prairies subalpines du massif du Menikion au N.O de la Grèce sont présentées brièvement. Toutes les associations sont intéressantes au point de vue floristique et phytogéographique. Ces prairies appartiennent à différentes classes, celle du *Daphno-Festucetea* QUEZEL 1964 qui domine dans les prairies de la Grèce sud-centrale, et celle de *Elyno-Seslerietea* BR.-BL. 1948 qui domine dans les Balkans. Un grand nombre d'éléments balkaniques donnent un aspect particulier à ces prairies.

MOTS-CLES : prairies subalpines, écologie, phytosociologie, NE de la Grèce

ABSTRACT

New plant communities in the mountain-subalpine grasslands of Mt Menikion NE Greece are briefly described. All the associations in the studied area are very interesting in terms of floristic and phytogeographical aspects. These grasslands probably belong to different classes. The *Daphno-Festucetea* QUEZEL 1964 class is representative of the grasslands of South-Central Greece and the *Elyno-Seslerietea* BR.-BL. 1948 a purely Balkanic class, were found in the study area. A large number of Balkanic elements gives a distinctive type to these grasslands.

KEY WORDS : subalpine grasslands, ecology, phytosociology, NE Greece

INTRODUCTION

Mount Menikion (1963 m) is located in NE Greece (east of the city of Serres). It lies in a NW-SE direction and extends over an area of 380 km². Mt Menikion consists mainly of limestone and to a lesser extent of gneiss and schist bedrock (DE BOER 1970). The western and the north-western parts, which are the largest part of the mountain, do not present any characteristic zones of vegetation. On the contrary, the north eastern and eastern parts are covered by a very rich forest vegetation dominated by oaks, chestnuts and beeches (figure 1).

The higher vegetation zone consists of grasslands which are distributed at an altitude of 1300 to 1963 m and these are of greater interest.

According to PAPANASTASIS *et al.* (1986) these grasslands are dominated by cool season, perennial grasses of the genera *Festuca*, *Bromus*, *Stipa*, *Sesleria*, *Agrostis*, etc. and occupy an area of about 19300 ha. As Papanastasis *et al.* (1986) continue, the perennial grasslands grow at altitudes greater than 800 m and most of them have I and II site qualities and good to moderate range condition. The grasslands are situated in the mountain-subalpine zone with a subhumid mediterranean climate with very cold winters (EMBERGER 1955, 1959, MAVROMMATIS 1980). The bedrock consists of calcareous and metamorphic rocks, which are also found in Falakron and W Rhodope.

The most important studies carried out so far refer to floristics (RECHINGER 1939, STRID 1986, STRID & KIT TAN 1991, KARAGIANNAKIDOU & KOKKINI 1987, 1988, KARAGIANNAKIDOU 1991) and to the productivity of

*Institute of Systematic Botany and Phytogeography, Department of Biology, University of Thessaloniki, 540 06 Thessaloniki, Greece

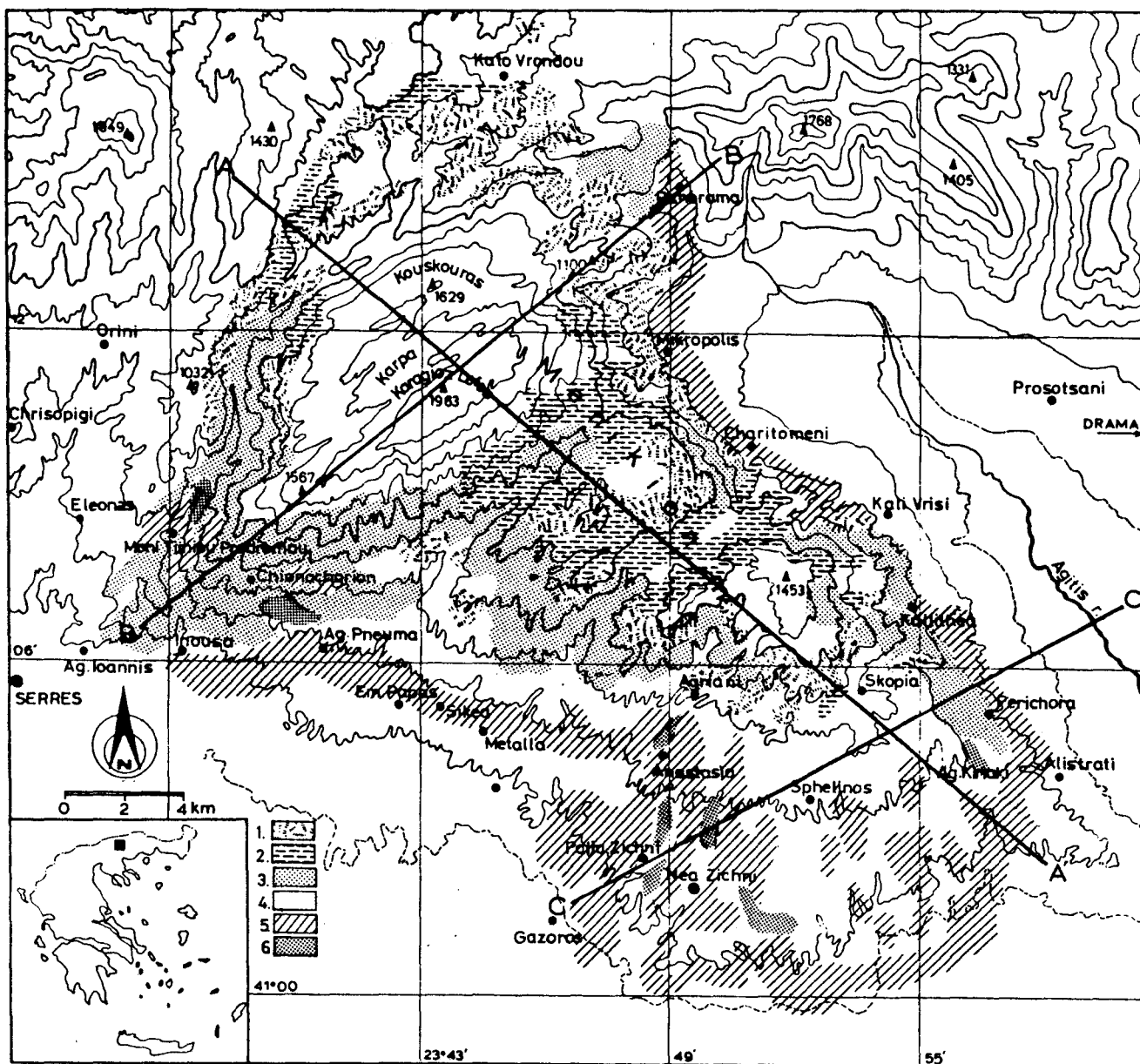


Figure 1.- Map of vegetation of Mount Menikion

1. Ostryo-Carpinion orientalis
2. Quercion frainetto
3. Fagion moesiaca

4. Submountain-Mountain-Subalpine grasslands
5. Cultivated lands
6. Planted lands

Mt Menikion rangelands (PAPANASTASIS 1981, 1982, PAPANASTASIS *et al.* 1986), without any phytosociological aspects. This study is based on collections and field observations made during the years 1985-1987.

MATERIAL AND METHODS

The vegetation analysis is based on phytosociological measurements made according to the standard method of BRAUN-BLANQUET (1964). All the measurements were made in areas where grazing is permitted. Sampling of

plants was carried out during May-July and September-October of 1985-1987.

The nomenclature and classification of the reported vegetation units follow HORVAT *et al.* (1974) and QUEZEL (1964, 1967, 1989) while the nomenclature of the mentioned taxa is made according to STRID (1986), STRID & KIT TAN (1991) or TUTIN *et al.* (1964-1980). The author names for taxa have been omitted for practical purposes. Voucher specimens have been deposited in the Herbarium of the Institute of Systematic Botany and Phytogeography of the University of Thessaloniki (TAU).

Chorological data of the mentioned taxa were taken from the flora d' Italia (PIGNATTI 1982), flora Europaea (TUTIN *et al.* 1964-1980), and the Mountain flora of Greece (STRID 1986, STRID & KIT TAN 1991).

RESULTS

Vegetation of mountain-subalpine grasslands

The grasslands studied form the mountain-subalpine vegetation zone and they cover most of the western part of Mt Menikion. Most of these grasslands have the same physiognomy as the grasslands on Mt Olympus and Falakron (QUEZEL 1967, 1989). A significant percentage of these grasslands is also similar to the meadows of Macedonia described by HORVAT *et al.* (1974). We observed that similar communities are also found on neighbouring Mt Pangeon.

The phytosociological analysis of grasslands is very important. Mt Menikion, in particular, is very interesting because the higher peaks do not form isolated peaks, as in most Greek mountains, but instead a continuous level with very small differences in altitude. These grasslands are very remarkable from a phytosociological aspect. Furthermore, no phytosociological research has been carried out in northern Greece, apart from studies made by QUEZEL (1964, 1967, 1969, 1989) and RAUS (1987), although they mainly refer to the grasslands growing on calcareous soils in central and southern Greece.

QUEZEL (1964, 1967, QUEZEL & BARBERO 1985) classified the grassland vegetation of limestone Greek mountains in the *Daphno-Festucetea* class, which includes the vegetation of all basiphilous grasslands of the southern Balkan peninsula. HORVAT *et al.* (1974) classified the limestone mountainous grasslands of the Balkan peninsula into three large groups, according to increasing water dynamics. Therefore, the parallel decrease of the anthracic substrate increases the presence of oxyphilous species in the grasslands.

Mt Menikion is related petrologically to the mountains of southern Yugoslavia (KOSSMAT 1924, DE BOER 1970). Its flora is influenced by the greater Balkan flora (KARAGIANNAKIDOU 1991) and is also very strongly influenced by the southern Greek flora, due to its geographical location. As a result, grasslands may belong to different classes. The *Daphno-Festucetea* QUEZEL 1964 class is representative of the grasslands of south-central

Greece, and the *Elyno-Seslerieta* BR.-BL. 1948 a clearly Balkanic class, occurs in the study area. It is possible that the grasslands belong to the *Astragalo-Seslerion* QUEZEL 1964 union, which occurs in the higher zones or to the *Onobrychi-Festucion* HORVAT 1960 union which occurs in the lower zone. A large number of Balkanic elements (STRID 1986, STRID & KIT TAN 1991, KARAGIANNAKIDOU 1991) give a special distinctive type to these grasslands.

Phytosociological analysis

Festucetum macedonico-penzesii ass. (Table 1)

This association can be found on the western part of Mt Menikion at the northern and mainly northwestern sites. The largest area occurs on the Karpas and Karagios tops. Its cover is dense with a full dominance of *Gramineae* species such as : *Festuca penzesii*, *Calamagrostis arundinacea*, *Brachypodium pinnatum*, *Festuca macedonica*, *Anthoxanthum odoratum*, *Arrhenatherum elatius* etc. To define the characteristics of this association, the species that occurred most often were selected. These species are *Festuca penzesii* and *Festuca macedonica*. In addition *Calamagrostis arundinacea* becomes more abundant than *Festuca* as slope decreases. Grass vegetation height is 80-100 cm when the slope is gentle (20-40%). This association contains more species than the others. The dominant life forms are hemicryptophytes, especially caespitose, followed by chamaephytes. The soil is deep, humic, acid in many parts and is derived from limestone. The instruction of elements from the *Daphno-Festucetea(-alia)* and the *Elyno-Seslerieta* classes is obvious. The influence of the *Quercu-Fagetea* class is also remarkable. PAPANASTASIS (1981, 1982) found that these grasslands are more productive than those in the lower zones. This fact is attributed to favourable climatic conditions in the higher zone, particularly higher precipitation, as well as the deeper soils.

Bellardiochloa variegatae-Festucetum paniculatae ass. (Table 2)

This association occurs on the western part of Mt Menikion, at 1550-1650 m in the district of Kara-Mandra. It occupies a small area with N and NE exposures. Main vegetation life forms are the hemicryptophytes. The soil is fairly deep, humic, acid and has a gentle slope (10-20%). The vegetation is dense and covers the soil up to 100%. *Festuca paniculata* dominates here and grows on deep calcareous soils and in grasslands that are not exposed to wind. The presence of

Table 1
Ass. *Festucetum macedonico-penzesii*

Quadrat n°	1	2	3	4	5	P	L	C
Altitude	1500	1600	1500	1550	1600	R	I	H
Exposition	N	N	N	NW	NW	E	F	O
Inclination (%)	20	30	25	35	40	S	E	R
Size of the quadrats (m ²)	100	100	100	100	100	E	E	O
Cover %	90	95	90	100	95	N	F	L
						C	O	O
						E	R	G
							M	Y
Ch. Daphno-Festucetea-alia								
<i>Festuca penzesii</i>	3.4	2.2	4.5	1.2	2.3	V	H	Bu, Gr
<i>Festuca macedonica</i>	1.2	1.2	.	2.2	1.2	V	H	NE Gr
<i>Asperula aristata</i> subsp. <i>thessala</i>	+2	.	+2	.	+2	III	H	Gr
<i>Daphne oleoides</i>	.	.	+3	.	r.3	II	Ch	C Asiat.-Medit.
<i>Juniperus communis</i>	.	.	+3	.	.	I	Ph	Subbor.
Ch. Elyno-Seslerietea, Onobrychi-Festucion								
<i>Dianthus petraeus</i> subsp. <i>orbelliscus</i>	+2	.	1.2	+1	+2	IV	H	Balk.
<i>Thymus cherlerioides</i>	.	+2	.	.	+2	III	Ch	Balk. (po)
<i>Onobrychis montana</i> subsp. <i>scardica</i>	1.2	.	1.2	.	+2	III	H	Balk.
<i>Sesleria rigida</i>	.	1.2	1.2	.	1.2	III	H	Balk.
<i>Alchemilla flabellata</i>	.	.	1.2	.	r.2	II	H	S, C Europ.
<i>Asperula aristata</i> subsp. <i>scabra</i>	.	+1	+1	.	.	II	Ch	S Europ.
Ch. Querco-Fagetea								
<i>Trifolium alpestre</i>	1.2	+2	.	1.2	+2	IV	H	Europ.-Cauc.
<i>Euphorbia amygdaloides</i> subsp. <i>amygdaloides</i>	.	+2	.	+2	+2	III	Ch	Eurasiat.
<i>Fragaria vesca</i>	1.2	.	+2	.	+2	III	H	Eurasiat.
<i>Veronica chamaedrys</i>	+1	.	+1	.	.	II	H	Euro.-Sib.
<i>Luzula luzuloides</i> subsp. <i>luzuloides</i>	.	.	+1	.	1.1	II	H	C Europ.
<i>Primula veris</i> subsp. <i>columnae</i>	.	1.1	.	+1	.	II	H	N Medit.-Mont.
<i>Genista carinalis</i>	.	1.2	.	.	1.2	II	Ch	E Balk.-W Tu
<i>Thalictrum minus</i> subsp. <i>olympicum</i>	+1	.	.	+1	.	II	H	S, C, SE Europ.-W Tu
<i>Vincetoxicum hirsutaria</i> subsp. <i>nivale</i>	.	r.1	.	.	r.	II	H	Eurasiat.
Companions								
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	1.2	+2	1.2	2.2	1.2	V	H	Eurasiat.
<i>Brachypodium pinnatum</i>	1.2	2.3	+2	1.2	2.2	V	H	Eurasiat.
<i>Lathyrus pratensis</i>	1.1	+2	.	.	+2	III	H	Paleotemp.
<i>Hieracium cymosum</i> subsp. <i>microsabinum</i>	+1	.	+1	.	+1	III	H	Europ.
<i>Trifolium heldreichianum</i>	+2	.	+2	.	+2	III	H	Balk.-NW Anatol.
<i>Luzula multiflora</i> subsp. <i>multiflora</i>	.	r.1	.	+1	.	II	H	Circumbor.-Anatol.
<i>Arrhenatherum elatius</i>	+1	.	.	1.1	.	II	H	Paleotemp.
<i>Galium verum</i> subsp. <i>verum</i>	.	+2	.	+2	.	II	H	Eurasiat.-Submedit.
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	.	+2	.	.	+1	II	H	Eurasiat.
<i>Galium rhodopeum</i>	+2	.	.	+2	.	II	H	Balk.
<i>Myosotis stricta</i>	+2	.	+2	.	.	II	T	Euri.-Medit.
<i>Digitalis viridiflora</i>	.	r.1	.	.	r.1	II	H	Balk.-Tu.
<i>Chamaecytisus eriocarpus</i>	+2	.	.	+2	.	II	NP	Balk.
<i>Thymus thracicus</i>	.	.	+2	.	+2	II	Ch	Balk.
<i>Vaccinium myrtillus</i>	.	+2	.	2.2	.	II	Ch	Circumbor.
<i>Hypericum olympicum</i> forma <i>uniflorum</i>	+2	.	.	+2	.	II	H	Balk.-Anatol.
<i>Polygala nicaeensis</i> subsp. <i>mediterranea</i>	.	+2	.	+2	.	II	H	SE Europ.
<i>Carex echinata</i>	+1	.	.	.	+1	II	H	Eurasiat.
<i>Ajuga laxmannii</i>	r.2	.	r.2	.	.	II	H	Submedit.
<i>Botrychium lunaria</i>	.	r.2	.	.	.	I	G	Subcosmopol.
<i>Potentilla cinerea</i>	.	.	+2	.	.	I	H	Pontica
<i>Euphorbia seguieriana</i> subsp. <i>niciciana</i>	.	.	r.2	.	.	I	H	NE Gr
<i>Cirsium italicum</i>	.	.	r.1	.	.	I	H	SE Europ.

species belonging to *Daphno-Festucetea*, and of forest-and light species is remarkable, although some of them have a small abundance-coverage. The whole association appears from a distance as a long strip that surrounds the northern slopes of the mountain. *Festuca paniculata* which is fairly tall (1,20 m), very often dominates the largest part of the association.

***Thymo cherlerioidis-Seslerietum tenerrimae* ass. (Table 3)**

The physiognomy of the grassland changes and the vegetation becomes sparse and thinner at the top of the western part of Mt Menikion (SW sides) Karpa, Karagioz lofos. *Thymo cherlerioidis-Seslerietum tenerrimae* association, which occupies a large area, occurs mainly in rocky soils and in windy places.

It has a 40-70% soil cover which decreases as altitude increases. Here, the bedrock of Mt Menikion is calcareous and it has been strongly eroded. *Sesleria tenerrima* and *Thymus cherlerioides* have the largest coverage. Species such as *Festuca macedonica*, *Carex kitaibeliana*, *Astragalus angustifolius*, *Asperula aristata* subsp. *thessala*, which are characteristic of the *Astragalo-Seslerion* and *Daphno-Festucetea* classes show a great stability here. Characteristic species of the *Elyno-Seslerietea* class are always present in these grasslands, although in limited quantities. The main life-forms are hemicryptophytes followed by the chamaephytes. Their combination gives a characteristic aspect to the association which can be distinguished at a distance. The Balkan influence, especially that of the southern Balkanic district is very intense. The association *Sesleria coerulans-Thymus boissieri* has been found and described by QUEZEL (1967) on Mt Olympus. He also mentioned that it occurs in dolomitic bedrock over 2400 m. QUEZEL classified this association in the *Astragalo-Seslerion* and emphasized the floristic poverty which is without doubt its main characteristic. *Sesleria coerulans-Thymus boissieri* association is different from the association described here, although the later is the poorest of all the associations described in this study. We can not classify it, because no surveys have been carried out on the neighbouring mountain ranges, such as Pangeon and Falakron, where it probably occurs.

***Astragalo pungentis-Caricetum kitaibelianae* ass. (Table 4)**

This association occurs mainly on the horizontal parts of the ridges, over 1700 m, where the slopes are gentle. It is present on the N and

NE sides of Mt Menikion. The view of this association is characteristic and fairly distinct because of the chamaephytes. Characteristic species of the class-combination *Daphno-Festucetea (-alia)*, *Astragalo-Seslerion* are present and their appearance constant and abundant. Many characteristics of the associations, which QUEZEL (1967, 1989) has referred, to occur in our association. He also stressed correctly that these associations were not endemic to Mt Olympus, but were also probably present in Northern Greece (Vermion, Falakron). On Mt Menikion, this association occurs on calcareous bedrock and is almost like the one QUEZEL (1967) referred to. On the other hand, the existence of elements of the *Elyno-Seslerietea* class (*Acinos alpinus*, *Onobrychis montana* subsp. *scardica*...) shows the significant influence of the Balkanic order in the study area, as HORVAT *et al.* (1974) observed in Macedonia. This influence makes it difficult to classify the mountain-subalpine grasslands of Mt Menikion. This association was found at higher altitudes than the others described here and is characterized by the low occurrence of the forest species from the *Quercus-Fagetea* class. However, it occupies a smaller area than the previous ones.

The high occurrence of Balkanic species- especially in the SE district- gives the association a significant individuality. The northern elements are fewer while the clearly mediterranean ones are completely absent, because of the climatic conditions on Mt Menikion.

***Genisto carinalis-Bruckenthalietum spiculifoliae* ass. (Table 5)**

This association was observed in the district of Karpa (altitude 1650 m), especially on the N and NE sides, with a 70-80% cover and gentle slope, over a small area. It is a real subalpine region where the dominant species are *Bruckenthalia spiculifolia*, *Vaccinium myrtillus*, *Genista carinalis*, different species of *Thymus*, *Rosa* sp. and different species of *Festuca*. *Juniperus nana* subsp. *nana* and *Genista depressa* occur rarely. Vegetation height in this association is lower than 40-50 cm, while the slope is fairly gentle (10-20%). The influence of Balkanic elements on this association is also very intense.

The abundance of chamaephytes in a subalpine grassland is very unusual. The species considered to be characteristic of the association belong to the *Bruckenthalion* alliance described by HORVAT in 1949. This alliance occurs on silicate mountains of southern Yugoslavia, Bulgaria and NW East and represents subalpine parts that are connected with the *Vaccinio-*

Table 2
 Ass. *Bellardiochloo variegatae* - *Festucetum paniculatae*

Quadrat n°	6	7	8	9	10	P	L	C
Altitude	1500	1550	1500	1600	1600	R	I	H
Exposition	N	N	NE	N	NE	E	F	O
Inclination (%)	10	10	20	15	20	S	E	R
Size of the quadrats (m ²)	50	50	50	50	50	E	E	O
Cover %	95	100	90	100	95	N C E	F O R M	L O O G Y
Ch. Daphno-Festucetea-alia, Astragalo-Seslerion								
<i>Bellardiochloa variegata</i>	1.2	.	1.2	.	1.2	III	H	S Europ.
<i>Festuca valesiaca</i>	1.2	1.2	+2	1.2	1.2	V	H	SE Europ.-Subsib.
<i>Asperula aristata</i> subsp. <i>thessala</i>	.	+1	+1	+1	+1	IV	H	Gr
<i>Leontodon crispus</i> subsp. <i>crispus</i>	+1	.	+1	.	+1	III	H	NW Medit.
<i>Veronica austriaca</i> subsp. <i>austriaca</i>	.	+2	1.1	.	1.2	III	H	E Europ.
<i>Koeleria macrantha</i>	+1	.	+1	+1	.	III	H	Circumbor.
<i>Thymus thracicus</i>	.	+2	+2	1.2	.	III	Ch	Balk.
<i>Bromus riparius</i>	.	.	1.2	.	1.2	II	H	Subpo.
<i>Daphne oleoides</i>	.	.	r.2	.	.	I	Ch	C Asiat.-Medit.
Ch. Elyno-Seslerietea								
<i>Festuca paniculata</i>	4.4	3.4	3.4	4.4	2.2	V	H	Medit.-Mont.
<i>Dianthus petraeus</i> subsp. <i>orbelicus</i>	.	+2	.	+2	.	II	H	Balk.
Ch. Querco-Fagetea								
<i>Trifolium alpestre</i>	1.2	+2	+2	1.2	+2	V	H	Europ.-Caucas.
<i>Euphorbia amygdaloides</i> subsp. <i>amygdaloides</i>	1.2	1.1	1.1	+2	+1	V	Ch	Eurasiat.
<i>Myosotis sylvatica</i> subsp. <i>cyanea</i>	.	1.2	1.2	.	1.2	III	H	Paleotemp.
<i>Campanula persicifolia</i> subsp. <i>persicifolia</i>	1.1	.	.	+1	.	II	H	Eurasiat.
<i>Primula veris</i> subsp. <i>columnae</i>	.	1.2	.	1.2	.	II	H	N Medit.-Mont.
<i>Fragaria vesca</i>	.	+2	.	+2	.	II	H	Eurasiat.
<i>Viola reichenbachiana</i>	.	.	+2	.	+2	II	H	Eurosib.
<i>Digitalis viridiflora</i>	.	.	+1	+1	.	II	H	Balk.
<i>Genista carinalis</i>	.	.	+2	.	.	I	Ch	E Balk.-W Tu
Companions								
<i>Galium verum</i> subsp. <i>verum</i>	+1	+1	+1	+1	+1	V	H	Eurasiat.
<i>Hieracium</i> sp. (<i>piloselloides</i>)	+1	1.2	+2	+2	1.2	V	H	Gr, Al
<i>Filipendula vulgaris</i>	.	+1	r.2	.	+1	III	H	C Europ.-S Sib.
<i>Prunella laciniata</i>	.	+1	+1	.	+1	III	H	Euri.-Medit.
<i>Helianthemum nummularium</i>	+1	.	.	+1	+2	III	Ch	Europ.-Caucas.
<i>Stachys</i> sp. (<i>tymphaea</i>)	+1	.	+1	.	+1	III	H	Balk.
<i>Briza media</i> subsp. <i>media</i>	.	+1	+1	+1	.	III	H	Eurosib.
<i>Luzula multiflora</i> subsp. <i>multiflora</i>	+1	+1	.	+1	.	III	H	Circumbor.
<i>Avenula pubescens</i>	.	.	+1	.	+1	II	H	Eurosib.
<i>Silene</i> sp. (<i>thessalonica</i> subsp. <i>thessalonica</i>)+.2	.	.	r.2	.	.	II	H	NE Gr.
<i>Euphorbia baselicis</i>	.	+1	.	+2	.	II	Ch	NE Medit.
<i>Hypericum barbatum</i>	.	+	.	.	+	II	H	SE Europ.

Table 3
Ass. *Thymo cherlerioidis*-*Seslerietum tenerrimae*

Quadrat n°	11	12	13	14	15	P	L	C
Altitude	1700	1500	1800	1850	1900	R	I	H
Exposition	SW	SW	SW	SW	SW	E	F	O
Inclination (%)	40	40	50	45	50	S	E	R
Size of the quadrats (m ²)	50	50	50	50	50	E		O
Cover %	70	65	60	50	40	N	F	L
						C	O	O
						E	R	G
							M	Y
Ch. Daphno-Festucetea, Astragalo-Seslerion								
<i>Sesleria tenerrima</i>	3.4	1.2	3.4	3.4	2.3	V	H	Balk. (Al, Gr, Ju)
<i>Thymus cherlerioides</i>	2.3	2.2	1.2	2.2	.	IV	Ch	Balk. (po.)
<i>Festuca macedonica</i>	1.2	2.1	+1	2.1	1.2	V	H	NE Gr
<i>Asperula aristata</i> subsp. <i>thessala</i>	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	V	H	Gr
<i>Carex kitaibeliana</i>	+2	.	+2	+2	+2	IV	H	Balk.
<i>Astragalus angustifolius</i> subsp. <i>pungens</i>	+2	.	+2	+2	+2	IV	Ch	Balk.
<i>Thymus sibthorpii</i>	+2	.	1.2	1.2	1.2	IV	Ch	Balk.
<i>Sideritis scardica</i> subsp. <i>longibracteata</i>	.	1.2	.	+2	2.2	III	H	Balk.
<i>Bromus riparius</i>	.	+2	1.2	.	+2	III	H	Subpo.
<i>Campanula orphanidea</i>	+1	+1	+1	.	.	III	Ch	Balk. (Bu, Gr)
<i>Festuca penzesii</i>	1.2	.	1.2	.	1.2	III	H	Bu, Gr
<i>Draba lasiocarpa</i> subsp. <i>lasiocarpa</i>	+2	+2	.	+2	.	III	H	Balk.-Pann.
<i>Stipa pulcherrima</i>	.	.	+2	.	.	I	H	Eurasiat.
Ch. Elyno-Seslerietea								
<i>Dianthus petraeus</i> subsp. <i>orbeticus</i>	+2	.	+2	+1	+1	IV	H	Balk.
<i>Sesleria rigida</i>	1.2	.	1.2	.	1.2	III	H	Bu, Gr, Ju, Ru
Ch. Querco-Fagetea								
<i>Vincetoxicum hirundinaria</i> subsp. <i>nivale</i>	+1	+1	+1	+1	.	IV	H	Eurasiat.
<i>Genista carinalis</i>	+2	.	+2	.	r.2	III	Ch	E Balk.-W Tu
<i>Euphorbia amygdaloides</i> subsp. <i>amygdaloides</i>	.	+1	.	+2	.	II	Ch	W, C, S Europ.- N Iran
Ch. Festuco-Brometea								
<i>Ajuga laxmannii</i>	+1	+1	.	+1	.	III	H	Submedit.
<i>Euphorbia seguieriana</i> subsp. <i>niciciana</i>	+1	.	.	+1	.	II	H	NE Gr
<i>Avenula pratensis</i>	.	1.2	.	.	+2	II	H	Europ. (subatl.)
<i>Allium sphaerocephalum</i> subsp. <i>trachypus</i>	.	+1	.	+1	.	II	G	Gr
Companions								
<i>Hieracium panosum</i>	+2	+2	.	.	+2	III	H	Balk.
<i>Trifolium heldreichianum</i>	+2	.	r.2	.	r.2	III	H	Balk.-NW Anatol.
<i>Hypericum olymbicum</i> forma <i>tenuiflorum</i>	+1	.	r.1	.	r.2	III	H	Balk.-Anatol.
<i>Poa alpina</i>	.	+1	.	+1	+1	III	H	Circumbor.
<i>Potentilla</i> cf. <i>laciniosa</i>	+2	.	+1	.	.	II	H	C, E, S Europ.
<i>Cirsium ligulare</i> subsp. <i>armatum</i>	+1	.	.	.	+1	II	H	Balk.
<i>Galium</i> sp.	.	.	+2	.	+2	II	H	Balk.
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	.	+2	.	1.2	.	II	H	Eurasiat.
<i>Orobanche caryophyllacea</i>	.	.	r.1	.	.	I	Ch	Submedit.-Subatl.

Table 4
 Ass. *Astragalo pungentis-Caricetum kitaibeliana*

Quadrat n°	10	11	12	13	14	P	L	C
Altitude	1680	1690	1800	1700	1750	R	I	H
Exposition	N	NA	NA	NA	N	E	F	O
Inclination (%)	10	15	15	10	20	S	E	R
Size of the quadrats (m ²)	50	50	50	50	50	E	E	O
Cover %	70	75	80	85	90	N	F	L
						C	O	O
						E	R	G
							M	Y
Ch. Daphno-Festucetea, Astragalo-Seslerion								
<i>Carex kitaibeliana</i>	2.3	2.3	1.2	+2	1.2	V	H	Balk.
<i>Astragalus angustifolius</i> subsp. <i>pungens</i>	2.3	2.2	+2	1.2	1.3	V	Ch	Balk.
<i>Helianthemum canum</i> subsp. <i>canum</i>	+2	.	+2	+2	+2	IV	Ch	Europ.-Caucas.
<i>Sempervivum marmoreum</i>	.	+1	.	+1	.	II	Ch	Balk.
<i>Festuca macedonica</i>	+2	.	1.2	1.2	.	III	H	NE, Gr
<i>Stipa pulcherrima</i>	.	3.4	.	1.2	1.2	III	H	Eurasiat.
<i>Thymus cherlerioides</i>	.	1.2	1.2	.	1.2	III	Ch	Balk. (po.)
<i>Teucrium montanum</i>	1.2	.	1.2	.	1.2	III	Ch	S Europ.
<i>Campanula orphanidea</i>	.	+2	.	+2	+2	III	H	Bu, Gr
<i>Sesleria tenerrima</i>	+2	+2	.	1.2	.	III	H	Balk. (Al, Gr, Ju)
<i>Sideritis scardica</i> subsp. <i>longibracteata</i>	.	+2	.	.	+	II	H	Balk.
<i>Anthyllis aurea</i>	.	+2	.	.	+2	II	Ch	Balk.
<i>A. vulneraria</i> subsp. <i>pulchella</i>	+2	.	.	+2	.	II	H	Euri.-Medit.
<i>Alyssum montanum</i>	.	.	+2	.	.	I	Ch	Submedit.
<i>Achillea ageratifolia</i>	+1	I	H	Balk.
<i>Globularia meridionalis</i>	+2	I	Ch	SE Alp.-Balk.
<i>Daphne oleoides</i>	+2	I	Ch	C Asiat.-Medit.
<i>Chondrilla urumoffii</i>	+2	I	H	NE Gr, Bu
<i>Origanum vulgare</i> subsp. <i>vulgare</i>	.	.	+2	.	.	I	Ch	Sudsib.
<i>Potentilla cinerea</i>	.	.	+2	.	.	I	H	Pontica
<i>Festucopsis sancta</i>	.	.	+2	.	.	I	H	Balk. (Bu, Gr)
Ch. Elyno-Seslerietea								
<i>Sesleria rigida</i>	1.2	1.2	+2	.	1.2	IV	H	Balk.
<i>Minuartia verna</i>	1.2	1.2	.	1.2	1.2	IV	H	Gr
<i>Acinos alpinus</i> subsp. <i>alpinus</i>	+1	.	+1	.	+1	III	Ch	Euri.-Medit.
<i>Dianthus petraeus</i> subsp. <i>orbelicus</i>	.	.	+2	.	+2	II	H	Balk.
<i>Onobrychis montana</i> subsp. <i>scardica</i>	.	+2	.	.	.	I	H	Balk.
Ch. Querco-Fagetea								
<i>Hypericum olympicum</i> forma <i>tenuiflorum</i>	.	.	1.2	.	+2	II	H	Balk.- Anatol.
<i>Thalictrum minus</i> subsp. <i>olympicum</i>	.	.	.	r.2	.	I	H	S, C, SE Europ.-W Tu
<i>Coronilla varia</i>	.	.	+2	.	.	I	H	Circumbor.
<i>Vincetoxicum hirundinarix</i> subsp. <i>nivale</i>	.	+1	.	.	.	I	H	Eurasiat.
Companions								
<i>Thymus</i> sp. (<i>sibthorpii</i>)	1.2	+2	1.2	.	1.2	IV	Ch	Balk.
<i>Poa alpina</i>	+2	.	1.2	.	+2	III	H	Circumbor.
<i>Helianthemum nummularium</i>	.	+2	.	1.2	+2	III	Ch	Europ.-Caucas.
<i>Saxifraga sempervivum</i>	r.1	.	+1	.	.	II	H	Balk.
<i>Euphorbia myrsinites</i>	.	+1	.	+1	.	II	Ch	S Europ.
<i>Scleranthus annuus</i>	+2	.	+2	.	.	II	T	Medit.-W Asia
<i>Potentilla argentea</i>	.	+2	.	1.2	.	II	H	Circumbor.
<i>Carex humilis</i>	+2	I	H	Eurasiat.
<i>Paronychia rechingeri</i>	.	+2	.	.	.	I	Ch	Gr
<i>Galium rhodopeum</i>	.	.	+2	.	.	I	H	Balk.
<i>Silene ciliata</i>	.	+1	.	.	.	I	H	SE Europ.

Piceetea class. This class in Peristeri and in Nitze Planina has a rich floristic composition. Because of the lower altitude and the small coverage of gneiss and schist bedrock on Mt Menikion, few representatives of **Bruckenthalion** species were found.

DISCUSSION AND CONCLUSIONS

According to HORVAT (1958), some associations of **Seslerietalia comosae** exist in Macedonia, (**Edraiantho-Seslerion**-alpine, **Onobrychi-Festucion**-subalpine). Furthermore, he stressed the individuality demonstrated by the associations on limestone soils. He also stressed their interesting relationship with the Greek mountains, and believed that the alliances **Onobrychi-Festucion** and **Poion violaceae** should spread in to Central Greece. According to BONDER (1966), **Calamagrostis arundinacea** is a characteristic element of the associations **Vaccinium vitis-idaea-Calamagrostis arundinacea**, as well as of **Calamagrostis arundinacea-Festuca spadicea**, whose structure has only a few species in common with our association because of the different bedrock structure.

In Macedonia, only very few surveys have been made on **Festuco paniculatum** and this makes it difficult for us to compare and analyse this association. HORVAT *et al.* (1974) wrote that this association exists in the Bosnian Volujak range at an altitude of 1500-1800 m. There, it occurs as **Knautio-Festucetum paniculatae** Jovanovic-Dunjic 1955. It is characterized by local species and occurs in warm places in the subalpine zone. The association **Festuca spadicea-F. valida** occurs at average depth, on nearly dry and hot soils, in districts of the subalpine zone of the Rila range (GANCEV 1963). He also stated that this association can be found at southern places over 2000 m, with 25-45% slope in association with an average vegetation height of 40-50 cm. The dominant species are *Festuca valida*, *F. spadicea*, *F. poaeformis*, *F. fallax*, *Koeleria eriostachya*, *Poa ursina*, *Sesleria comosa*, *Agrostis rupestris*, etc., with a different structure to the association reported in this study.

Alliances of shrubs and grasslands have a large distribution according to GANCEV and KOCEV (1964) in the Stara Planina mountain range. They reported combinations of *Juniperus communis* with 4 associations, *Vaccinium myrtillus* with 3 associations, *Bruckenthalia spiculifolia* with 5 associations and *Arctostaphylos uva-ursi* with one association. The combinations with shrubs grow mainly on the northern slopes, especially the associations

made of the first two species. If the flora of the associations of Mt Menikion districts are compared to with those of Stara Planina, common species can be found such as *Juniperus communis*, *Bruckenthalia spiculifolia*, *Vaccinium myrtillus*, *Anthoxanthum odoratum*, *Deschampsia flexuosa*, *Calamagrostis arundinacea*, *Viola tricolor*, *Rubus idaeus*, *Cotoneaster integerrima*, *Hypericum perforatum*, *Hieracium hoppeanum*, *Alchemilla vulgaris*, *Taraxacum officinale*, *Antennaria dioica*, *Crocus veluchensis* etc. (KARAGIANNAKIDOU & KOKKINI 1987). The **Bruckenthalia spiculifolia-Potentilla haynaldiana** association has been reported at an altitude of 2020 m on Mt Rila (GANCEV 1963), on a 30-40% slope, with the dominant species not very common in our study area as the species *Juniperus nana*, *Genista depressa*, *Antennaria dioica*, *Thymus* sp. etc. are.

The **Bruckenthalia spiculifolia** association which BONDEV (1966) referred to, occurs in the western Stara Planina (Balkan) and is considered to be the result of the destruction and replacement of older associations, which had occurred 30-35 years before, when significant vegetation changes took place. *Bruckenthalia spiculifolia* is a characteristic species of many associations in that district. The characteristic species of the **Bruckenthalion** alliance have not been identified. QUEZEL (1989) suggested that new surveys would be able to solve this problem in SE Europe.

KITANOV (1943) mentioned that in the vegetation of the Falakron subalpine zone grassland associations differ in proportion according to exposure and altitude. The composition of these grasslands is fairly similar to that of Mt Menikion because of the same bedrock. QUEZEL (1989), referring to Falakron distinguished two characteristic associations: **Agropyro sancti-Centauretum parilicae** with two subassociations and **Violo delphinanthae-Saxifragetum fernandii** on rocky places of Falakron. Almost all of these species can also be found on Mt Menikion and Mt Pangeon (PAPANIKOLAOU 1985).

In the grasslands of Mt Menikion, dominant combinations of *Cirsium* and *Ranunculus* species can very often be seen. These combinations mainly occur at places where the relief has a low slope or is flat. These combinations can also be found in places where animals are stabled, watered or milked. In these places plants which are rarely, or not at all eaten by animals can be found.

Finally, we must say that plant associations registered in the study area do not have a definite

Table 5
Ass. Genisto carinalis - Bruckenthalietum spiculifoliae

Quadrat n°	1	2	3	P	L	C
Altitude	1650	1600	1600	R	I	H
Exposition	N	NW	NW	E	F	O
Inclination (%)	10	20	20	S	E	R
Size of the quadrats (m2)	50	50	50	E		O
Cover %	70	80	90	N	F	L
				C	O	O
				E	R	G
					M	Y
Creeping shrubs						
<i>Bruckenthalia spiculifolia</i>	2.4	1.2	1.2	V	NP	Balk.
<i>Vaccinium myrtillus</i>	1.2	r.2	1.2	V	Ch	Circumbor.
<i>Genista carinalis</i>	r.2	r.2	r.2	V	Ch	E Balk.-W. Tu
<i>Rosa arvensis</i>	+1	+1	.	IV	NP	Submedit.-Subatl.
<i>Juniperus communis</i> subsp. <i>nana</i>	.	+3	.	II	Ph	Subbor.
<i>Daphne oleoides</i>	.	+2	.	II	Ch	C Asiat.-Medit.
<i>Genista depressa</i>	r.2	.	.	II	Ch	Balk., Circumbor.
<i>Thymus cherlerioides</i>	r.2	.	.	II	Ch	Balk., (po.)
Species of grasslands						
<i>Festuca macedonica</i>	+2	+2	+2	V	H	NE, Gr
<i>Bellardiochloa variegata</i>	1.2	1.2	+2	V	H	Praealp.
<i>Lathyrus pratensis</i>	.	1.2	1.2	IV	H	Paleotemp.
<i>Dianthus petraeus</i> subsp. <i>orbelicus</i>	.	1.1	1.1	IV	H	Balk.
<i>Brachypodium pinnatum</i>	.	1.2	1.1	IV	H	Eurasiat.
<i>Avenula pubescens</i>	.	+2	r.2	IV	H	Eurosib.
<i>Hypericum barbatum</i>	.	+2	+2	IV	H	SE Europ.
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	1.2	.	1.2	IV	H	Eurasiat.
<i>Plantago holosteum</i>	+2	.	+1	IV	H	SE Europ.
<i>Bromus riparius</i>	1.2	.	1.2	IV	H	Subpo.
<i>Deschampsia flexuosa</i>	.	1.2	+2	IV	H	Subcosmopol.
<i>Anthyllis vulneraria</i> subsp. <i>pulchella</i>	+2	1.2	.	IV	H	Euri.-Medit.
<i>Sesleria latifolia</i>	1.2	.	1.2	IV	H	Bu, Ju, Cr
<i>Potentilla detommasii</i>	+2	+2	.	IV	H	Balk.
<i>Asperula purpurea</i> subsp. <i>purpurea</i>	+2	+2	.	IV	Ch	SE Europ.
<i>Hypericum olympicum</i> forma <i>uniflorum</i>	.	+2	+2	IV	H	Balk.-Anatol.
<i>Alyssum montanum</i>	+2	r.2	.	IV	Ch	Submedit.
<i>Knautia ambigua</i>	+1	+1	.	IV	H	Bu, Ju, Gr
<i>Antennaria dioica</i>	1.2	.	+2	IV	Ch	Circumbor.
<i>Hieracium cymosum</i> subsp. <i>microsabinum</i>	+2	.	.	II	H	Europ.
<i>Alchemilla flabellata</i>	+2	.	.	II	H	SC Europ.
<i>Carex humilis</i>	+2	.	.	II	H	Eurasiat.
<i>Vincetoxicum hirundinaria</i> subsp. <i>nivale</i>	+1	.	.	II	H	Eurasiat.
<i>Centaurea pindicola</i>	+1	.	.	II	H	Al, Gr, Ju
Species of forest						
<i>Trifolium alpestre</i>	+2	1.2	.	IV	H	Europ.-Caucas.
<i>T. medium</i> subsp. <i>balcanicum</i>	.	r.2	+2	IV	G	Balk.
<i>Luzula multiflora</i> subsp. <i>multiflora</i>	1.2	.	1.2	IV	H	Circumbor.-Anatol.
<i>Luzula sylvatica</i> subsp. <i>sylvatica</i>	.	+2	r.2	IV	H	SE Europ.
<i>Viola tricolor</i> subsp. <i>macedonica</i>	.	+2	r.2	IV	H	Balk.
<i>Primula veris</i> subsp. <i>columnae</i>	+2	+2	.	IV	H	N Medit.-Mont.
<i>Fragaria vesca</i>	.	+2	.	II	H	Eurasiat.
<i>Digitalis viridiflora</i>	.	r.1	.	II	H	Balk.
<i>Euphorbia amygdaloides</i>	.	+2	.	II	Ch	Eurasiat.

status. Our deduction is based on limited data from a small area of the district. However, we gave them a name which made classification possible. Some taxa have been connected by classification which has a diagnostic value. This will help to define the diagnostic status of every group, but only if a complete study of NE Greece is undertaken.

The mountain-subalpine calcareous grasslands, can be found at lower altitudes under the influence of man and animals. These grasslands on the high mountains of SE Europe, although similar to the alpine meadows (for ecological, physiognomic and floristic aspects), have to be studied separately, according to HORVAT *et al.* (1974), because of the large contribution made by Balkanic species to the flora.

As far as the grasslands of Mt Menikion are concerned, the lack of data and the absence of survey on NE Greece grasslands, create some questions. This is why it is difficult for us to estimate the phytogeographical value of these meadows. We hope that in the future more surveys will be carried out in N and NE Greece so that the phytogeographical value can be estimated. According to HORVAT *et al.* (1974), *Caricetalia curvulae* BR.-BL. 1948 has been replaced by *Seslerietalia comosae* SIMON 1957 (SIMON 1957) on the high mountain ranges of Albania, Macedonia, Bulgaria, Serbia, and Greece. The characteristic species of *Caricetea curvulae* have been replaced by endemic species of SE Europe because of a change towards a more Mediterranean climate.

The associations on Mt Menikion are very interesting for their floristic and phytogeographical aspects. Mt Menikion which is complex to a large degree, has a high number of species from E Macedonia, C and NE Greece as well as from all of the Balkanic district. This fact emphasizes the significance of the Mt Menikion grasslands. A phytosociological study of the neighbouring mountain ranges is needed for the definite interpretation of the grasslands' vegetation. A similar opinion has also been expressed by QUEZEL (1989).

Aknowledgements

Sincere thanks are due to Prof. Dr. H. Scholz (various grasses), Dr. Th. Raus Berlin for assistance in the identification of critical specimens, as well as Prof. Dr. P. Quézel Marseille for his comments on the text.

The field work was supported financially by the Greek Ministry of Agriculture.

REFERENCES

- BRAUN-BLANQUET J. (1948).- La végétation alpine des Pyrénées orientales. Est de Estudios pyrenaicos.-Barcelona
- BRAUN-BLANQUET J. (1964).- Pflanzensoziologie-Grundzüge der Vegetationskunde. Wien, New York : 865 S.
- BONDEV I. (1966).- Die Hochgebirgs-Pflanzendecke des Berkovischen und Ciprovischen Gebirges.-Izv. Bot. Inst. BAN, Sofia, 16, 79-169 (Bulg.).
- DE BOER H. (1970).- Geologisch-petrographische Untersuchungen im Rhodope-Massiv Griechisch-Ostmazedoniens-Geol. Jb. 88 : 43-79.
- EMBERGER L. (1955).- Une classification biogéographique des Climats. Rec. Trav. Lab. Bot. Géol. Zool. Univ. Montpellier 7 : 3-43.
- EMBERGER L. (1959).- Orientation actuelle au service de la C.G.V. de la cartographie phytosociologique appliquée. Bull. Serv. Carte phytogéogr. Sér. B : 5 (2).
- HORVAT I. (1949).- Bioloski odnosi iz medu sume i planin skih pasnjaka. Sumarstvo. Beograd, 3 : 1-12.
- HORVAT I. (1958).- Ein Beitrag zur Kenntnis der relikten Kiefer-und Fichtenwälder der Mala Kapela in Kroatien. Sum. list, Zagreb, 7-9 : 225-250 (Kroat.).
- HORVAT I. (1960).- La végétation alpine de la Macédoine dans l'aspect des recherches contemporaines. Actamus. mac. scient. nat. Skopje, 6, 163-203 (Kroat.).
- HORVAT I., GLAVAC V. & ELLENBERG H. (1974).- Vegetation Südosteuropas.-Fischer, Jena u. Stuttgart. 768 pp.
- GANCEV S. (1963).- La végétation de la zone orophyte du Rila nord-ouest. Izv. Bot. Inst. BAN, Sofia, 15-99 (Bulg.).
- GANCEV S. & KOCEV H. (1964).- The plant cover of the woodless part of the Etropole Balkan.-Izn. Bot.Inst. BAN, Sofia, 13, 81-117 (Bulg.).
- KARAGIANNAKIDOU V. & KOKKINI S. (1987).- The flora of the Mount Menikion in North East Greece. Phytion 27(2) : 267-283.

- KARAGIANNAKIDOU V. & KOKKINIS. (1988).- Vegetation and altitudinal zones of Mount Menikion, NE Greece.-*Bot. Helv.* 98 (2) : 149-160.
- KARAGIANNAKIDOU V. (1991).- Analysis of the flora of Mt. Menikion NE Greece. *Saussurea* 22 : 33-42.
- KITANOV B. (1943).- Varhu rastitelmost'ta naplaninata Boza-Daga va istocna Makedonija. *God. Sofijsk. Univ Fiz.-Mat. Fak. (Estestv. Istorija* 39 (3) : 169-291.
- KOSSMAT TF. (1924).- *Geologie der zentralen Balkan Halbinsel.* Berlin.
- MAVROMMATIS G. (1980).- The bioclimate of Greece. *Dassiki Erevna* supp. 1-63 annexe. Athens (in Greek).
- PAPANASTASIS V. (1981).- Species structure and productivity in grasslands of northern Greece. In Margaris, N.S. & Mooney H.A. (eds.), *Components of productivity of Mediterranean-Climatic region-Basic and applied aspects.* T : VS 4, Dr. W. Junk Pub., p. 205-217.
- PAPANASTASIS V. (1982).- Productivity of the grasslands in relation with rain and temperature of air in north Greece. Dozent dissertation. Thessaloniki (in Greek).
- PAPANASTASIS V., HALYVOPOULOS G. & TEPELE A. (1986).- Range resources of the district Drama. *Inst. Forest. Researches.* Thessaloniki (in Greek).
- PAPANIKOLAOU K. (1985).- Contribution to the flora of Mount Pangaion (Pangeon), North East Greece. *Ann. Musei Gulandris* 7 : 67-156.
- PIGNATTI S. (1982).- *Flora d'Italia.* I-III. Edagricole Bologna.
- QUEZEL P. (1964).- *Végétation des Hautes* Montagnes de la Grèce méridionale. *Vegetatio* 12, 5-6 : 289-386.
- QUEZEL P. (1967).- La végétation des hauts sommets du Pinde et de l'Olympe de Thessalie. *Vegetatio* 14, 1-4 : 127-228.
- QUEZEL P. (1969).- La végétation du massif du Bela Voda (Macédoine nord occidentale). *Biol. Gallo-Hellen* 2 (2) : 93-112.
- QUEZEL P. (1989).- Contribution à l'étude phytosociologique des pelouses écorchées culminales du massif du Falakron. *Bios Thessaloniki*, annexe, Vol. 1 : 187-193.
- QUEZEL P. & CONTANDRIOPOULOS J. (1965).- Contribution à l'étude de la flore, du Pinde Central et Septentrional et de l'Olympe de Thessalie. *Candollea* 20 : 51-90.
- QUEZEL P. & BARBERO M. (1985).- Carte de la végétation potentielle de la région Méditerranéenne. Feuille No 1 : Méditerranée orientale.
- RAUS Th. (1987).- Gipfel Vegetation des Ossa Gebirges im Vergleich zum Olymp (Thessalien, Griechenland). *Munstersche Geor. Arbeiten* 27 : 199-206.
- RECHINGER K.H. fil (1939).- Zur Flora von Ostmazedonien und Westthrazien. *Bot. Jahrb. Syst.* 69 (4) : 419-522 +3 Tafeln.
- SIMON T. (1957).- Über die alpinen Pflanzengesellschaften des Pirin Gebirges. *Acta bot. Acad. Sc. Hungar* 1-2 : 159-189.
- STRIDA. (ed.) (1986).- *Mountain Flora of Greece I.* Cambridge University press.
- STRIDA A. & KIT TAN (eds.) (1991).- *Mountain Flora of Greece II.* Edinburgh University press.
- TUTIN T.G. *et al.* (eds.) (1964-1980).- *Flora Europaea I-V.* Cambridge.

The vegetation of the Comacchio Saltern (Northern Adriatic coast, Italy)

Filippo PICCOLI*, Nicola MERLONI** and Mauro PELLIZZARI***

ABSTRACT

The vegetation of the Comacchio Saltern was studied with the phytosociological method and the data processed with numerical methods. In this biotope, whose activity of salt production was terminated in 1984, seven associations have been found, some having marked phytogeographic interest, namely *Puccinellio convolutae* - *Arthrocnemum glauci* with the subassociations *typicum* and *halocnemetosum strobilacei*. The main ecological factors which determine the various distributions of the vegetational types are the level and salinity of the water.

KEYWORDS : halophilous vegetation, ecology, numerical analysis, saltern, Northern Adriatic coast.

RÉSUMÉ

La végétation de la Saline de Comacchio a été étudiée selon la méthode de Braun-Blanquet. Les relevés ont été classés par des méthodes d'analyse numérique. Dans ce biotope dont la production du sel a été arrêtée en 1984, 7 associations ont été mises en évidence, quelques-unes entre elles très intéressantes au point de vue phytogéographique et en particulier *Puccinellio convolutae* - *Arthrocnemum glauci* subass. *typicum* et *halocnemetosum strobilacei*. Les principaux facteurs écologiques qui déterminent la distribution des types de végétation sont le niveau et la salinité de l'eau.

MOTS-CLES : végétation halophile, écologie, analyse numérique, saline, côte nord-adriatique

INTRODUCTION

The Comacchio Saltern was created in 1810 to deal with the salt shortage resulting from war. It was set up in a part of the northeast territory of the Valli di Comacchio, well-suited to this purpose (figure 1). These basins spread out peacefully and are in communication with the Adriatic Sea by means of locks. Their water is characterized by shallow depth and salinity that

varies in the course of the year. The territory of the Saltern (518 ha) is structurally composed of areas having various configurations in relation to the different production phases of salt : the storage basins and the first evaporation ponds present irregular morphologies and reveal their membership in the biotope from which they originate, while the second and third evaporation ponds, the salting basins and the canal system correspond to man-made structures having a very regular morphology.

The activity of salt production proceeded for 174 years, until 1984, when the State Monopoly decided to suspend it with the consequent

* Istituto di Botanica dell'Università, Corso Porta Mare, 2
44100 Ferrara, Italy.

** Piazza A. Costa, 15 - 48015 Cervia, Italy.

*** Via Assiderato, 29 - 44100 Ferrara, Italy.

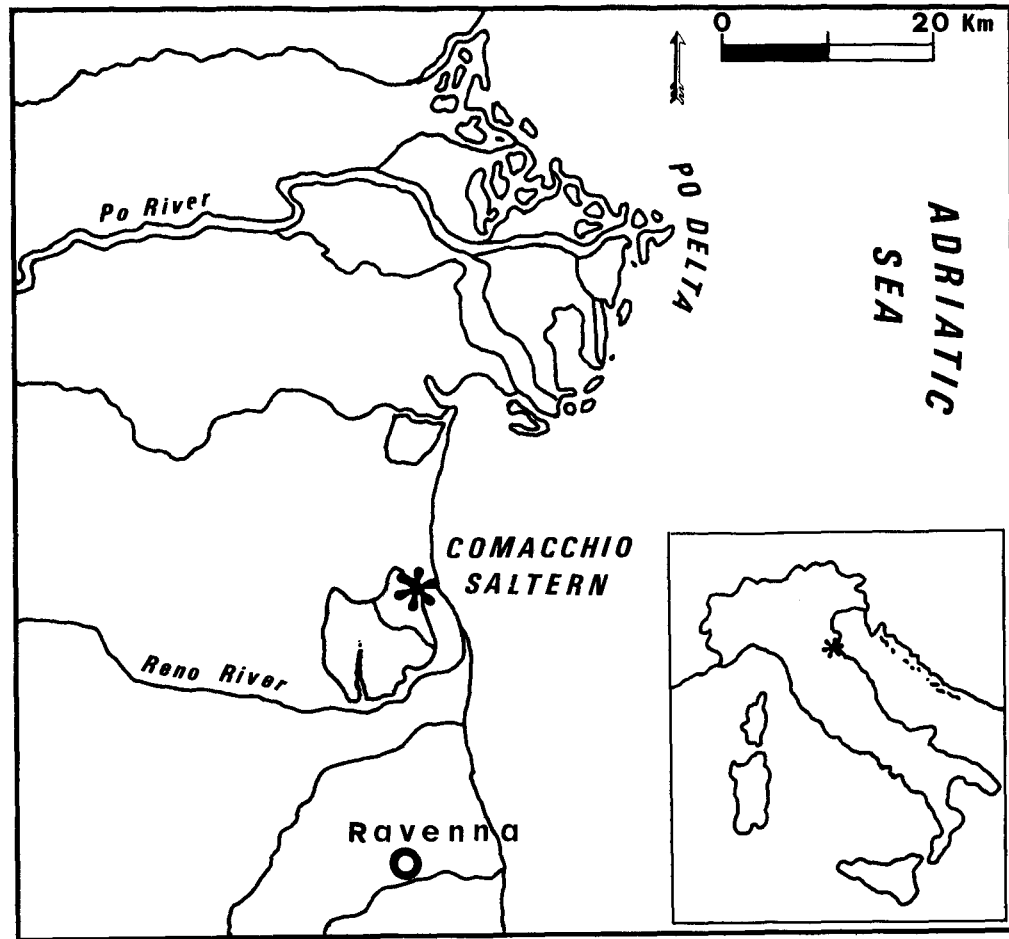


Figure 1.- Map showing the Comacchio Saltern and its surrounding area

shut-down of the production plants and general abandon of the site. Recently there have been many requests for the rehabilitation and betterment of the Saltern, mainly for didactic and conservation purposes. It is, in fact, an environment that offers great possibilities for nature study, as well as cultural and socio-economic interest. The Comacchio Saltern is included in one of the six stations of the Regional Park of the Po Delta and is situated in proximity of a recently restored open-air museum complex. An itinerary in this area evidences the attractions of the lagoons which, as is well-known, constitute an important wetland of international renown as established by the Ramsar Convention.

Specific flora and vegetation research has never been carried out on the territory in question; only a few mentions can be found in VALLIERI (1987) and ROSSI *et al.* (1988).

CLIMATE

The study area has a submediterranean climate. The climatic data collected during the period 1961-1980 at Valle Pega (circa 7 km away) are summarized in the diagram of figure 2, which clearly shows that the precipitation has three maximums with a marked period of drought in summer.

FLORA

Due to the strongly limiting factor of the high salt content in the water and soil, the flora consists predominantly of halophilic species. Where the influence of the salt factor diminishes, salt-tolerant species develop as well as a considerable contingent of nitrophilic species, diffused in the vicinity of the man-made structures and paths connected with the salt production activity.

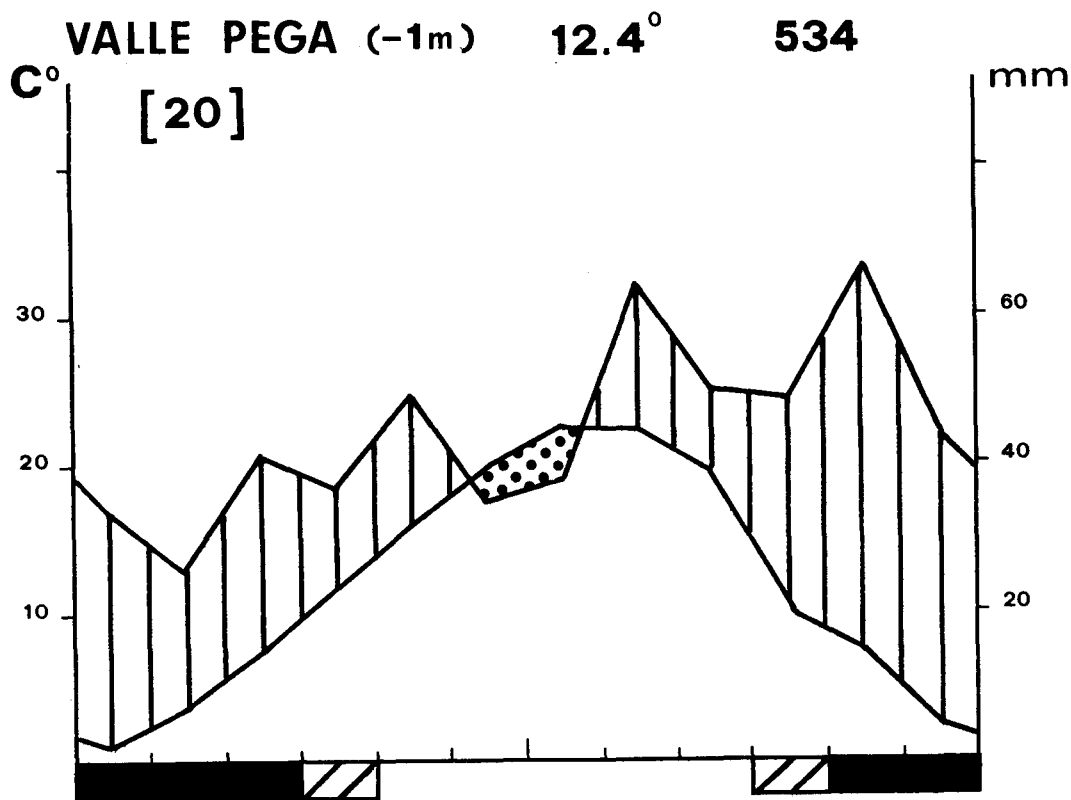


Figure 2.- Climodiagram referred to Valle Pega

The list of the species that have been counted amounts to 140 taxa, of which 5 new species for the province of Ferrara are worthy of special mention :

Centaurium tenuiflorum (Hoffmg. et Link) Frietsch - paleotemperate species rare in Italy.

Tragopogon dubius Scop. - pontic species rare in Italy.

Both species are diffused in the *Elytrigia atherica* -community.

Linum strictum L. subsp. *corymbulosum* (Rchb.) Rouy - Stenomediterranean species considered rare in northern Italy. Present on the banks and paths arid during the summer season.

Halocnemum strobilaceum (Pallas) Bieb. Submediterranean species rare in Italy, diffused in the southern end of the peninsula, Sicily and Sardinia. CORBETTA (1976) cited it for the Emilia-Romagna coast in the province of Ravenna, while recently ARRIGONI *et al.* (1985) noted it for the coast of Tuscany. The Comacchio Saltern is the northernmost station on the Medi-

terranean coasts found to date. It is diffused in the *Puccinellio convolutae-Arthrocnemum glauci* on the low banks of the second evaporation ponds, where the soil presents salt efflorescence in summer.

Anthriscus caucalis Bieb. - Paleotemperate species rare in Italy, diffused in zones containing a lot of rubble.

Arundo pliniana Turra, *Bupleurum tenuissimum* L. and *Inula conyza* DC. are also rare locally. Among the species protected by Regional Law there are *Limonium serotinum* (Rchb.) Pign., *L. virgatum* (Willd.) Fourr. and *L. bellidifolium* (Gouan) Dum. Furthermore *Salicornia veneta* Pign. et Lausi is included in the list of species to be safeguarded in accordance with EEC directive nr.92/43.

METHODS

The relevés of the vegetation were carried out following the Braun-Blanquet method.

After eliminating the species present only once with negligible cover values, the relevés were submitted to classification and ordering. The former was performed by the Sum of Squares Agglomeration method based on the chord distance (Euclidean distance on normalized quadrat vectors), the latter by Principal Components Analysis based on the same chord distance matrix. These calculations are based on cover data corresponding to the transformations of the Braun-Blanquet scale as proposed by van der MAAREL (1979). Descriptions of the numerical methods employed are given by ORLOCI (1978) and LAGONEGRO & FEOLI (1985).

The phytosociological syntaxonomy is in accordance with GÉHU *et al.* (1984a, 1984c) whenever possible. Species nomenclature fol-

lows PIGNATTI (1982), except for *Elytrigia atherica* (Link.) Kerguélen and *Salicorniapatula* Duval-Jouve.

RESULTS

Phytosociological evaluation of the vegetation types

The distinct geomorphological features of the evaporation ponds and their separation banks are the basis of the distinction of the plant communities, which can be identified according to the environment in which they develop. A syntaxonomical scheme of the surveyed communities is shown in table 1.

Table 1
Syntaxonomical scheme of the surveyed communities

Thero-SALICORNITEA Pign. 53 em. Tx. in Tx. et Oberd. 1958	
Pioneer halophilic vegetation	
<i>Thero-Salicornietalia</i> Pign. 53 em. Tx. in Tx. et Oberd. 1958	
<i>Salicornion emerici</i> Géhu 1984	
<i>Salicornietum venetae</i> Pign. 1966	
<i>Salicornion patulae</i> Géhu 1984	
<i>Suaedo-Salicornietum patulae</i> (Brullo et Furnari 1976) Géhu nom. nov.	
ARTHROCNETEA Br.-Bl. et Bolos 1957	
Perennial halophilic vegetation on saltmarshes	
<i>Arthrocnemetalia fruticosi</i> Br.-Bl. 1931 corr. Bolos 1957	
<i>Arthrocnemion fruticosi</i> Br.-Bl. 1931 em. Riv.Mart. <i>et al.</i> 1980	
<i>Puccinellio festuciformis-Arthrocnemetum fruticosi</i> (Br.-Bl. 1928) Géhu 1976	
<i>Puccinellio convolutae-Arthrocnemetum glauci</i> Br.-Bl. (1928) 1933 Géhu nom. nov.	
JUNCETEA MARITIMI Br.-Bl. 1952	
Salty meadows	
<i>Juncetalia maritimi</i> Br.-Bl. 1931	
<i>Puccinellion festuciformis</i> Géhu et Scopp. 1984	
<i>Limonio-Puccinellietum palustris</i> (Pign. 1966) Géhu et Scopp. 1984	
<i>Agropyro-Artemision coerulescentis</i> (Pign. 1953) Géhu et Scopp. 1984	
<i>Limonio-Artemisietum coerulescentis</i> (Pign. 1953) Géhu et Scopp. 1984	

Halophytic vegetation

Salicornietum venetae (Table 2, relevés 1-5)

This association sees the absolute predominance of the characteristic species *Salicornia veneta*, an annual halophyte endemic to the North Adriatic coast, recognized and described recently by LAUSI (1969) and belonging to the group of tetraploid *Salicornia* becoming bright

red at the end of summer. *Puccinellia palustris* and *Arthrocnemum fruticosum* follow with decisively low cover values.

The specific endemism of *Salicornia veneta* also corresponds to the endemism of the association, which has been found in the lagoons of Venice and Marano but also extends to the saltmarshes of Comacchio and the Ravenna coast (PICCOLI *et al.*, unpublished data).

Salicornietum venetae grows on either slimy or clayey saline soils, which are flooded at length during the adverse season but which dry out during summer, the period when the characteristic polygonal-shaped cracks occur. On the whole the plant community is easily noticeable since at the end of summer it presents in uniform populations, garishly tending toward a red colour, at times very thick at times interrupted by zones with no vegetation.

It has been observed in the northern zone of the Saltern in a few second evaporation ponds.

GÉHU (1989) and GÉHU *et al.* (1984 b) emphasize the high nature study value and biogenetic interest of this type of vegetation, whose distribution is so limited in space.

Suaedo-Salicornietum patulae (Table 1, relevés 7-8)

An association characterized by *Salicornia patula*, an annual pioneer halophyte belonging to the diploid *Salicornia* group distributed in the Mediterranean area (GÉHU, 1989).

In comparison with the previous association this community develops at a higher bionomic level on soils that dry out to a greater degree and more rapidly during the course of the summer.

In the Saltern *Suaedo-Salicornietum patulae* is quite rare, occupying a few spaces in the *Salicornietum venetae* realm, where the soil is higher and thus subject to a briefer period of submersion. For this reason only two relevés were performed and the characteristic species was found alone or in the company of very few other plants.

It is a community that is not rare in the Italian coastal zones (GÉHU *et al.* 1984a).

Puccinellio festuciformis-Arthrocnemum fruticosi (Table 2, relevés 10-22)

Association of perennial halophytes that develop on the saltmarshes with soil that is usually dry on the surface during summer, but moist in depth.

The leading species are *Arthrocnemum fruticosum* and *Puccinellia palustris* (= *P. festuciformis* subsp. *festuciformis*), respectively characteristic and differential of association. The latter species, being endemic to the upper Adriatic, qualifies numerous North Adriatic halophilic associations with its presence which, in this way,

acquire definite phytogeographic boundaries (GÉHU *et al.* 1984b).

This paucispecific community is widely diffused along the remaining Italian coasts where, however, *P. palustris* is replaced by *P. convoluta*.

In the Saltern two subassociations can be distinguished: *typicum* (Br. Bl. 1952) GÉHU 1976 (relevés 10-17) in the more humid places with respect to the subassociation *arthrocnetosum glauci* GÉHU 1976 (relevés 18-22) characteristic of a higher bionomic level and more arid soil during the summer. Rarely developed on the banks of the ponds, this association is for the most part present on the saltmarshes in the western sector.

Puccinellio convolutae - Arthrocnemum glauci (Table 2, relevés 23-41)

Association of perennial halophytes that develops on the low banks with a very salty soil, usually dry during the summer. In comparison with the previous association, it takes root at a higher bionomic level in situations with southern exposure.

The leading species is *Arthrocnemum glaucum* as characteristic; the differential species *Puccinellia convoluta* is totally lacking, but it should be said that it is also quite rare within the association nationally.

This association is known only for southern Italy and the islands (GÉHU *et al.* 1984a). This should be put in relationship with the thermophilia of the characteristic species, which is particularly favoured here by the markedly halomorphic soil conditions. Its presence in the Saltern is thus of particular phytogeographic interest. Here it presents in two subassociations: *typicum* GÉHU *et al.* 1984 (relevés 23-36), richer in species than the poorer *halocnetosum strobilacei* GÉHU *et al.* 1984 (relevés 37-41), and also able to push itself onto soils showing a salt efflorescence on the surface during summer, as in the second evaporation ponds.

The presence of the *halocnetosum* subassociation, discovered for the first time in the province of Ferrara, increases the nature study interest and adds a Mediterranean note to the territory surveyed.

The Comacchio Saltern represents the northernmost station of this vegetational unit found diffused in the Mediterranean area, and should be adequately safeguarded.

Limonio - Puccinellietum palustris (Table 2, relevés 6-7)

Meadow dominated by the perennial halophilic grass *Puccinellia palustris* which develops on slimy-clayey soils with long periods of flooding and a variable, but in general modest, salt content. It is accompanied by a few species and a predominant layer of green algae, *Ulva*les, which covers the soil at the base of the plant. This confirms the marked hygrophilia of this community, analogous to what is found in similar populations in «Sacca di Goro» (PICCOLI *et al.*, 1991).

Also *Limonio-Puccinellietum* is to be considered an association endemic to the Northern Adriatic, as it is diffused only in the salty coastal environments from the Ferrara area up to Gorizia coast and for this reason it merits all the attention of conservation as a highly significant element of the biologic heritage (GÉHU *et al.*, 1984b).

In the Saltern it covers modest surfaces situated in the northeast sector.

Limonio-Artemisietum coerulescentis (Table 2, relevé 42)

Dense meadow that develops along the banks not subject to prolonged flooding even during the unfavourable seasons. The characteristic species of association is *Artemisia coerulescens* whereas *Limonium serotinum* is considered a differential species. The latter is lacking in the only relevé it was possible to perform in the Saltern (in the vicinity of the eastern basins), due to the meagre surface area covered by this community, which is, however, well-documented in the Comacchio saltmarshes (CORBETTA, 1968), the Venetian lagoons (GÉHU *et al.*, 1984b), and the Bertuzzi saltmarshes (PICCOLI *et al.*, unpublished).

In general the higher banks of the Saltern are covered by a type of meadow which is very diffused and where *Elytrigia atherica*, which appears here as characteristic of a higher order, takes the upperhand to make up framing belts that are problematic and uncertain syntaxonomically.

Halotolerant vegetation

Elytrigia atherica- community (Table 2, relevés 43-51)

This is a community whose meadow physiognomy is totally given by the grass *Elytrigia*

atherica, a species that tolerates a certain saline content but that cannot be considered a real halophyte. The numerous species that accompany it are quite heterogeneous: a part are typical halophytes, another halotolerant, and many gravitate in the classes of nitrophilic and infesting vegetation or mesophytic meadows.

In agreement with PIGNATTI (1966), who described analogous populations in the Venetian lagoon, *Agropyron littorale*-community, *Elytrigia atherica*-community, is not a real association. The weak salinity allows the infiltration of quite varied elements which, in any case, except for *Dactylis glomerata*, are never constant in their presence.

Very similar meadows are diffused in all the saltmarshes of the Po Delta, and on the sandy areas behind the sand dunes (FERRARI *et al.*, 1985; PICCOLI *et al.*, 1991).

Aeluropo littoralis-Agropyretum pungentis Corbetta and Pirone 89, described for the Ionic coast (CORBETTA *et al.*, 1989), presents decisively halophilic characteristics and does not seem to have analogies with our populations.

In the Saltern this type of vegetation covers nearly all the banks surveyed which, if left unattended, with the passing of time tend to host more complex shrubby communities belonging to the *Prunetalia spinosae* order; this evolution can be observed in the vicinity of «Casa Bianca», where species introduced as *Elaeagnus angustifolia* are also present.

Ecological Remarks

From the cluster analysis (Table 2), the following emerges: at the higher hierarchic level the relevés appear divided in two groups: a more consistent one (41 relevés) which includes the most markedly halo-hygrophilic situations and a smaller one (10 relevés) of populations freer from water.

In the first group, starting from the left we have the associations more linked to water: *Salicornietum venetae* (relevés 1-5), *Limonio-Puccinellietum palustris* (relevés 6-7), and *Suaedo-Salicornietum patulae* (relevés 8-9). These three communities are directly connected to *Puccinellio festuciformis-Arthrocnemetum fruticosi*, subdivided in the *typicum* (relevés 10-17) and *arthrocnemetosum glauci* (relevés 18-22) subassociations. The resulting group is fairly clearly separated from the following group, consisting of *Puccinellio convolutae*-

Arthrocnemum glauci (relevés 23-41). Within this association it is possible to distinguish a group of relevés characterized by the high presence of *Halocnemum strobilaceum* (*halocnemetosum* subassociation, relevés 37-41) extremely interesting in terms of phytogeography.

The second group of relevés includes *Limonio-Artemisietum coerulescentis* (relevé 42) and the *Elytrigia atherica* community (relevés 43-51). In both cases it is a matter of situations free of water to a great degree, and which usually appear on the most surveyed paths and knolls.

It seems evident from the clusters that the different populations are ordered from left to right according to a decreasing degree of hygrophilia.

Also the ordering procedure (figure 3), considered by various Authors as complementary to the classification procedure, indicates a spatial division of the relevés that it seems can be interpreted in terms of degree of hygrophilia. The relationships of similarity between the relevés and the groups they give rise to also appear to be confirmed.

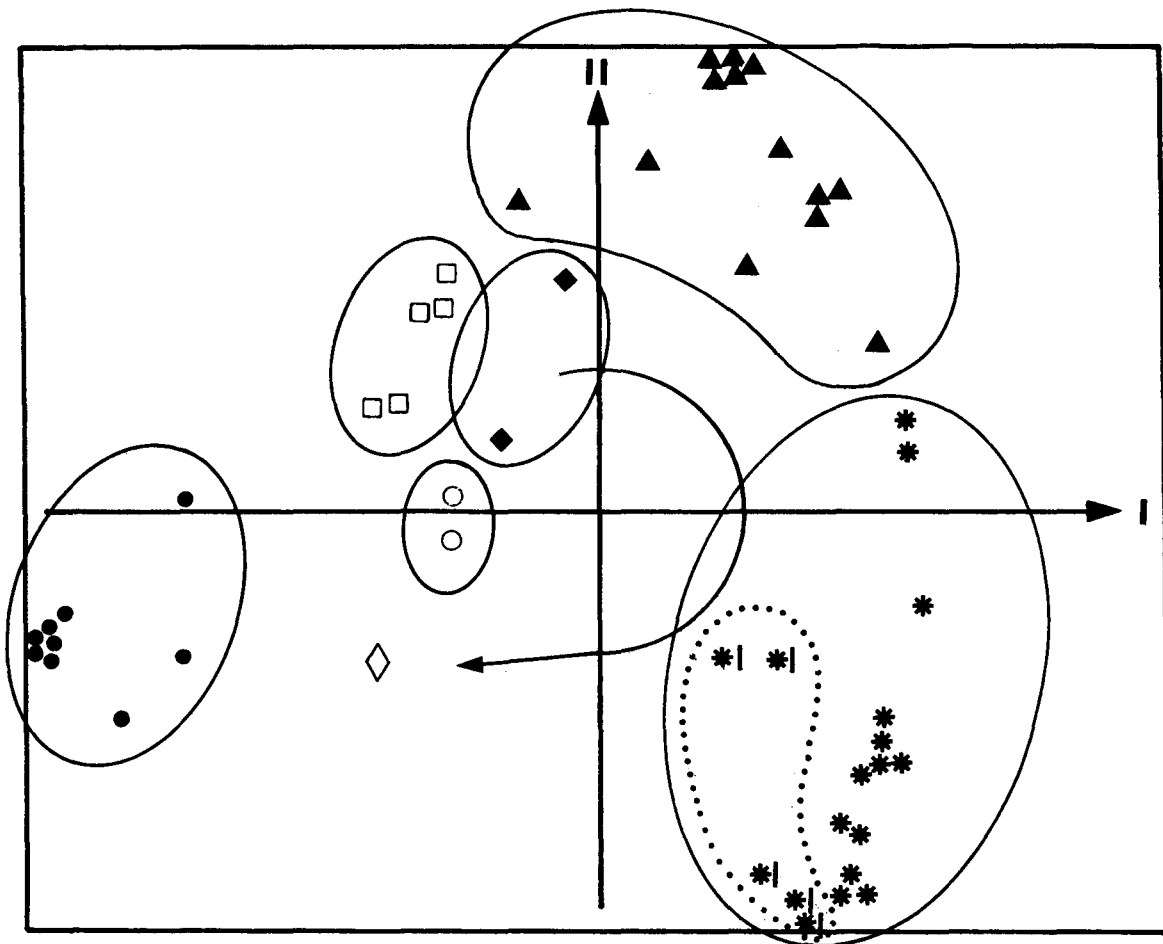


Figure 3.- Ordering of the relevés of the vegetation according to the first two principal components.
 □ *Salicornietum venetae* ; ♦ *Limonio-Puccinellietum palustris* ; ○ *Suaedo-Salicornietum patulae* ;
 ▲ *Puccinellio festuciformis-Arthrocnemum fruticosi* ; * *Puccinellio convolutae-Arthrocnemum glauci*, subass. *typicum* and *| subass. *halocnemetosum strobilacei* ;
 ◇ *Limonio-Artemisietum coerulescentis* ; ● *Elytrigia atherica* - community.

CONCLUSIONS

Although being an environment for the most part artificial, in light of our findings the Comacchio Saltern displays flora and vegetation of unsuspected interest.

The halophilic types that have been found are, in part, common to the ones pointed out in environments with similar ecology (Valli di Comacchio, Valli Bertuzzi, and the «Pialasse» of Ravenna) and, in part, entirely original. The *Puccinellio convolutae-Arthrocnemum glauci* association in particular, never found up to now in the territory of the Po Delta, is highly interesting and its presence seems to be determined, above all, by edaphic causes (salinity) rather than by climatic causes. In fact, this association does not develop in the adjacent Valli di Comacchio which, being exploited for fisheries, receive a supply of fresh water and are regulated for the inlet of sea water. This confirms the «azonal vegetation» character of the halophilic populations, i.e. their widespread geographic distribution, but strictly linked to very particular edaphic conditions which thus assume the role of ecologic factors, absolutely prevalent and determinant.

Considering the extreme rarefaction that the saline environments have undergone in the Northern Adriatic littoral in the last decades, although being an artificial environment in many respects, the Comacchio Salterns represent an impressive natural heritage for their value of «conservative» environment, not only for the flora and specialized vegetation but also for the interesting birds that make their habitat here. Their maintenance as saltmarshes whose hydrology is regulated by man is therefore to be augured, disregarding their direct economic productivity.

The research was supported by a grant of P.I.M. (Programma Integrato Mediterraneo per le zone lagunari dell'Adriatico settentrionale) and M.U.R.S.T. (Ministero Università e Ricerca Scientifica e Tecnologica).

REFERENCES

- ARRIGONI P.V., NARDI E. & RAFFAELLI M. (1985). La vegetazione del parco naturale della Maremma (Toscana) (con carta 1/25.000). Università degli Studi Firenze. Dip. di Biol. Veg. Firenze.
- CORBETTA F. (1968). La vegetazione delle «valli» del litorale ferrarese e ravennate. *Notiz. Fitosoc.* 5 : 67-98.
- CORBETTA F. (1976). Lineamenti vegetazionali della Sacca di Bellocchio (Foce del Reno). In : «Scritti in memoria di Augusto Toschi». *Suppl. alle Ricerche di Biologia della selvaggina*, 7 : 247-270.
- CORBETTA F., GRATANI L., MORICONI M. & PIRONE G. (1989). Lineamenti vegetazionali e caratterizzazione ecologica delle spiagge dell'arco jonico da Taranto alla foce del Sinni. *Coll. Phytosoc.* 19 : 461-521.
- FERRARI C., GERDOL R. & PICCOLI F. (1985). The halophylous vegetation of the Po Delta (Northern Italy). *Vegetatio*, 61 : 5-14.
- GÉHU J.M., (1989). Essai de typologie syntaxonomique des communautés européennes de *Salicornes* annuelles. *Coll. Phytosoc.* 18 : 243-260.
- GÉHU J.M., COSTA M., SCOPPOLA A., BIONDI E., MARCHIORI S., PERIS J.B., FRANCK J., CANIGLIA G. & VERI L. (1984a). Essai synsystématique et synchorologique sur les végétations littorales italiennes dans un but conservatoire. *Doc. Phytosoc.* 8 : 393-474.
- GÉHU J.M., SCOPPOLA A., CANIGLIA G., MARCHIORI S. & GÉHU-FRANCK J. (1984b). Les systèmes végétaux de la côte nord-adriatique italienne, leur originalité à l'échelle européenne. *Doc. Phytosoc.* 8 : 485-558.
- GÉHU J.M., COSTA M., BIONDI E., PERIS J.B. & ARNOLD N. (1984c). Données sur la végétation maritime des côtes méridionales de l'île de Chypre (plages, dunes, lacs salés et falaises). *Doc. Phytosoc.* 8 : 343-364.
- LAGONEGRO M. & FEOLI E. (1985). Analisi multivariata di dati. Manuale d'uso di programmi BASIC per personal computers. Libreria Goliardica, Trieste, pp.182.
- LAUSI D. (1969). Descrizione di una nuova *Salicornia* della laguna Veneta. *Giorn. Bot. Ital.* 103 : 183-188.
- MAAREL van der E. (1979). Transformation of cover-abundance values in Phytosociology and its effects on community similarity. *Vegetatio*, 39 : 97-114.
- ORLOCIL. (1978). Multivariate analysis in vegetation research. Junk, The Hague, 451 pp.
- PICCOLI F., MERLONI N. & GODINI E. (1991). Carta della vegetazione della Sacca di Goro. In : «Studio integrato sull'ecologia della Sacca

- di Goro». Franco Angeli, Milano, 173-204.
- PIGNATTI S. (1966). La vegetazione alofila della Laguna Veneta. *Ist. Ven. Sci. Lett. Art. Cl. Sci. Mat. e Nat.*, 36 : 1-174.
- PIGNATTI S. (1982). *Flora d'Italia. Edagricole*, Bologna, 3 voll.
- ROSSI P., PAIOLA M. & DA ROS O. (1988). Progetto integrato per la valorizzazione ecologica ed il recupero occupazionale dell'ex Salina di Comacchio. Comune di Comacchio (Ferrara).
- VALLIERI V. (1987). La salina, ambiente naturale. In : *C'era una volta, a Comacchio, la Salina Interbancaria Investimenti. Co. Graf. Ed.*, Milano, 140 pp.
-

Recherches microclimatiques et bioclimatiques au niveau de quelques groupements végétaux des zones forestière et supraforestière de l'étage subalpin des Alpes

Henri SANDOZ*

RÉSUMÉ

Après avoir indiqué l'objectif de ses recherches, l'auteur précise les critères qui ont présidé au choix des diverses stations d'étude - stations subalpines caractéristiques, en particulier, du Mélèze d'Europe (*Larix europaea* DC. = *Larix decidua* Mill.), du Pin cembro (*Pinus cembra* L.), du Pin à crochets (*Pinus uncinata* Ramond) et du Pin mugho (*Pinus mughus* Scopoli = *Pinus mugo* Turra) - et donne leur localisation dans les Alpes maritimes et ligures et leurs principales particularités. Ensuite, il compare les diverses stations, d'abord du point de vue de la température de l'air, puis de l'humidité relative de l'air (moyennes, minimums et maximums journaliers et amplitudes diurnes). Des graphiques permettent de suivre facilement l'évolution des moyennes quotidiennes de chacun des éléments du microclimat étudiés au cours de la période de végétation. L'ensemble des résultats exposés met notamment en évidence des différences sensibles entre les divers types de stations, ce qui fournit de précieuses informations sur les exigences climatiques des principaux conifères de haute montagne des Alpes.

MOTS-CLÉS : microclimat, température de l'air, humidité relative de l'air, Alpes, étage subalpin, bioclimatologie, Mélèze d'Europe, Pin cembro, Pin à crochets, Pin mugho

SUMMARY

Microclimatic and bioclimatic researches on some plant communities of the forest and supraforest zones of the subalpine level in the Alps.

After stating the aim of his study, the author defines the criteria used for selecting the various stands - subalpine stands characteristic particularly of the European Larch (*Larix europaea* DC. = *Larix decidua* Mill.), the Cembran Pine (*Pinus cembra* L.), the Hooked-coned Pine (*Pinus uncinata* Ramond) and the Mugho Pine (*Pinus mughus* Scopoli = *Pinus mugo* Turra) - and he gives their localization in the Maritime and Ligurian Alps as well as their main characteristics. He then compares the stands according to their air temperature and their relative air humidity (daily means, minima and maxima and diurnal amplitudes). Diagrams show the evolution of the daily means for every element of the microclimate studied during the vegetation period. Sensible differences between the various types of stands are evidenced ; they give valuable informations on the climatic requirements of the main high-mountain Conifers in the Alps.

KEY-WORDS : microclimate, air temperature, relative air humidity, Alps, subalpine level, bioclimatology, European Larch, Cembran Pine, Hooked-coned Pine, Mugho Pine

ZUSAMMENFASSUNG

Mikroklimatische und bioklimatische Untersuchungen an mehreren Pflanzengesellschaften der Wald- und oberwaldzonen der subalpinen Stufe der Alpen.

Nachdem er den Zweck seiner Untersuchungen ausgeführt hat, legt der Verfasser die Kriterien, die zur Wahl der verschiedenen studierten Standorte gebraucht wurden, fest. Es handelt sich namentlich um typische subalpine Standorte der europäischen Lärche (*Larix europaea* DC. = *Larix decidua* Mill.), der Zirbe (*Pinus cembra* L.), der Hakenkiefer (*Pinus uncinata* Ramond) und der Mugokiefer (*Pinus mughus* Scopoli = *Pinus mugo* Turra), deren Haupteinheiten und Lokalisierung in den See- und ligurischen Alpen gegeben werden. Dann werden die

*Université d'Aix-Marseille III
 Faculté des Sciences et Techniques Saint-Jérôme
 Laboratoire de Botanique et Écologie Méditerranéenne
 U.R.A. C.N.R.S. D 1152 - Case 461
 13397 MARSEILLE CEDEX 20 - FRANCE

verschiedenen Standorte hinsichtlich der Lufttemperatur und relativen Luftfeuchtigkeit untereinander verglichen (tägliche Durchschnitte, Minima, Maxima und Ausdehnungswerte). Graphische Darstellungen erlauben der Abweichung der täglichen Mittelwerte jeder während der Pflanzenwuchsperiode studierten Elemente des Mikroklimas leicht zu folgen. Nach diesen Resultaten, kann man merkliche Unterschiede zwischen den verschiedenen Standortstypen klarstellen, was wertvolle Informationen über die klimatischen Ansprüche der wichtigsten Hochgebirgskoniferen der Alpen bringt.

SCHLÜSSELWÖRTER : Mikroklima, Lufttemperatur, relative Luftfeuchtigkeit, Alpen, subalpine Stufe, Bioklimatologie, europäische Lärche, Zirbe, Hakenkiefer, Mugokiefer

INTRODUCTION

Les données microclimatiques présentées et analysées ici ont été recueillies au cours d'une des multiples campagnes annuelles (en l'occurrence, celle de 1975) effectuées dans le cadre de recherches plus vastes ayant eu pour objectif majeur, dès leur entreprise, d'arriver à une meilleure connaissance biologique et écologique des principaux conifères de l'étage subalpin des Alpes en particulier et des écosystèmes qu'ils constituent : Mélèze d'Europe (*Larix europaea* DC. = *Larix decidua* Mill.), Pin cembro (*Pinus cembra* L.), Pin à crochets (*Pinus uncinata* Ramond) et Pin mugho (*Pinus mughus* Scopoli = *Pinus mugo* Turra sensu *Flora Europaea*) (SANDOZ, 1987). La finalité pratique primordiale de ces recherches est, bien sûr, d'apporter une contribution pour parvenir à une véritable reforestation des hautes régions alpestres grandement dégradées par les activités anthropozoogènes millénaires. Dans ce domaine, comme le faisaient très justement remarquer M. ARBEZ *et al.* (1971), les nombreux problèmes rencontrés «rendent toute investigation lente et délicate» et «un gros effort de recherche est encore nécessaire avant de pouvoir agir à coup sûr».

Ce travail se situe dans la continuité des recherches fondamentales activement menées, surtout depuis le milieu du siècle, en particulier en Autriche et en Suisse. L'ouvrage de W. TRANQUILLINI (1979) constitue une excellente synthèse de base sur les problèmes de l'existence des arbres à haute altitude.

C'est dans la terminaison sud-occidentale de la chaîne des Alpes, et plus précisément dans la haute chaîne des Alpes maritimes et ligures, que les recherches de terrain ont été effectuées (figure 1). Dans ce secteur particulièrement favorisé des Alpes, en effet, les diverses espèces arborescentes étudiées sont rassemblées de façon tout à fait exceptionnelle dans des groupements végétaux typiques.

Sept stations ont été équipées pour l'étude en continu - pendant la période de végétation -

quelques éléments essentiels du microclimat dont, en particulier, la température et l'humidité relative de l'air ambiant qui vont être analysées dans cet article (*). Du fait même de l'emplacement des stations - celles-ci étant inaccessibles pendant l'hiver - il n'a pas été possible de recueillir les données microclimatiques pour l'année entière. Toutefois, en haute montagne, comme en climat continental, «pendant l'hiver, les phénomènes physiologiques sont de toute façon ralentis et presque annulés, que la température soit de + 3°C ou de - 10°C (la plante pouvant être d'ailleurs protégée par la neige)... Sous réserve de l'effet du gel qui peut éliminer certains végétaux, la considération des températures de la période printemps-été est donc beaucoup plus importante que celle de la moyenne annuelle» (OZENDA, 1982).

CHOIX DES STATIONS D'ÉTUDE

Critères de choix des stations

Le choix des stations a été guidé par un double souci : d'une part, avoir la meilleure image phytosociologique du groupement végétal à étudier afin que l'individu d'association soit bien représentatif (**), et, d'autre part, avoir des conditions de «milieu» aussi voisines que possible. Ce deuxième point est très important car, pour comparer entre elles diverses essences forestières, il est évidemment plus facile de se placer dans des conditions relativement identi-

*Une partie du travail concernant la température de l'air ambiant a fait l'objet d'une communication au Colloque international de Climatologie d'Aix-en-Provence, France, 8-10 Juin 1988 (SANDOZ, 1988).

**Dès 1938, M. GUINOCHEZ a montré «que l'on peut accorder une certaine confiance aux comparaisons microclimatiques de deux groupements au moyen de mesures effectuées dans un individu de chacun d'eux, à condition, bien entendu, de les choisir correctement, c'est-à-dire de prendre des individus correspondant aux conditions optima pour tous les autres facteurs ou caractères».

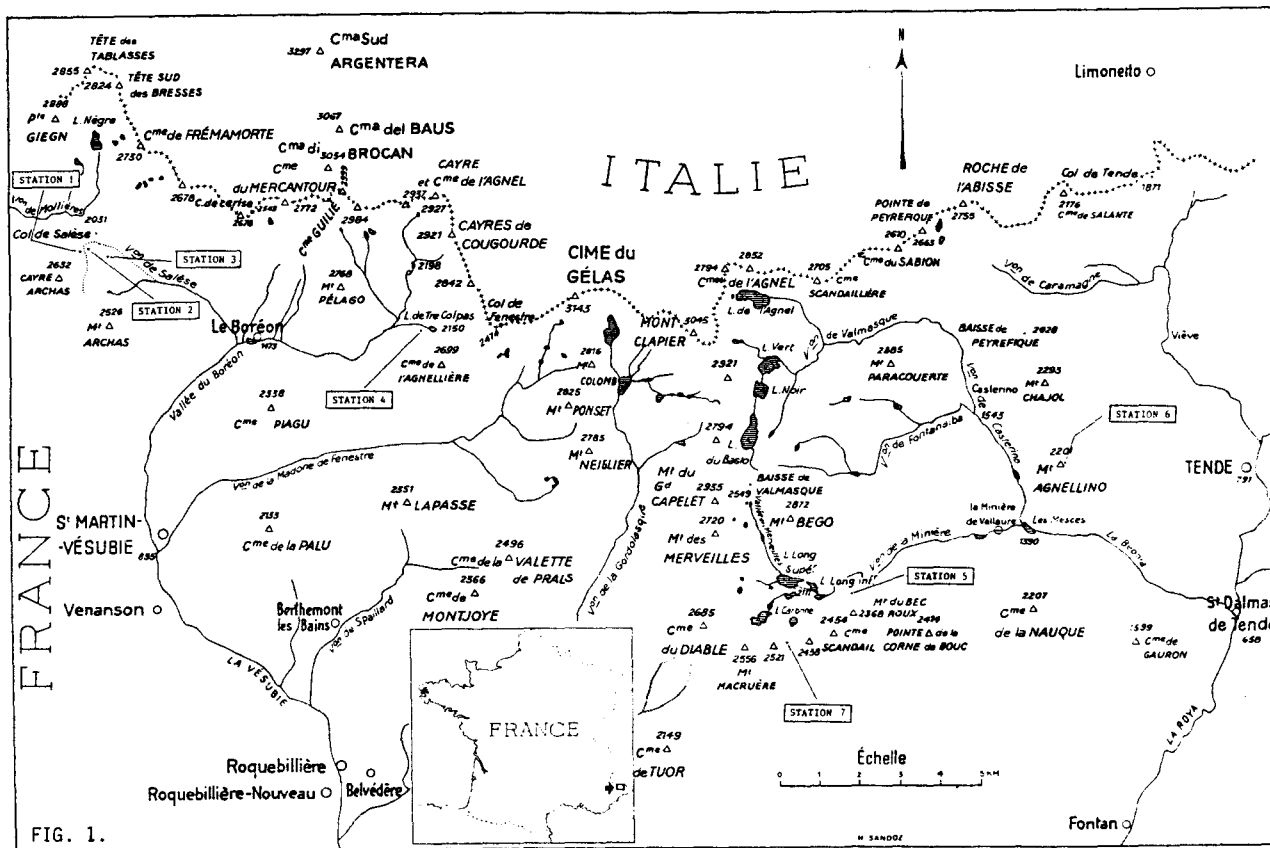


Figure 1.- Carte de localisation des diverses stations subalpines étudiées
 Figure 1.- Localization map of the various subalpine stands studied

ques ou tout au moins assez proches. En effet, si l'on prend le cas du microclimat ambiant, par exemple, comment comparer aisément entre eux un groupement à Pin mugho d'adret et un groupement à Mélèze d'ubac, d'autant plus que chacune de ces deux espèces peut se rencontrer aux deux expositions ? Et, même en choisissant des situations en apparence assez semblables, les interactions entre les paramètres du «milieu» sont si complexes, parfois, qu'il peut être très délicat de donner une explication certaine à tel ou tel fait d'observation.

Du point de vue floristico-sociologique, les stations sont à rattacher à un groupement typique de l'étage subalpin, la Fruticée à *Rhododendron ferrugineum* L. (*Rhodoreto-Vaccinietum* Br.-Bl. 1927).

Ces stations, mise à part la Rhodoraie extrasylvatique, correspondent à de jeunes peuplements des diverses essences étudiées possédant généralement de nombreuses régénérations, ou au moins de très jeunes individus, et qui, de surcroît, sont situés à proximité de peuplements adultes de la même essence. On

peut donc raisonnablement penser que ces jeunes peuplements représentent, eux-mêmes, des peuplements adultes «en puissance» et que les conditions écologiques qui caractérisent la station qu'ils occupent sont propices à l'essence qui les constitue. Il faut aussi préciser que des semenciers des diverses essences existent sur l'ensemble du périmètre étudié. D'autre part, afin que l'interprétation des données recueillies soit la plus claire possible, les emplacements retenus présentent à peu près les mêmes caractéristiques. En particulier, ils sont situés sur des versants dont l'altitude et l'exposition sont assez voisines. Ainsi, l'orientation générale est dirigée vers le Nord et, si l'on excepte la Rhodoraie extrasylvatique qui, pour des raisons évidentes, se trouve à 2300 mètres d'altitude, la dénivellation entre la station la plus élevée (Rhodoraie à Pin mugho du Mont Agnellino, 2190 m) et la station la plus basse (Rhodoraie à Pin mugho du Boréon, 2030 m) est de 160 m, ce qui ne représente pas même 1°C de différence de température en rapport avec l'altitude (si l'on considère que le gradient moyen de la température est de l'ordre de 0,55°C/100 m dans les Alpes, on obtient exactement 0,88°C).

En fin de compte, les stations ont été choisies de manière à ce qu'elles présentent le plus de similitude possible dans tous les domaines et ne diffèrent fondamentalement entre elles que par l'essence elle-même ou, bien sûr, pour la Rhodoraie extrasylvatique, par l'absence d'essence. Ainsi, quatre stations ont d'abord été établies dans la partie centrale du Massif de l'Argentera-Mercantour (région du Boréon), une pour chaque essence. Mais, pour la Rhodoraie extrasylvatique, la meilleure représentation paraissant se situer dans le secteur oriental du Massif, c'est dans le Cirque de l'Enfer, au-dessus du Lac Carbone (Région des Merveilles), que cette station a été retenue. Cette localisation, un peu éloignée des autres emplacements déjà fixés, a contribué à la décision du doublement des stations du Mélèze et du Pin mugho dans les Alpes tendasques (en plus du fait de la représentation particulière de ce dernier dans cette région et de l'intérêt évident de multiplier le nombre de stations).

La méthode même de choix de ces stations doit, par conséquent, permettre de dégager certaines exigences propres à chaque essence car, «quand en deux points on trouve des espèces différentes, il doit bien y avoir des raisons pour cela, autrement dit les conditions de vie pour les végétaux qui s'y trouvent n'y sont pas les mêmes, quels qu'en soient les motifs» (GUINOCHET, 1973). Et si, dans le cas présent, de réelles différences d'ordre climatique sont mises en évidence entre les divers types de stations, il sera légitime de croire que ces différences doivent être prises en considération pour expliquer les causes de la distribution des essences étudiées et qu'elles font ainsi partie des raisons précédemment invoquées.

Description succincte des diverses stations

Sans entrer dans le détail de la composition floristique des diverses stations retenues que l'on peut trouver par ailleurs (SANDOZ, 1987), ne seront donnés ici que les noms et principales caractéristiques des sept groupements végétaux typiques dans lesquels ont été effectuées les recherches microclimatiques exposées plus loin. La localisation géographique de ces sept stations d'étude est facilement repérable sur la carte jointe (figure 1). *N.B.* Pour chacune des stations, sont indiqués : le nom du groupement, le nom courant de la station, l'altitude, l'orientation, la pente en degrés, le substrat et le recouvrement.

1-Stations de la Haute-Vésubie (Région du Boréon)

Station 1 : Mélèze pionnier sur éboulis siliceux

fixé, station «Mélèze» (Salèse), 2110 m, NE-N, 35°, siliceux (granite), 25 %.

Station 2 : Rhodoraie à Pin cembro, station «Pin cembro» (Salèse), 2100 m, N-NE, 50°, siliceux (granite), 70 %.

Station 3 : Rhodoraie à Pin à crochets, station «Pin à crochets» (Salèse), 2050 m, N-NE, 40°, siliceux (granite), 90 %.

Station 4 : Rhodoraie à Pin mugho, station «Pin mugho» (Boréon), 2030 m, N-NW, 34°, siliceux (gneiss), 95 %.

2-Stations de la Haute-Roya (région Tende-Merveilles)

Station 5 : Jeune Rhodoraie à Mélèze, station «Mélèze» (Minière), 2120 m, NW-N, 45°, siliceux (gréseux), 95 %.

Station 6 : Rhodoraie à Pin mugho, station «Pin mugho» (Mont Agnellino), 2190 m, NE-N, 40°, calcaire, 80 %.

Station 7 : Rhodoraie extrasylvatique, station «Rhodoraie extrasylvatique» (Cirque de l'Enfer), 2300 m, N légèrement NE, 42°, siliceux (gréseux), 90 %.

CONDITIONS THERMIQUES ET HYGROMÉTRIQUES ENREGISTRÉES DANS LES DIFFÉRENTES STATIONS

Matériel utilisé

La connaissance du microclimat qui règne au sein d'un groupement végétal ou au niveau d'une plante est essentielle pour la compréhension de leur écologie. Pour déterminer ce microclimat avec précision, il est indispensable de placer les appareils de mesures sous abri, dans des lieux judicieusement choisis et au niveau même des végétaux. Ainsi, généralement, les données fournies par les stations météorologiques - quand il en existe dans la région où les études sont entreprises - ne permettent pas, et pour diverses raisons, de définir ce microclimat. La plupart du temps, l'écologue est donc obligé d'obtenir par ses propres moyens les mesures microclimatiques qui lui sont nécessaires.

Afin que tous les appareils de mesures puissent être mis rigoureusement dans les mêmes conditions et que les informations recueillies dans une station soient comparables avec celles recueillies simultanément dans d'autres stations,

chacune d'elles a été équipée d'un abri météorologique «tout-terrain» spécialement conçu pour ce type de recherches (SANDOZ, 1973) et préalablement testé pour être assuré de la validité des données enregistrées (SANDOZ, 1977).

Pour la mesure et l'enregistrement continu de la température et de l'humidité relative de l'air ambiant, l'appareil utilisé est le thermomètre-hygromètre enregistreur à rotation mensuelle de marque «Maxant». Sur les courbes enregistrées avec cet appareil, on peut apprécier sans risque de confusion le 1/4 de degré Celsius pour les températures et l'unité pour le pourcentage d'humidité relative. Bien évidemment, de fréquents étalonnages de contrôle ont été effectués afin d'assurer la fiabilité des appareils des diverses stations.

Des graphiques vont nous permettre de suivre et de comparer l'évolution des valeurs moyennes quotidiennes de la température et de l'humidité relative de l'air ambiant au cours de la période de végétation. En outre - pour affiner la discrimination des stations et, ainsi, mieux percevoir les différences concernant les exigences climatiques qui distinguent entre eux les principaux conifères de haute montagne des Alpes - les valeurs minimales et maximales journalières ainsi

que les amplitudes de la variation diurne de chacun des éléments du microclimat étudiés ici seront sommairement comparées deux à deux. *N.B.* Les lecteurs désirant avoir une information plus exhaustive pourront se reporter aux tableaux rassemblant toutes les données de base (SANDOZ, 1987).

LA TEMPÉRATURE DE L'AIR

Remarque liminaire

En raison de l'assez forte ventilation qui règne en haute montagne, la valeur de la température de l'air à 2 m de hauteur, ou même à 1,50 m, ne donne qu'une idée très imprécise des conditions réelles de la zone proche du sol où vivent semis et arbres de jeune âge les plus sensibles aux grands contrastes microclimatiques qui s'y produisent. Aussi, pour avoir le meilleur reflet du microclimat ambiant qui régit la mise en place des diverses essences étudiées, l'abri «tout-terrain» utilisé pour ce travail a été fixé au ras du sol, le capteur de la température de l'air se trouvant alors à une quarantaine de centimètres de la base de l'abri. Notons que cette démarche est en accord avec la méthode utilisée en Autriche dans des biotopes comparables depuis longtemps déjà (ouvrage collectif : *Ökologie der Alpinen Waldgrenze*, 1967).

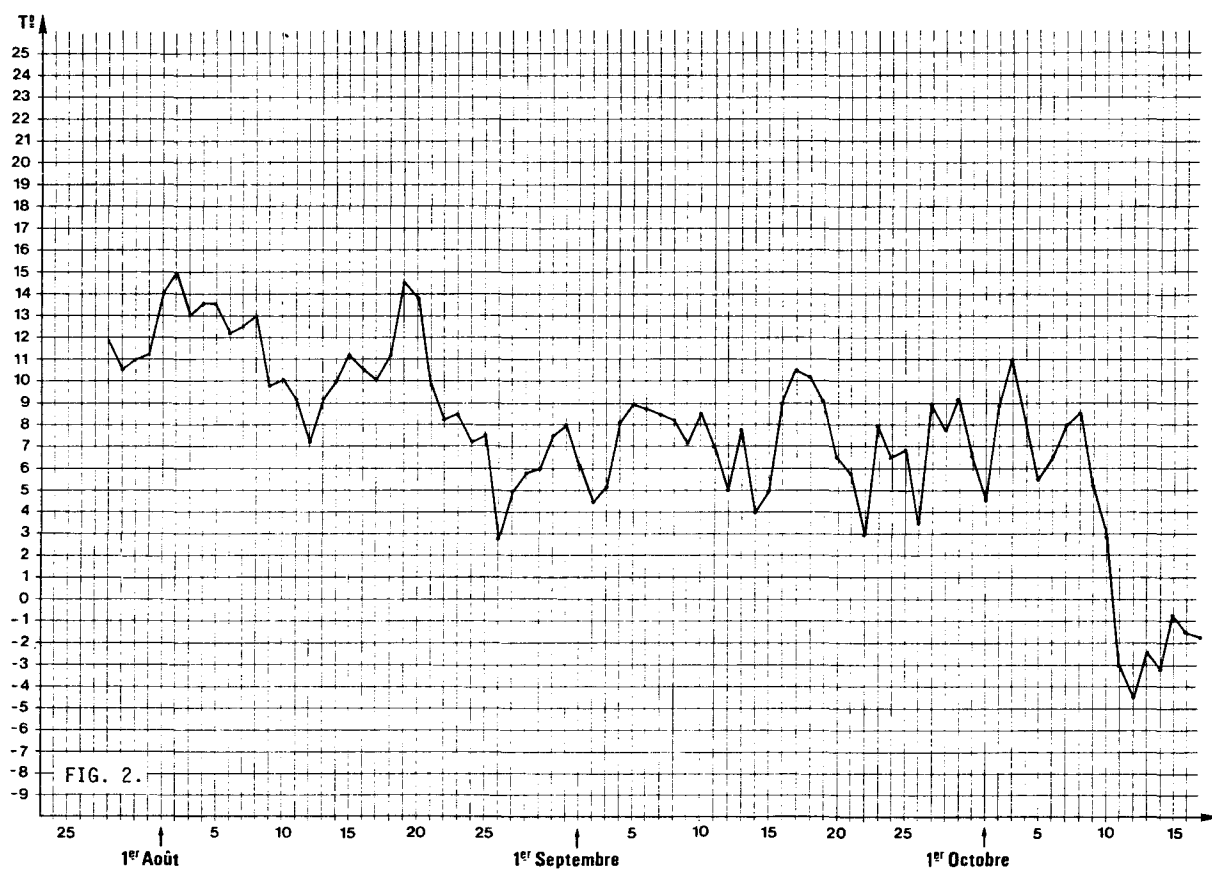


Figure 2. - La température de l'air à la station «Mélèze» (Salèse) (= station 1)
Figure 2. - Air temperature in the «Larch» stand (Salèse) (= stand 1)

Pour les diverses comparaisons concernant la température de l'air, nous prendrons d'abord comme station de référence la station de Mélèze du Haut Vallon de Salèse (= station 1).

1-Comparaison des stations «Mélèze» (Salèse) et «Pin cembro» (Salèse) (figures 2 et 3)

Les graphiques sont très voisins, bien que le profil thermique apparaisse un peu plus contrasté pour le Mélèze. Sur l'ensemble des données, on constate que la température moyenne journalière est un peu à l'avantage de la station du Pin cembro (elle est en effet supérieure dans 45,71% des cas pour cette station et dans 44,29% pour la station du Mélèze, avec 10% de cas d'égalité). Toutefois, si l'on s'en tient aux seules données estivales, la température moyenne est sans conteste plus souvent supérieure à la station du Pin cembro (57,45% des cas) qu'à la station du Mélèze (31,91%), le taux des cas d'égalité restant à peu près le même que précédemment (10,64%); cette situation s'inverse ensuite pour les données automnales. Si l'on note une température moyenne de 15°C pour le Pin cembro et le Mélèze le 2 août, on observe ensuite, par exemple pour les 4, 8, 15 et 18 août, 14,25°C, 12,5°C, 11,75°C, 12,25°C pour le Pin cembro et 13,5°C, 13°C, 11,25°C, 11,25°C pour le Mélèze; puis, 14,5°C pour celui-ci le 19 août et 11°C pour le Pin cembro. Le 3 octobre, la température moyenne est encore de 11°C pour le Mélèze et seulement de 8,5°C pour le Pin cembro et le 8 octobre elle est de 8,5°C pour le Mélèze et de 7,25°C pour le Pin cembro. Concernant les moyennes des creux du profil thermique, elles sont assez voisines. Par exemple, le 12 août, on note 7,25°C pour le Mélèze et 8,5°C pour le Pin cembro; le 26 août, 2,75°C pour le Mélèze et 3,75°C pour le Pin cembro (mais exception le 24 août: 3,5°C pour le Pin cembro et 7,25°C pour le Mélèze); le 26 septembre, 3,5°C chez le Mélèze et 4,25°C chez le Pin cembro ou encore, le 1er octobre, 4°C pour le Pin cembro et 4,5°C pour le Mélèze. La température moyenne minimale observée a été - 4,5°C chez le Mélèze et le Pin cembro, le 12 octobre.

Si l'on considère les valeurs maximales journalières de la température, on remarque que, dans l'ensemble, elles sont plus élevées pour la station du Pin cembro qui présente des maximums supérieurs dans 52,86% des cas étudiés, contre 34,29% pour la station du Mélèze (le reste, soit 12,86%, correspondant à des égalités des maximums); le maximum le plus fort s'observe d'ailleurs dans la station du Pin cembro (21°C le 1er août, contre 20°C pour le Mélèze). En outre, les valeurs minimales de la température sont souvent plus basses pour la station du Pin

cembro (44,29% des cas envisagés) que pour celle du Mélèze (27,14% des cas et égalité des minimums dans 28,57% des cas). Les températures minimales pour la période étudiée ont été observées le 14 octobre: - 8,5°C pour la station du Mélèze et - 7,75°C pour celle du Pin cembro. Enfin, on constate que les amplitudes de la variation journalière de la température sont majoritairement plus fortes pour la station du Pin cembro (57,14% des cas) que pour celle du Mélèze (31,43% des cas et égalité des amplitudes journalières dans 11,43% des cas).

En résumé, si on le compare au Mélèze ayant colonisé une station voisine, le Pin cembro s'est donc installé dans un biotope présentant des températures moyennes quotidiennes souvent supérieures pendant la période estivale, des maximums fréquemment plus élevés, des minimums souvent plus bas et des amplitudes thermiques quotidiennes généralement plus importantes.

2-Comparaison des stations «Mélèze» (Salèse) et «Pin à crochets» (Salèse) (figures 2 et 4)

Ce qui frappe d'emblée, en comparant les deux graphiques illustrant l'évolution des températures moyennes journalières dans ces deux stations, c'est de constater une nette infériorité thermique pour le Pin à crochets bien qu'il soit situé 60 mètres plus bas en altitude. En effet, dans 84,72% des cas, la température moyenne est supérieure à la station du Mélèze, contre seulement 5,56% des cas à la station du Pin à crochets (et 9,72% de cas d'égalité). Les températures moyennes quotidiennes sont donc, à de rares exceptions près, inférieures pour le Pin à crochets. Chez celui-ci la meilleure moyenne atteinte une seule fois (le 2 août) est 14°C (15°C pour le Mélèze), alors que la moyenne minimale absolue pour la période étudiée est de - 5°C le 12 octobre (- 4,5°C pour le Mélèze).

Au sujet des maximums journaliers, ils sont très généralement plus élevés pour la station du Mélèze (73,61% des cas étudiés, contre seulement 9,72% des cas pour la station du Pin à crochets, les cas d'égalité atteignant 16,67%). Par exemple, le maximum le plus élevé est 18°C les 1er et 2 août, pour le Pin à crochets, alors qu'il atteint respectivement 20°C et 19,5°C, pour le Mélèze. D'autre part, les minimums journaliers sont, le plus souvent, plus bas pour la station du Pin à crochets (65,28% des cas) que pour celle du Mélèze (15,28%, les cas d'égalité représentant 19,44%). Quant aux amplitudes de la variation journalière de la température, elles sont plus fréquemment plus fortes pour la station du Mélèze (55,56% des cas) que pour celle du Pin à crochets (23,61% des cas, le reste, soit 20,83%, corres-

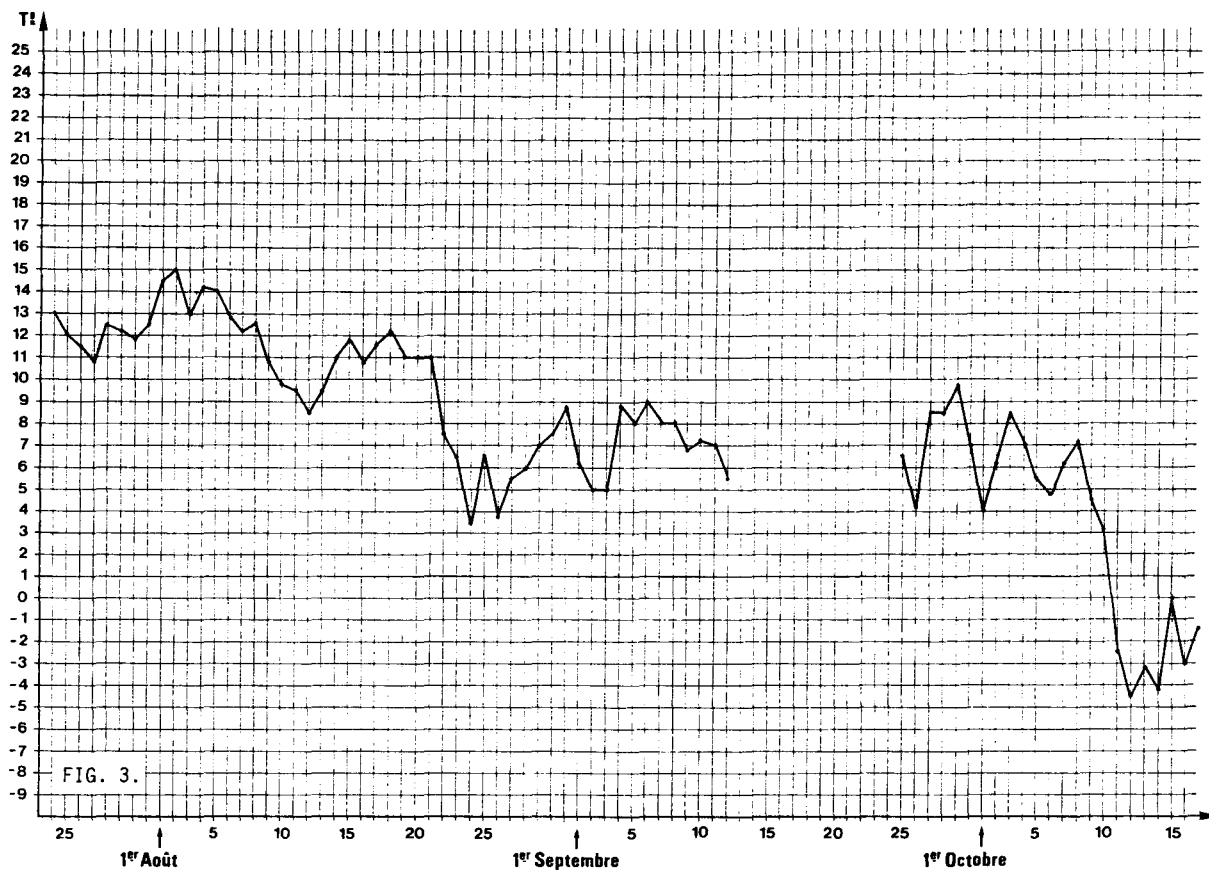


Figure 3. - La température de l'air à la station «Pin cembro» (Salèse) (= station 2)
 Figure 3. - Air temperature in the «Cembran Pine» stand (Salèse) (= stand 2)

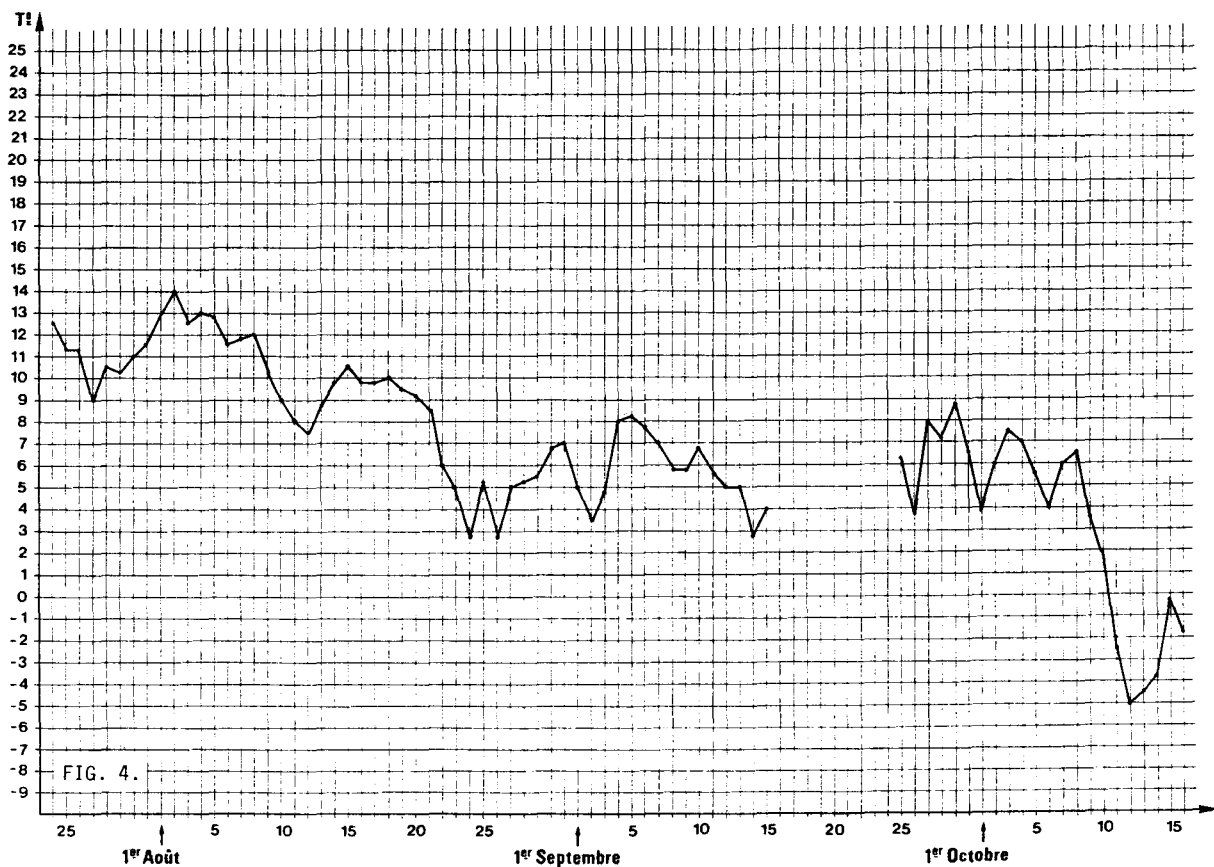


Figure 4. - La température de l'air à la station «Pin à crochets» (Salèse) (= station 3)
 Figure 4. - Air temperature in the «Hooked-coned Pine» stand (Salèse) (= stand 3)

pondant à des égalités).

Le Pin à crochets a donc colonisé une station présentant des températures moyennes journalières, des maximums et des minimums très généralement inférieurs à ceux observés dans la station du Mélèze. Dans cette station - nettement plus froide, donc, que celle du Mélèze - les amplitudes de la variation diurne de la température sont fréquemment moins fortes.

3-Comparaison des stations «Mélèze» (Salèse) et «Pin mugho» (Boréon) (figures 2 et 5)

Là aussi, la température moyenne quotidienne de la station de Pin mugho du Boréon évolue au-dessous de celle du Mélèze (Salèse), mais de façon moins générale que pour le Pin à crochets. Il arrive même, comme c'est le cas le 17 septembre en particulier, que la température moyenne de la station du Pin mugho soit franchement supérieure à celle de la station du Mélèze : 14,75°C contre 10,5°C seulement ; mais le 19 août on avait 14,5°C pour le Mélèze et seulement 10°C pour le Pin mugho. Plus précisément, on observe que la température moyenne est supérieure dans la station «Mélèze» (Salèse) dans près de 55% des cas (54,88% exactement), contre 35% environ (35,37%) dans la station «Pin mugho» (Boréon) (et 9,76% de cas d'égalité). Comme pour le Pin à crochets, la température moyenne minimale a atteint - 5°C.

Concernant les maximums, ils sont souvent supérieurs à la station du Pin mugho (59,76% des cas, contre 34,15% pour la station du Mélèze et 6,1% de cas d'égalité). Il faut aussi noter, pour cette station de Pin mugho du Boréon, un «record» pour les maximums avec une température de 22°C le 1er août. En outre, les minimums sont très généralement plus bas à la station du Pin mugho (69,51% des cas, contre 17,07% pour la station du Mélèze et 13,41% de cas d'égalité). Quant aux amplitudes de la variation diurne de la température, elles sont le plus souvent plus importantes à la station du Pin mugho qu'à la station du Mélèze (71,95% des cas, contre 20,73% et 7,32% de cas d'égalité). Indiquons encore, ici, que ces amplitudes thermiques journalières sont parfois très élevées à la station du Pin mugho du Boréon : 15°C le 1er août et jusqu'à 17°C le 25 juillet !

Le Pin mugho s'est ainsi installé au Boréon dans une station où la température moyenne est souvent inférieure à celle de la station du Mélèze de référence et où les températures extrêmes sont très contrastées : maximums souvent plus élevés qu'à la station du Mélèze mais, par contre, minimums très fréquemment plus bas si bien que

les amplitudes de la variation diurne de la température sont très généralement supérieures, et parfois très importantes, à la station du Pin mugho.

4-Comparaison des stations «Mélèze» (Salèse) et «Mélèze» (Minière) (figures 2 et 6)

Bien que s'intriquant plus ou moins - avec parfois un avantage thermique pour le Mélèze du Haut Vallon de Salèse, parfois, au contraire, pour celui du Haut Vallon de la Minière - les graphiques des températures moyennes quotidiennes des deux stations de Mélèze présentent des affinités certaines. On peut cependant constater, dans l'ensemble, un léger avantage pour le Mélèze (Salèse) qui se manifeste en particulier par le pourcentage de cas où la température moyenne est supérieure pour celui-ci (56,96%, contre 36,71% pour le Mélèze (Minière) et 6,33% de cas d'égalité). Notons une moyenne minimale de - 4,75°C (le 14 octobre) pour le Mélèze (Minière) donc un peu inférieure à celle du Mélèze (Salèse) (- 4,5°C, le 12 octobre).

Si l'on examine les valeurs maximales journalières, on remarque qu'elles sont très généralement supérieures pour la station «Mélèze» (Salèse) (68,35% des cas, contre 21,52% pour la station «Mélèze» (Minière) et 10,13% de cas d'égalité). Ce sont d'ailleurs surtout ces maximums dans l'ensemble plus élevés qui octroient le léger avantage thermique à la station «Mélèze» (Salèse) car, pour les minimums, on constate que dans 49,37% des cas ils sont plus bas à la station «Mélèze» (Salèse), contre 35,44% à la station «Mélèze» (Minière) et 15,19% de cas d'égalité. Au sujet des amplitudes de la variation diurne de la température, elles sont très majoritairement plus fortes pour la station «Mélèze» (Salèse) (73,42% des cas, contre 20,25% pour la station «Mélèze» (Minière) et 6,33% de cas d'égalité). Remarquons, encore, que les amplitudes thermiques journalières sont le plus souvent peu élevées pour la station «Mélèze» (Minière).

Ajoutons que, si l'on compare la station «Mélèze» (Minière) à la station «Pin cembro» (Salèse), on retrouve les mêmes tendances que celles mises en évidence lors de la comparaison de cette dernière station avec la station «Mélèze» (Salèse). Pour la station du Pin cembro, la température moyenne quotidienne est supérieure dans 61,43% des cas (donc beaucoup plus nettement dans cette comparaison, contre 32,86% et 5,71% de cas d'égalité), les maximums sont le plus souvent supérieurs (80% des cas, contre 17,14% et 2,86% de cas d'égalité), les minimums sont généralement inférieurs (54,29% des cas, contre 35,71% et 10% de cas d'égalité) et les

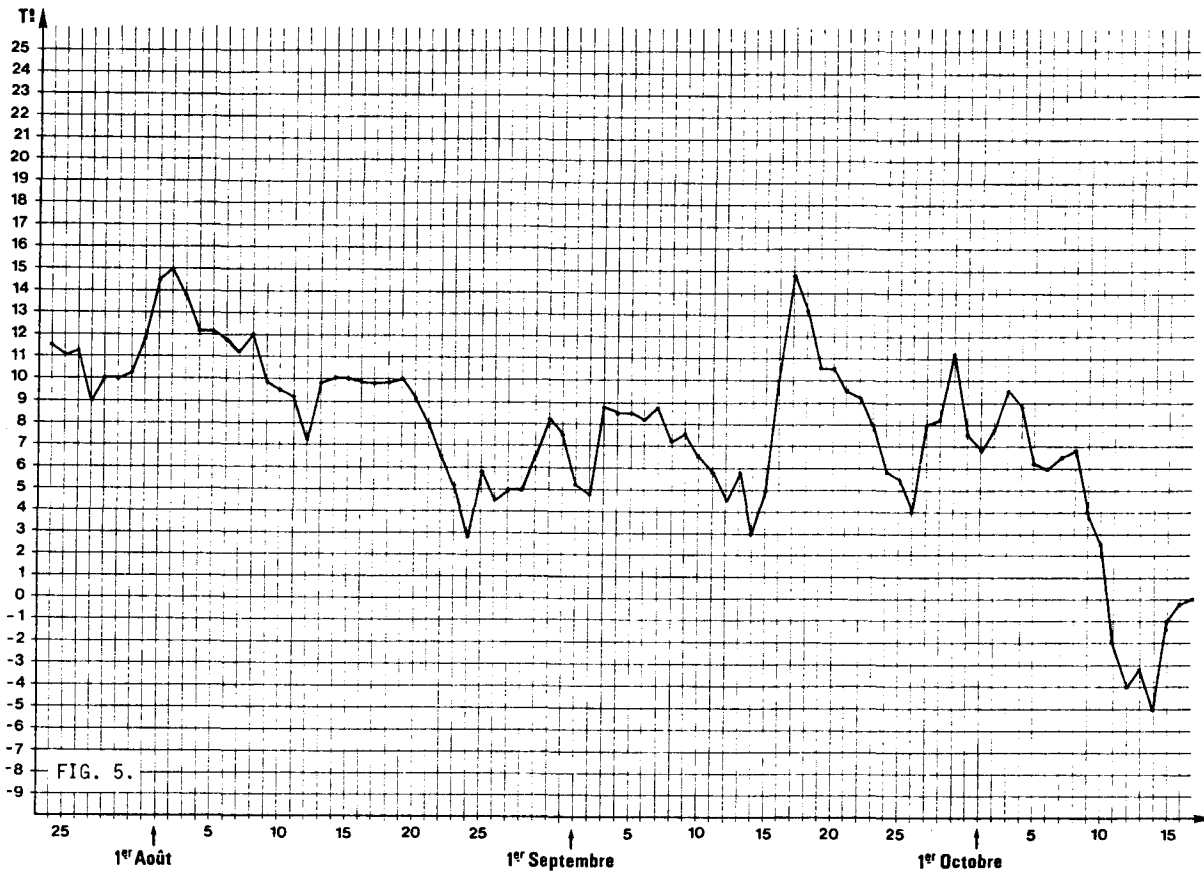


Figure 5. - La température de l'air à la station «Pin mugho» (Boréon) (= station 4)
 Figure 5. - Air temperature in the «Mugho Pine» stand (Boréon) (= stand 4)

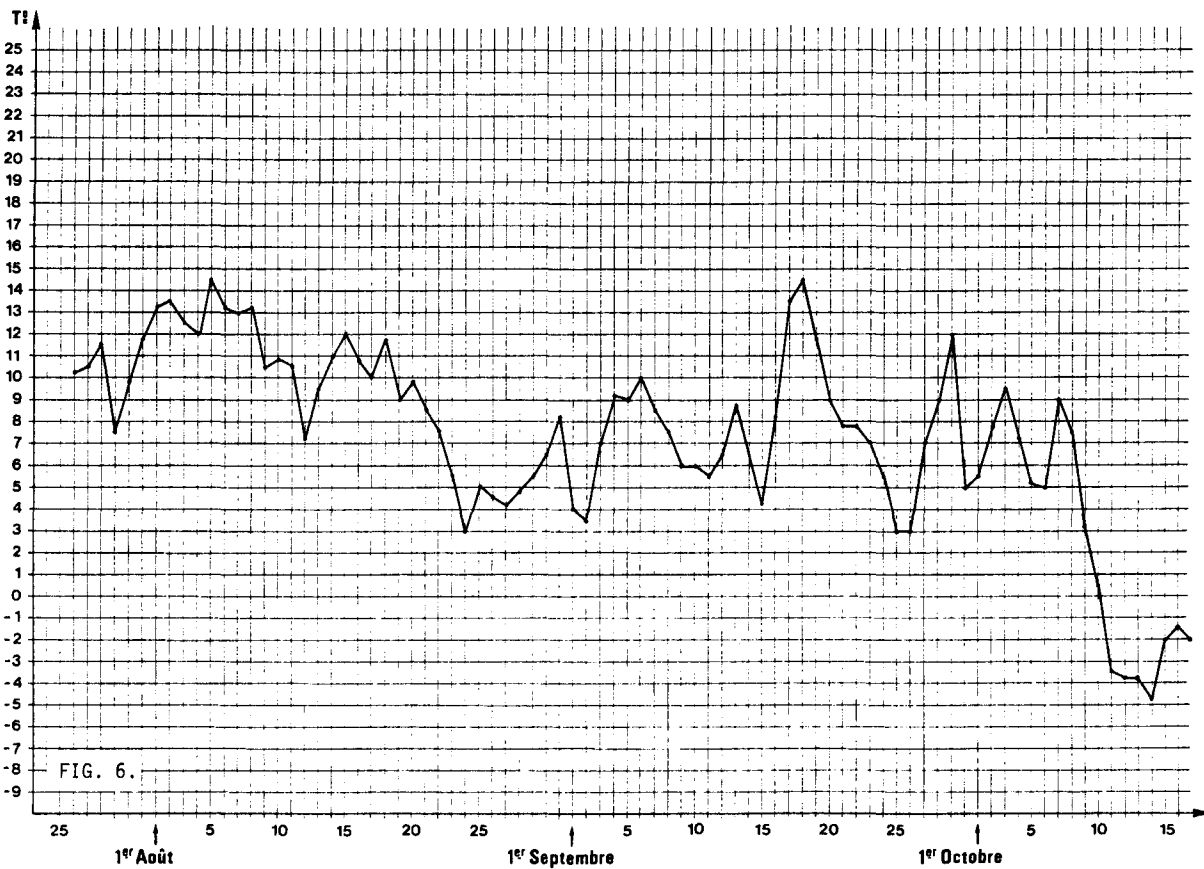


Figure 6. - La température de l'air à la station «Mélèze» (Minière) (= station 5)
 Figure 6. - Air temperature in the «Larch» stand (Minière) (= stand 5)

amplitudes thermiques quotidiennes sont très fréquemment plus importantes (81,43% des cas, contre 17,14% et seulement 1,43% de cas d'égalité).

5-Comparaison des stations «Mélèze» (Salèse) et «Pin mugho» (Mont Agnellino) (figures 2 et 7)

Les graphiques thermiques sont parfois presque superposables (fin juillet-première quinzaine d'août, en particulier), mais une analyse plus précise permet de déceler, ici encore, un avantage certain pour le Mélèze (Salèse) : par exemple, on constate respectivement 14,5°C et 13,75°C les 19 et 20 août pour le Mélèze contre 10°C et 9°C pour le Pin mugho. Pour les moyennes minimales, on observe respectivement les 12 et 14 octobre : - 6,5°C et - 6,25°C pour le Pin mugho (Mont Agnellino) contre - 4,5°C et - 3,25°C pour le Mélèze (Salèse). D'ailleurs, les températures moyennes journalières sont le plus souvent supérieures à la station «Mélèze» (Salèse) (67,07% des cas, contre 24,39% pour la station «Pin mugho» (Mont Agnellino) et 8,54% de cas d'égalité).

Si l'on considère les températures maximales journalières, on remarque que les pourcentages de cas où elles sont plus élevées à une station ou à l'autre sont très voisins : 46,34% pour la station du Pin mugho du Mont Agnellino, 45,12% pour celle du Mélèze du Haut Vallon de Salèse (et 8,54% de cas d'égalité). Ce sont donc les températures minimales journalières qui distinguent nettement les deux stations : dans plus de 90% des cas (90,24%) ces températures sont inférieures à la station du Pin mugho du Mont Agnellino (contre seulement 8,54% pour la station du Mélèze et 1,22% de cas d'égalité). Par voie de conséquence, les amplitudes thermiques quotidiennes sont le plus souvent supérieures pour la station du Pin mugho du Mont Agnellino : 70,73% des cas, contre 25,61% pour la station du Mélèze du Haut Vallon de Salèse (et 3,66% de cas d'égalité). Notons encore que, pour la période considérée, c'est à la station du Pin mugho du Mont Agnellino que la température minimale a été enregistrée : -10°C le 14 octobre (ce même jour : - 8,5°C pour la station du Mélèze du Haut Vallon de Salèse).

On constate donc que le Pin mugho colonise au Mont Agnellino, comme nous l'avons déjà remarqué pour la station de Pin mugho du Boréon, un biotope caractérisé par des amplitudes de la variation diurne de la température fréquemment plus élevées que celles observées dans la station du Mélèze de référence, avec des minimums journaliers très généralement plus bas et, aussi, des moyennes quotidiennes le plus

souvent inférieures.

6-Comparaison des stations «Mélèze» (Salèse) et «Rhodoraie extrasylvatique» (Cirque de l'Enfer) (figures 2 et 8)

Lorsqu'on examine les profils thermiques du Mélèze (Salèse) et de la Rhodoraie extrasylvatique (Cirque de l'Enfer) on remarque, immédiatement, un net avantage climatique en faveur de la station du Mélèze tout au long de la période de végétation. Pour l'ensemble des données, la température moyenne journalière est, dans cette dernière station, supérieure dans près de 87% des cas (86,59% exactement, contre seulement 12,20% pour la Rhodoraie extrasylvatique et 1,22% de cas d'égalité). En août, par exemple, les deux pics majeurs des graphiques montrent que la température moyenne atteint ou frôle les 15°C pour le Mélèze (2 août : 15°C et 19 août : 14,5°C) alors que, pour les mêmes époques, elle n'atteint que 12,5°C (le 1er août) et 10,5°C (le 16 août) dans la Rhodoraie extrasylvatique. Pour août-septembre, la température moyenne minimale est de 2,75°C (le 26 août) pour le Mélèze et 2°C pour la Rhodoraie extrasylvatique (le 26 août, avec un minimum négatif de - 0,5°C) ; pendant la première quinzaine d'octobre, elle descend à - 4,5°C pour le Mélèze (le 12) et à - 5,25°C (le 14) pour la Rhodoraie extrasylvatique.

Si l'on considère les maximums journaliers, on constate qu'ils sont le plus souvent supérieurs pour la station «Mélèze» (Salèse) : ceci s'observe dans 78,05% des cas (contre 15,85% pour la station de la Rhodoraie extrasylvatique et 6,1% de cas d'égalité). Concernant les minimums journaliers, dans près de 83% des cas (82,93% exactement) ils ont des valeurs plus basses à la station de la Rhodoraie extrasylvatique (contre 9,76% à la station «Mélèze» (Salèse) et 7,32% de cas d'égalité). L'avantage thermique en faveur de la station «Mélèze» (Salèse) est donc indéniable, même si les amplitudes de la variation diurne de la température sont un peu plus souvent plus fortes pour cette station que pour celle de la Rhodoraie extrasylvatique (47,56% des cas, contre 42,68% et 9,76% de cas d'égalité).

7-Quelques autres comparaisons de stations

- Comparaison des stations «Pin à crochets» (Salèse) et «Rhodoraie extrasylvatique» (Cirque de l'Enfer) (figures 4 et 8)

Bien que la comparaison des graphiques matérialisant l'évolution des températures moyennes quotidiennes de ces deux stations

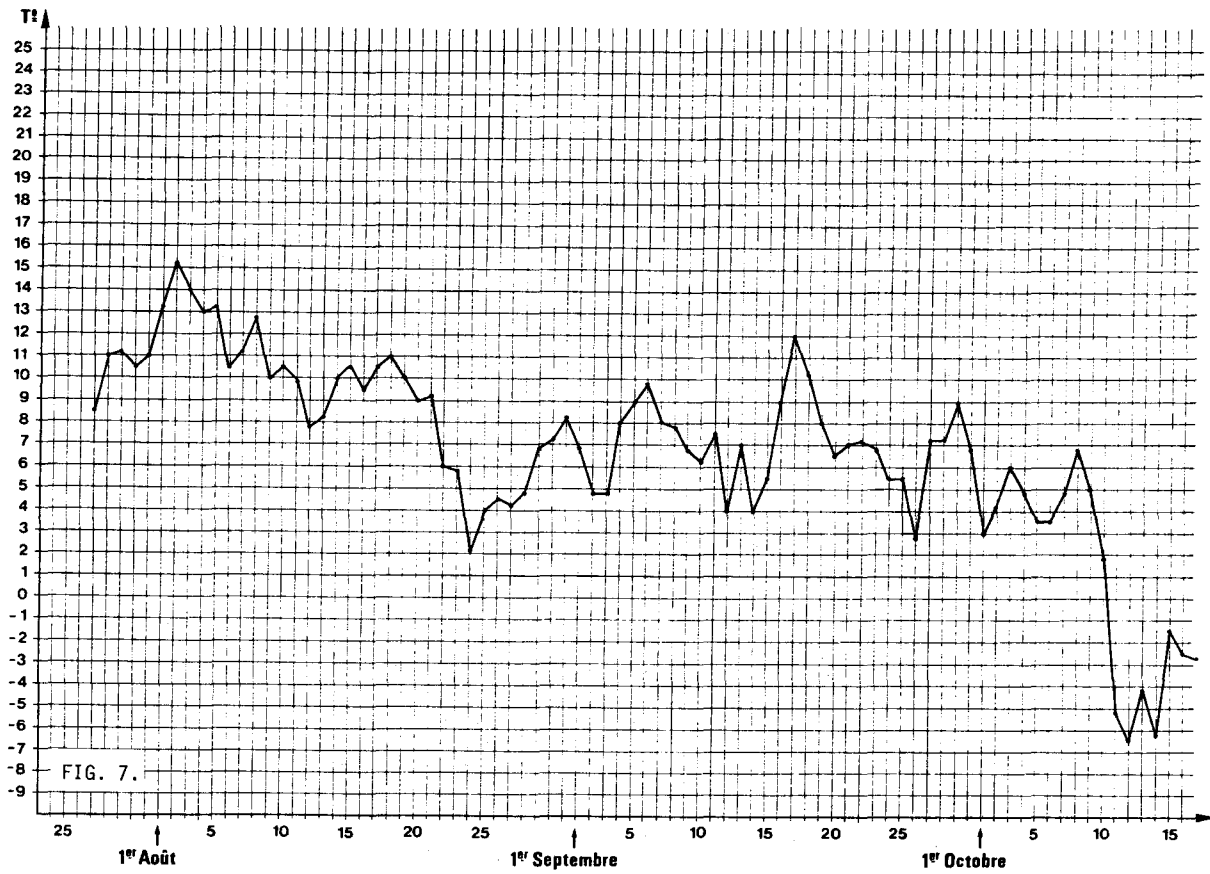


Figure 7. - La température de l'air à la station «Pin mugho» (Mont Agnellino) (= station 6)
 Figure 7. - Air temperature in the «Mugho Pine» stand (Mont Agnellino) (= stand 6)

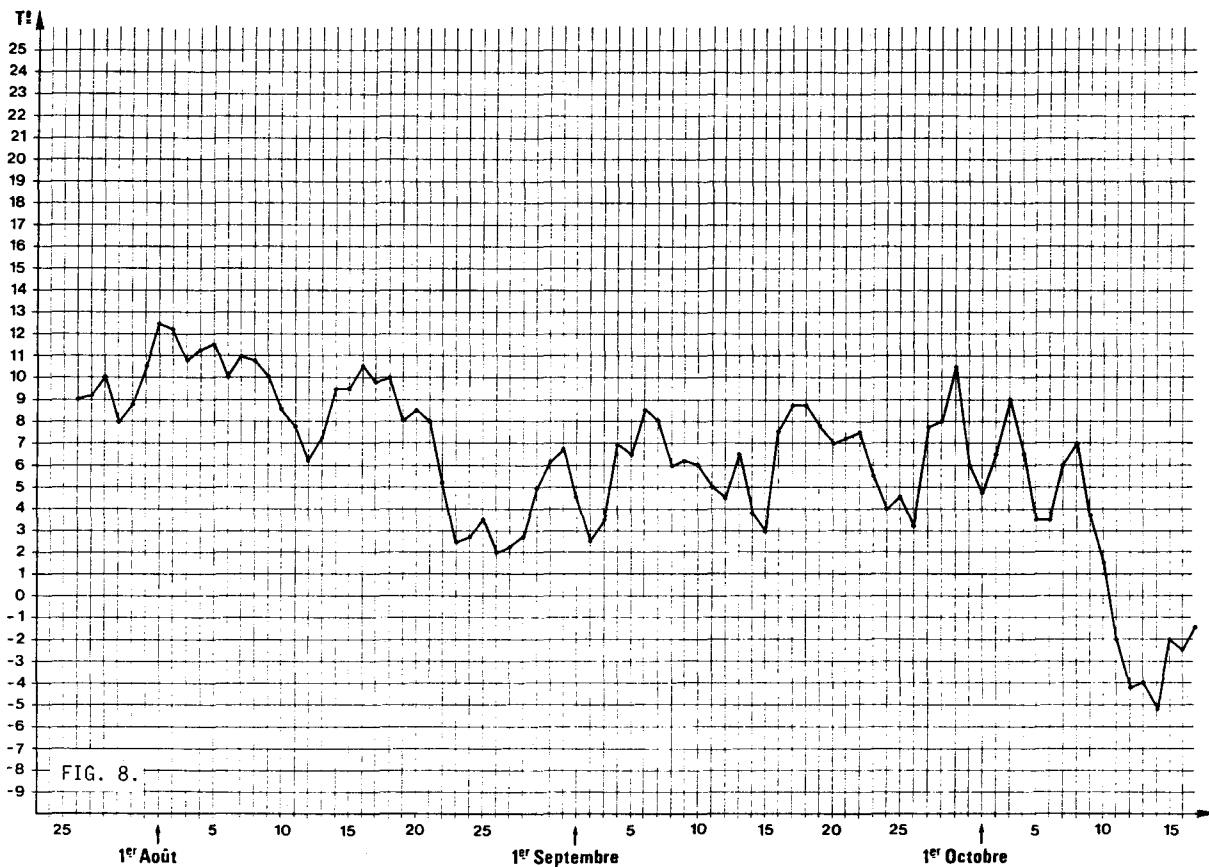


Figure 8. - La température de l'air à la station «Rhodoraie extrasylvatique» (Cirque de l'Enfer) (= station 7)
 Figure 8. - Air temperature in the «extrasylvatical Rhododendron grouping» stand (Cirque de l'Enfer) (= stand 7)

dévoile une frappante ressemblance (on observe même plusieurs intrications), on note que 70,27% de ces moyennes sont supérieures dans la station du Pin à crochets (contre 24,32% dans la station de la Rhodoraie extrasylvatique et 5,41% de cas d'égalité). Mais la ressemblance des courbes souligne que l'avantage thermique que l'on décèle, bien sûr pour le Pin à crochets, est minime eu égard à la différence d'altitude entre les deux stations qui atteint 250 mètres !

Si l'on compare les maximums journaliers, on observe qu'ils sont assez souvent en faveur de la station du Pin à crochets (45,95% des cas, contre 29,73% pour la station de la Rhodoraie extrasylvatique, mais égalité de ces maximums pour 24,32% des cas). L'analyse des minimums journaliers montre qu'ils permettent une beaucoup plus nette discrimination entre les deux stations puisque près de 75% d'entre eux (74,32% plus exactement) sont inférieurs à la station de la Rhodoraie extrasylvatique (contre seulement 14,86% à la station du Pin à crochets et 10,81% de cas d'égalité). Quant aux amplitudes thermiques quotidiennes, elles sont supérieures un peu plus fréquemment dans la station de la Rhodoraie extrasylvatique (54,05% des cas, contre 36,49% et 9,46% de cas d'égalité).

En résumé, la station du Pin à crochets du Vallon de Salèse présente, par rapport à la station de la Rhodoraie extrasylvatique du Cirque de l'Enfer, des températures moyennes quotidiennes supérieures dans environ 70% des cas, des maximums journaliers assez souvent plus élevés, des amplitudes thermiques quotidiennes moindres un peu plus fréquemment et, de façon encore plus discriminante, des valeurs généralement moins basses pour les minimums journaliers.

- *Comparaison des stations «Pin mugho» (Mont Agnellino) et «Rhodoraie extrasylvatique» (Cirque de l'enfer) (figures 7 et 8)*

Les températures moyennes quotidiennes sont le plus souvent supérieures à la station du Pin mugho du Mont Agnellino : sur l'ensemble des données, 67,47% sont en faveur de cette dernière station, contre 26,51% pour la station de la Rhodoraie extrasylvatique (et 6,02% de cas d'égalité). Si l'on ne considère que les données estivales - les plus efficaces pour la végétation - on constate même que près de 85% (84,48% exactement) des températures moyennes quotidiennes sont supérieures à la station du Pin mugho du Mont Agnellino (contre seulement 12,07% à la station de la Rhodoraie extrasylvatique et 3,45% de cas d'égalité).

Les maximums journaliers sont le plus souvent supérieurs à la station du Pin mugho (72,29% des cas, contre 21,69% à la station de la Rhodoraie extrasylvatique et 6,02% de cas d'égalité) ; remarquons, ici encore, qu'en période estivale, donc en pleine saison de végétation, les maximums sont, à quelques exceptions près, en faveur de la station du Pin mugho (87,93%, contre 8,62% et 3,45% de cas d'égalité). Si l'on considère les minimums journaliers sur l'ensemble de la période considérée, on observe que leurs valeurs sont inférieures un peu plus souvent à la station du Pin mugho (44,58% des cas, contre 38,55% et 16,87% de cas d'égalité) ; mais, si l'on examine la répartition de ces minimums les plus bas, on constate que, pour la période estivale, ils sont, par contre, nettement plus fréquents à la station de la Rhodoraie extrasylvatique (49,12%) qu'à la station du Pin mugho (33,33%) (les cas d'égalité représentant alors 17,54%). Concernant les amplitudes thermiques quotidiennes, elles sont plus souvent supérieures à la station du Pin mugho (68,67% des cas, contre 25,30% et 6,02% de cas d'égalité).

Donc, la comparaison des stations «Pin mugho» (Mont Agnellino) et «Rhodoraie extrasylvatique» (Cirque de l'Enfer) montre que, pendant la pleine période de végétation, c'est la station du Pin mugho qui bénéficie de conditions microclimatiques plus favorables, même si les amplitudes de la variation diurne de la température sont souvent plus fortes : les minimums journaliers y sont un peu plus souvent moins bas et, surtout, les températures moyennes et les maximums quotidiens sont très généralement supérieurs.

- *Comparaison des stations «Pin à crochets» (Salèse), «Pin mugho» (Mont Agnellino) et «Pin mugho» (Boréon) (figures 4, 7 et 8)*

Concernant les deux premières stations, les températures moyennes quotidiennes sont, sur l'ensemble des données, légèrement en faveur du Pin mugho du Mont Agnellino ; elles sont en effet supérieures dans cette station pour 49,32% des cas, contre 42,47% pour le Pin à crochets du Vallon de Salèse (et 8,22% de cas d'égalité). Mais, si l'on ne retient que les valeurs estivales de la pleine période de végétation, la discrimination entre ces deux stations est nettement plus évidente : 60,78% des moyennes quotidiennes sont alors supérieures pour le Pin mugho du Mont Agnellino et seulement 29,41% pour le Pin à crochets du Vallon de Salèse pourtant situé 140 mètres plus bas en altitude (les cas d'égalité atteignant 9,80%).

Les maximums journaliers sont le plus souvent supérieurs à la station du Pin mugho du Mont Agnellino : 68,49% des cas, contre 24,66% et 6,85% de cas d'égalité (ces pourcentages s'accroissant pour la seule prise en compte des données estivales et étant alors respectivement de : 82,35%, 13,73% et 3,92%). Les minimums journaliers sont, par contre, très majoritairement inférieurs pour le Pin mugho : 73,97% des cas, contre 15,07% pour le Pin à crochets (et 10,96% de cas d'égalité). Quant aux amplitudes de la variation diurne de la température, elles sont très généralement plus fortes, bien sûr pour le Pin mugho du Mont Agnellino, avec un pourcentage très élevé : 86,30% des cas, contre 12,33% pour le Pin à crochets et seulement 1,37% de cas d'égalité.

Ces résultats sont tout à fait confirmés par la comparaison des mêmes données concernant les stations «Pin à crochets» (Salèse) et «Pin mugho» (Boréon). Dans ce cas, et sur l'ensemble des données, 63,16% des températures moyennes quotidiennes et plus de 80% (81,58% exactement) des maximums journaliers sont supérieurs à la station du Pin mugho, contre, respectivement, pour la station du Pin à crochets : 25% (et 11,84% de cas d'égalité) et 7,89% (et 10,53% de cas d'égalité) ; si l'on considère les minimums journaliers, 60,53% sont inférieurs pour la station du Pin mugho, contre 22,37% pour la station du Pin à crochets (et 17,11% de cas d'égalité) et, conséquemment, les amplitudes thermiques quotidiennes sont le plus souvent supérieures à la station du Pin mugho : 82,89% des cas, contre 9,21% à la station du Pin à crochets (et 7,89% de cas d'égalité).

Ainsi, globalement, le Pin mugho du Mont Agnellino et du Boréon bénéficie - en particulier au moment de la pleine période de végétation estivale - de températures moyennes quotidiennes et de maximums journaliers le plus souvent supérieurs à ceux enregistrés pour le Pin à crochets. Toutefois, soumis à des températures minimales quotidiennes fréquemment inférieures, le Pin mugho se trouve exposé à des amplitudes thermiques diurnes généralement supérieures à celles que doit affronter le Pin à crochets.

- *Comparaison des stations «Pin cembro» (Salèse), «Pin mugho» (Mont Agnellino) et Pin mugho» (Boréon) (figures 3, 7 et 5)*

Comparée à la station «Pin mugho» (Mont Agnellino), la station «Pin cembro» (Salèse) présente des moyennes quotidiennes supérieures dans plus de 80% des cas (81,69% exactement, contre 15,49% et 2,82% de cas d'égalité). Dans

cette station de Pin cembro, les maximums journaliers sont supérieurs dans près de 60% des cas (59,15% exactement, contre 32,39% et 8,45% de cas d'égalité). En outre, à la station du Pin mugho, les minimums journaliers sont presque toujours inférieurs (dans 94,37% des cas, contre seulement 2,82% et 2,82% de cas d'égalité) et les amplitudes thermiques quotidiennes sont très majoritairement plus fortes (73,24% des cas, contre 19,72% et 7,04% de cas d'égalité).

Les contraintes microclimatiques qui sévissent à la station de Pin mugho du Mont Agnellino apparaissent donc beaucoup plus drastiques que celles qui se manifestent à la station de Pin cembro du Haut Vallon de Salèse.

Les conclusions sont presque les mêmes si l'on compare les données quotidiennes de la station «Pin mugho» (Boréon) à celles de la station «Pin cembro» (Salèse). En effet, les températures moyennes sont le plus souvent supérieures à la station du Pin cembro : 66,22% des cas, contre 29,73% pour la station du Pin mugho et 4,05% de cas d'égalité. Précisons que, si l'on ne considère que les données estivales, les pourcentages se rapprochent beaucoup de deux données ci-dessus : ils sont en effet respectivement de 80,39%, 15,69% et 3,92% de cas d'égalité. Concernant les maximums les plus élevés, ils se répartissent pour l'ensemble des données de façon presque équivalente entre les deux stations avec un léger avantage, même, pour la station du Pin mugho (47,30% des cas pour cette dernière station, contre 44,59% et 8,11% de cas d'égalité) ; mais, si l'on ne s'intéresse qu'aux données estivales, on observe que les maximums sont supérieurs à la station du Pin cembro dans près de 55% des cas (54,90% exactement, contre 33,33% et 11,76% de cas d'égalité). Quant aux minimums, ils sont le plus fréquemment inférieurs à la station du Pin mugho : 78,38% des cas, contre 10,81% et 10,81% de cas d'égalité (ces pourcentages devenant respectivement, en ne considérant que les données estivales, 86,27%, 3,92% et 9,80%). Enfin, les amplitudes de la variation diurne de la température sont le plus souvent plus fortes à la station du Pin mugho qu'à la station du Pin cembro (68,92% des cas, contre 18,92% et 12,16% de cas d'égalité).

- *Comparaison des stations «Pin cembro» (Salèse) et «Pin à crochets» (Salèse) (figures 3 et 4)*

Les températures moyennes quotidiennes sont très généralement supérieures dans la station du Pin cembro : cela se produit en effet dans 91,78% des cas, contre seulement 4,11% des cas pour le Pin à crochets (et 4,11% de cas d'égalité).

Il en est de même pour les maximums journaliers qui, dans 93,15% des cas, sont supérieurs dans la station du Pin cembro (contre 5,48% et 1,37% de cas d'égalité). Les minimums journaliers sont majoritairement plus bas dans la station du Pin à crochets (56,16% des cas), bien que les possibilités d'égalité ne soient pas rares (26,03% des cas) et que pour 17,81 % des cas, ces minimums soient inférieurs dans la station du Pin cembro. Ce dernier fait et surtout la nette supériorité des températures maximales couramment enregistrées pour le Pin cembro sont à l'origine de la prédominance des plus fortes amplitudes thermiques quotidiennes caractérisant sa station (78,08 % des cas) par rapport à celle du Pin à crochets (10,96 % , et 10,96 % de cas d'égalité).

Le Pin à crochets occupe donc une station sensiblement moins thermophile que le Pin cembro, lequel, par contre, est exposé à des amplitudes de la variation diurne de la température beaucoup plus souvent supérieures.

8-Synthèse des résultats

La comparaison des graphiques illustrant l'évolution de la température moyenne quotidienne de l'air au cours de la période de végétation conduit à considérer deux catégories de stations : l'une à conditions thermiques plus favorables regroupant les stations «Pin cembro» (Salèse), «Mélèze» (Salèse) et «Mélèze» (Minière), l'autre à conditions thermiques plus rudes regroupant les stations «Rhodoraie extrasylvatique» (Cirque de l'Enfer), «Pin à crochets» (Salèse) et «Pin mugho» (Mont Agnellino).

Nous avons remarqué que la comparaison des graphiques des stations de la Rhodoraie extrasylvatique du Cirque de l'Enfer (2300 m d'altitude) et de Pin à crochets du Vallon de Salèse (2050 m d'altitude) dévoile une frappante ressemblance malgré leur importante différence d'altitude. On peut aussi noter que la station de Pin mugho du Mont Agnellino montre un profil thermique assez voisin de celui de la station du Pin à crochets et se rapproche donc, également, de celui de la station de la Rhodoraie extrasylvatique.

Les stations du Pin cembro et du Mélèze (Hauts Vallons de Salèse et de la Minière) présentent des courbes thermiques reflétant des conditions qui, tout en étant parfois très sévères, paraissent, finalement, moins drastiques.

Quant au graphique thermique de la station de Pin mugho du Boréon, bien que voisin de celui de la station de Pin mugho du Mont Agnellino, il

témoigne, à partir de la deuxième semaine de septembre, d'un meilleur bilan et apparaît ainsi comme faisant transition entre les deux groupes de stations précités.

Pour affiner ces remarques générales, la prise en considération de l'ensemble des paramètres thermiques analysés est nécessaire. L'établissement d'un tableau récapitulatif résumant les diverses comparaisons de stations effectuées permet de dégager les principaux résultats obtenus (tableau 1).

Principaux résultats

- Le Pin cembro occupe une station qui - par rapport à celles colonisées par le Mélèze - reçoit plus de chaleur, surtout au moment de la pleine période de végétation. Moyennes et maximums quotidiens de température sont plus fréquemment supérieurs ; mais les minimums journaliers sont plus souvent inférieurs et les amplitudes de la variation diurne de la température sont plus fortes.

- Le Mélèze du Haut Vallon de Salèse bénéficie - par rapport à celui du Haut Vallon de la Minière - de moyennes et de maximums de température plus fréquemment supérieurs, mais les minimums sont plus souvent inférieurs et les amplitudes thermiques plus importantes.

- Le Pin cembro et le Mélèze du Haut Vallon de Salèse occupent des stations nettement plus favorisées du point de vue thermique que celle du Pin à crochets située dans le même Vallon de Salèse et à une altitude pourtant un peu inférieure. Les moyennes, les maximums et les minimums quotidiens de température sont plus fréquemment supérieurs pour le Pin cembro et le Mélèze qui, toutefois, sont soumis plus souvent à de plus fortes amplitudes thermiques journalières.

- Comparé au Pin mugho, le Pin cembro est assuré - au moins pendant la période active de végétation - de moyennes, de maximums et de minimums quotidiens de température plus souvent supérieurs et d'amplitudes thermiques journalières moins fortes.

- Le Mélèze du Haut Vallon de Salèse, lui aussi, occupe un biotope présentant des températures moyennes quotidiennes le plus souvent supérieures à celles observées dans les stations de Pin mugho du Boréon et du Mont Agnellino. Les maximums quotidiens de température sont pourtant plus fréquemment moins élevés pour le Mélèze (de façon plus ou moins nette d'ailleurs) mais les minimums sont le plus souvent moins

Tableau 1
 Valeurs synthétiques des données quotidiennes de la température de l'air
 pour les diverses comparaisons de stations
 Table 1 : Synthetic values of daily air temperature data for the various stand comparisons

Tableau 1	Données quotidiennes de la température →	\bar{x}	M	m	M-m
	↓ Comparaisons des stations				
"Mélèze" (Salèse)	\bar{x} (-)	-	+	-	
"Pin cembro" (Salèse)	\pm (+)	+	-	+	
"Mélèze" (Minière)	-	-	+	-	
"Pin cembro" (Salèse)	+	+	-	+	
"Mélèze" (Salèse)	+	+	+	+	
"Pin à crochets" (Salèse)	-	-	-	-	
"Mélèze" (Salèse)	+	-	+	-	
"Pin mugho" (Boréon)	-	+	-	+	
"Mélèze" (Salèse)	+	+	-	+	
"Mélèze" (Minière)	-	-	+	-	
"Mélèze" (Salèse)	+	\bar{x}	+	-	
"Pin mugho" (Mont Agnellino)	-	\pm	-	+	
"Mélèze" (Salèse)	+	+	+	\pm	
"Rhodoraie extrasylvatique" (Cirque de l'Enfer)	-	-	-	\bar{x}	
"Pin à crochets" (Salèse)	+	+	+	-	
"Rhodoraie extrasylvatique" (Cirque de l'Enfer)	-	-	-	+	
"Pin mugho" (Mont Agnellino)	+	+	\bar{x} (+)	+	
"Rhodoraie extrasylvatique" (Cirque de l'Enfer)	-	-	\pm (-)	-	
"Pin à crochets" (Salèse)	-	-	+	-	
"Pin mugho" (Mont Agnellino)	+	+	-	+	
"Pin à crochets" (Salèse)	-	-	+	-	
"Pin mugho" (Boréon)	+	+	-	+	
"Pin cembro" (Salèse)	+	+	+	-	
"Pin mugho" (Mont Agnellino)	-	-	-	+	
"Pin cembro" (Salèse)	+	\bar{x} (+)	+	-	
"Pin mugho" (Boréon)	-	\pm (-)	-	+	
"Pin cembro" (Salèse)	+	+	+	+	
"Pin à crochets" (Salèse)	-	-	-	-	

+ indique que le paramètre est le plus fréquemment supérieur dans la station ; - indique que le paramètre est le plus fréquemment inférieur dans la station ; \pm indique que le paramètre est supérieur dans la station avec une fréquence à peine un peu plus élevée que dans la station comparée ; \bar{x} indique que le paramètre est supérieur dans la station avec une fréquence à peine un peu moins élevée que dans la station comparée ; les signes mis entre parenthèses concernent les données estivales uniquement .

bas. Les amplitudes de la variation diurne de la température sont supérieures beaucoup plus souvent dans les stations du Pin mugho. Rappelons que, pour la période considérée, c'est dans la station de Pin mugho du Boréon que la température maximale de 22°C a été relevée le 1er août, avec, ce jour-là, une amplitude thermique diurne de 15°C, amplitude qui avait même atteint la valeur record de 17°C le 25 juillet.

- La comparaison Pin mugho/Pin à crochets montre que le Pin mugho occupe des stations dans lesquelles les minimums quotidiens de température sont beaucoup plus fréquemment inférieurs mais où, par contre, les moyennes et les maximums journaliers sont plus souvent supérieurs, ce qui offre plus de chaleur à ces stations qu'à celle du Pin à crochets. Toutefois, le Pin mugho doit affronter des amplitudes thermiques quotidiennes le plus souvent supérieures.

- Bien que les graphiques illustrant l'évolution de la température moyenne quotidienne dans les stations du Pin à crochets et de la Rhodoraie extrasylvatique montrent une ressemblance certaine, l'analyse des divers paramètres thermiques permet de constater que les moyennes, les maximums et les minimums quotidiens de température sont le plus souvent supérieurs pour le Pin à crochets alors que les amplitudes de la variation diurne de la température sont plus souvent inférieures. Les conditions thermiques sont donc incontestablement plus rudes dans la station de la Rhodoraie extrasylvatique.

- Concernant le Pin mugho du Mont Agnellino, la prise en compte de l'ensemble des données relatives à la température montre bien, là aussi, que le Pin mugho bénéficie de conditions plus favorables que celles qui règnent dans la Rhodoraie extrasylvatique. Pendant la pleine période de végétation, en effet, les moyennes, les maximums et les minimums quotidiens de température sont supérieurs plus fréquemment dans la station du Pin mugho où, par contre, se produisent plus souvent de plus grandes amplitudes de la variation diurne de la température.

- À propos du Pin mugho, on constate que dans toutes les comparaisons effectuées il est soumis, plus fréquemment que les autres essences, à de plus fortes amplitudes thermiques quotidiennes. Le Pin mugho est ainsi exposé à des variations journalières de température parfois fort élevées qui le soumettent à des situations de stress particulièrement redoutables pour les organismes et seule sa remarquable plasticité écologique lui permet d'y résister.

- Au sujet de la Rhodoraie extrasylvatique, on a pu se rendre compte de la rudesse des conditions thermiques qui la caractérise. Rien d'étonnant, alors, à ce qu'elles s'opposent à l'implantation *ex abrupto* d'une essence, serait-ce même le Pin à crochets ou le Pin mugho pourtant bien armés pour affronter des conditions thermiques particulièrement drastiques.

Ainsi, le classement des différentes stations en fonction d'un gradient croissant de sévérité thermique est, de façon très synthétique et schématique, le suivant: «Pin cembro» (Salèse) - «Mélèze» (Salèse) - «Mélèze» (Minière) - «Pin mugho» (Boréon) - «Pin mugho» (Mont Agnellino) - «Pin à crochets» (Salèse) - «Rhodoraie extrasylvatique» (Cirque de l'Enfer).

On peut observer que si ce classement aboutit à des rapprochements somme toute logiques des stations de Mélèze ou de Pin mugho, il montre aussi le voisinage apparemment curieux - compte tenu de l'altitude - de la station du Pin à crochets avec celle du Pin mugho du Mont Agnellino ou avec celle de la Rhodoraie extrasylvatique du Cirque de l'Enfer. Ceci souligne que ce classement en fonction des paramètres thermiques n'obéit pas forcément à des critères simples, en particulier à celui de l'altitude, comme on le pense souvent *a priori*. Par conséquent, on comprend l'extrême difficulté d'établir, pour la haute montagne, des formules mathématiques permettant à partir de températures connues dans une station de déduire celles caractérisant une autre station, même si celle-ci est assez proche spatialement.

L'HUMIDITÉ RELATIVE DE L'AIR

Remarque liminaire

Des incidents matériels n'ont malheureusement pas permis un enregistrement continu pendant toute la période de végétation de ce paramètre du climat ambiant. Néanmoins, étant donné que «la variation diurne de l'humidité relative est à peu près l'inverse de celle de la température» (PEGUY, 1970) et que «les effets hygroscopiques sur les substances organiques et la plupart des effets biologiques de la vapeur d'eau sont plus directement liés à l'humidité relative associée à la température de l'air» (ARLERY, GRISOLLET et GUILMET, 1973), il m'a paru beaucoup plus judicieux de considérer les données de l'humidité relative enregistrée simultanément avec la température plutôt que d'avoir recours à une autre période de végétation. L'appareil de la station de Pin cembro du Haut Vallon de Salèse (= station 2) ayant cependant à peu près bien fonctionné, c'est cette

station qui, en premier lieu, servira de référence pour les diverses comparaisons.

1-Comparaison des stations «Pin cembro» (Salèse) et «Mélèze» (Salèse) (figures 9 et 10)

Bien que le nombre de données concernant la station «Mélèze» (Salèse) soit assez restreint, il est toutefois possible de faire quelques remarques. Ainsi, on peut constater en comparant les deux graphiques qu'au cours de la première période le Mélèze possède à la fois la moyenne minimale, 52 % d'humidité relative le 28 juillet (55 % pour le Pin cembro, le 25 juillet), et la moyenne maximale, 89,5 % d'humidité relative le 5 août (83,5 % le 11 août pour le Pin cembro). Les deux graphiques sont d'ailleurs assez intriqués pendant cette première période, celui du Mélèze étant cependant plus irrégulier. Par contre, fin septembre-début octobre, on observe une nette séparation des deux profils hygrométriques car une sécheresse de l'air beaucoup plus marquée se manifeste à la station «Mélèze» : entre le 25 septembre et le 8 octobre on note les principaux pics suivants sur le graphique du Mélèze : 77,5 % (le 25/09), 75,5 % (le 27/09) et 77 % (le 5/10), alors que, dans le même laps de temps, on relève 95 % (le 26/09), 82 % (le 28/09), 97 % (le 3/10) et 86 % (le 5/10) pour le Pin cembro. À l'inverse,

on constate que les principaux creux du graphique du Mélèze indiquent 60 % d'humidité relative moyenne (le 29/09), 55 % (le 3/10) et 59,5 % (le 8/10), alors que, pour le Pin cembro, on note 71,5 % (le 29/09), 68 % (le 2/10) et 64 % (le 8/10).

Sur l'ensemble des données, on constate que dans plus de 60% des cas (60,61% exactement) le taux moyen quotidien d'humidité relative est supérieur dans la station du Pin cembro (contre 39,39% des cas dans la station du Mélèze).

Si l'on considère les taux maximums journaliers d'humidité relative, ils ne sont qu'un peu plus souvent supérieurs dans la station du Pin cembro (48,48% des cas, contre 45,45% et 6,06% de cas d'égalité). Par contre, les taux minimums journaliers d'humidité relative sont beaucoup plus fréquemment inférieurs dans la station du Mélèze (66,67% des cas, contre 33,33%). Quant aux amplitudes de la variation diurne de l'humidité relative, elles sont généralement plus importantes dans cette station de Mélèze (63,64% des cas) que dans celle du Pin cembro (36,36% des cas).

Ainsi, le Mélèze du Haut Vallon de Salèse occupe une station dont le microclimat est

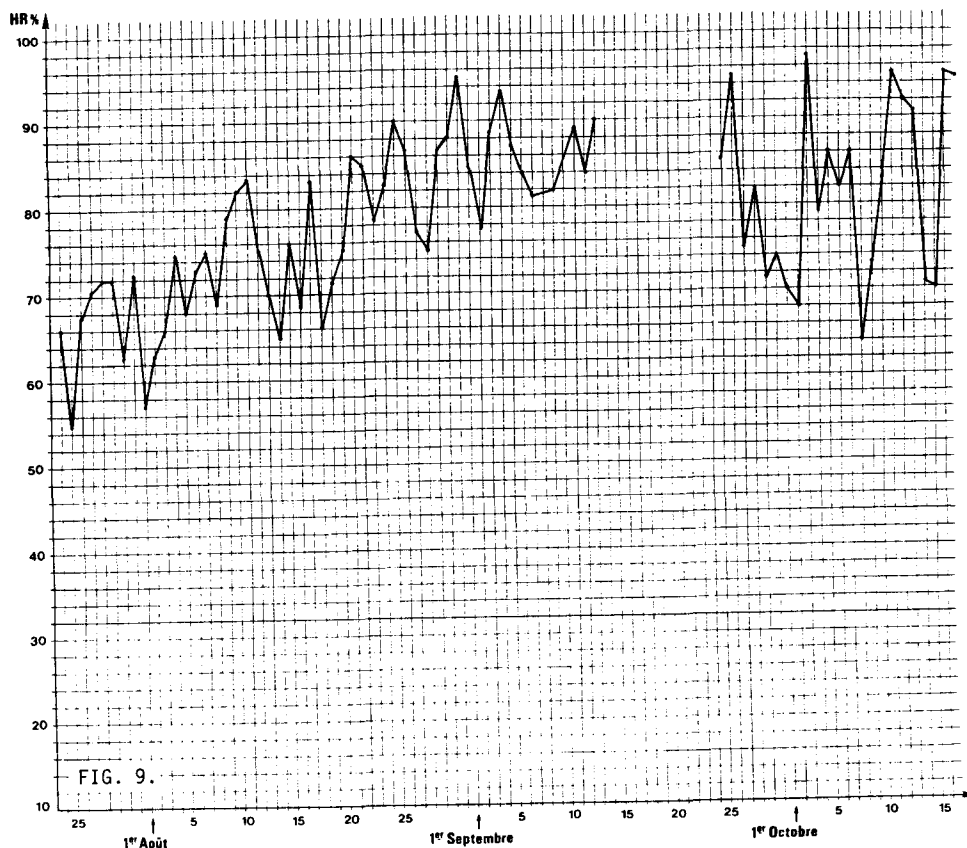


Figure 9. - L'humidité relative de l'air à la station «Pin cembro» (Salèse) (= station 2)
Figure 9. - Relative air humidity in the «Cembran Pine» stand (Salèse) (= stand 2)

indéniablement plus sec que celui qui règne dans la station du Pin cembro. En particulier, les taux moyens quotidiens d'humidité relative sont plus fréquemment inférieurs pour le Mélèze, ce qui s'explique surtout, ici, par le fait que les taux minimums journaliers d'humidité relative descendent très souvent plus bas dans sa station où se produisent en général, de surcroît, de plus fortes amplitudes de la variation diurne de cette humidité relative.

2-Comparaison des stations «Pin cembro» (Salèse) et «Pin à crochets» (Salèse) (figures 9 et 11)

L'examen de l'évolution au cours de la période de végétation du taux quotidien moyen d'humidité relative dans les stations du Pin cembro et du Pin à crochets montre que ce taux est très généralement inférieur pour cette dernière essence ; dans 72,22% des cas observés, le taux moyen quotidien d'humidité relative est en effet supérieur dans la station du Pin cembro (contre 25% de cas en faveur de la station du Pin à crochets et 2,78% de cas d'égalité). D'autre part, les fluctuations des moyennes journalières sont de plus grande amplitude pour le Pin à crochets : on remarque des creux plus profonds dans le graphique, les moyennes minimales étant plus basses.

Si l'on examine les taux maximums journaliers d'humidité relative, on constate qu'ils sont très majoritairement supérieurs dans la station du Pin cembro (84,72% des cas, contre seulement 6,94% et 8,33% de cas d'égalité). En outre, les taux minimums quotidiens d'humidité relative sont plus fréquemment inférieurs dans la station du Pin à crochets (54,17% des cas, contre 41,67% dans la station du Pin cembro et 4,17% de cas d'égalité). Les amplitudes de la variation diurne du taux d'humidité relative sont toutefois plus souvent supérieures dans la station du Pin cembro que dans celle du Pin à crochets (respectivement, 55,56% des cas, 41,67% et 2,78% de cas d'égalité).

En résumé, comparé à celui occupé par le Pin cembro, le Pin à crochets a donc colonisé un biotope dont l'humidité relative présente des taux moyens quotidiens fréquemment inférieurs, des maximums et minimums journaliers respectivement presque toujours et assez souvent inférieurs et des amplitudes de la variation diurne plus souvent moindres.

3-Comparaison des stations «Pin cembro» (Salèse) et «Pin mugho» (Boréon) (figures 9 et 12)

Ici, encore, on observe plus de xéricité pour le Pin mugho. Ceci est particulièrement visible fin septembre-première quinzaine d'octobre où le décalage des deux graphiques est bien net. D'ailleurs, sur l'ensemble des données recueillies, 76,47% des taux moyens quotidiens d'humidité relative sont supérieurs dans la station du Pin cembro (contre 21,57% et 1,96% de cas d'égalité).

Concernant les taux maximums journaliers d'humidité relative, ils sont presque toujours plus élevés dans la station du Pin cembro (90,20% des cas, contre seulement 5,88% de cas en faveur de la station du Pin mugho et 3,92% de cas d'égalité). De surcroît, les taux minimums quotidiens d'humidité relative sont beaucoup plus souvent inférieurs dans la station du Pin mugho (60,78% des cas, contre 33,33% et 5,88% de cas d'égalité). Quant aux amplitudes de la variation diurne du taux d'humidité relative, c'est dans la station du Pin cembro qu'elles sont majoritairement plus importantes (plus précisément dans 58,82% des cas, contre 41,18% de cas pour la station du Pin mugho).

Ainsi, le Pin mugho occupe dans le Boréon une station présentant des taux maximums journaliers d'humidité relative très généralement moins élevés que ceux observés dans la station du Pin cembro et des taux minimums quotidiens le plus souvent plus faibles, ce qui se traduit, dans plus des trois quarts des cas, par des taux moyens quotidiens d'humidité relative inférieurs pour le Pin mugho. Les amplitudes de la variation diurne du taux d'humidité relative sont aussi plus souvent inférieures pour ce Pin.

4-Comparaison des stations «Pin cembro» (Salèse) et «Mélèze» (Minière) (figures 9 et 13)

Bien qu'il n'existe que deux portions d'enregistrement, il n'y a aucun doute sur le caractère sensiblement plus sec du microclimat qui règne à la station de Mélèze du Haut Vallon de la Minière. Comme précédemment, cela est particulièrement évident pour la deuxième séquence d'enregistrement où, par exemple, les trois grands creux hygrométriques descendent à 47 % (les 28 et 29/09), 50 % (le 7/10) et 51 % (le 14/10) chez le Mélèze et seulement à 68 % (le 2/10), 64 % (le

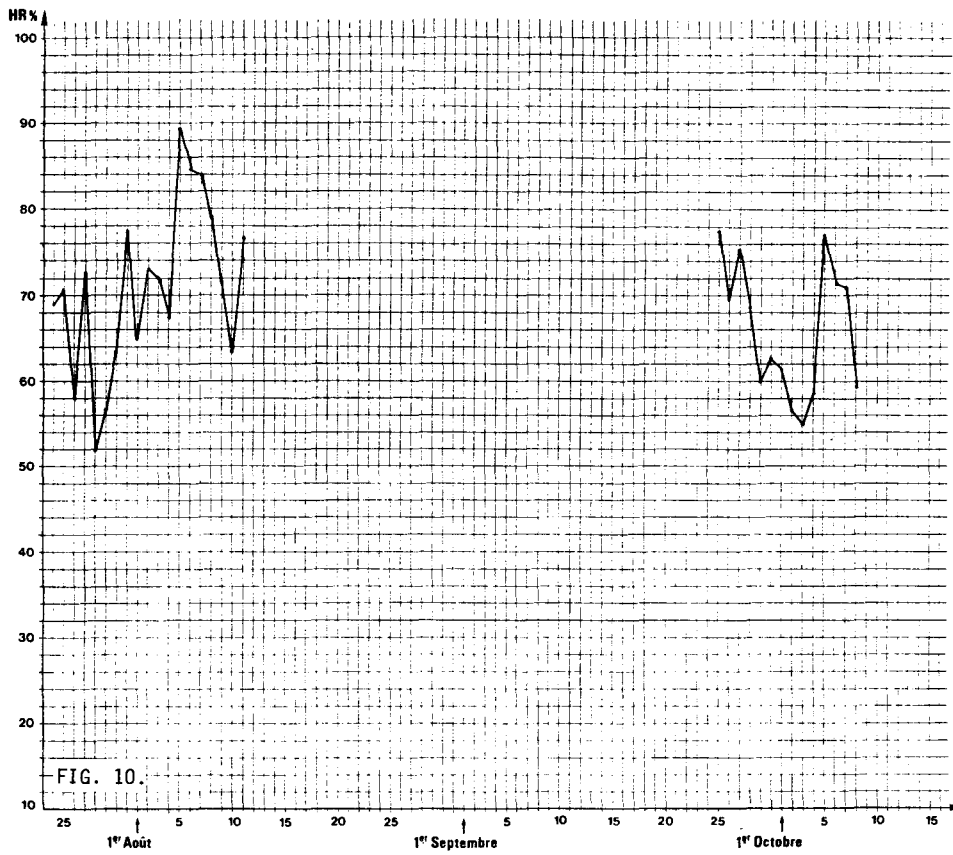


Figure 10. - L'humidité relative de l'air à la station «Mélèze» (Salèse) (= station 1)
Figure 10. - Relative air humidity in the «Larch» stand (Salèse) (= stand 1)

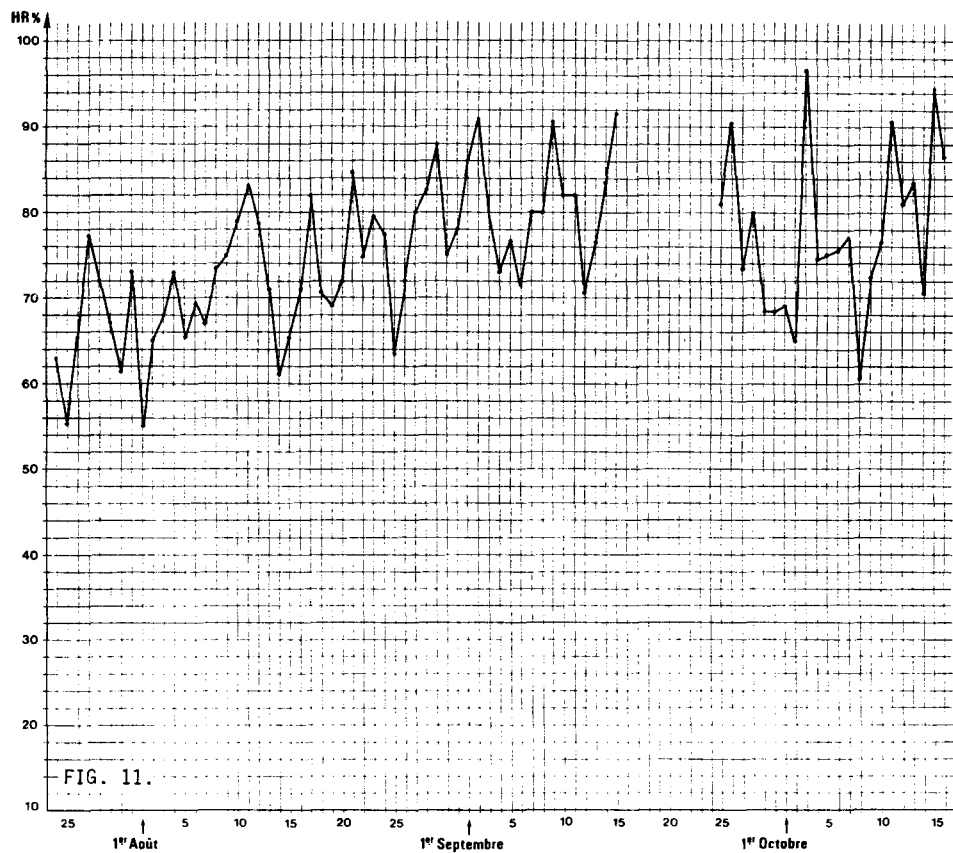


Figure 11. - L'humidité relative de l'air à la station «Pin à crochets» (Salèse) (= station 3)
Figure 11. - Relative air humidity in the «Hooked-coned Pine» stand (Salèse) (= stand 3)

8/10) et 70 % (le 15/10) pour le Pin cembro ; parallèlement, les trois grands pics atteignent 81 % (le 26/09), 80,5 % (le 30/09) et 85 % (le 11/10) pour le Mélèze, et 95 % (le 26/09), 97 % (le 3/10) et 95 % (le 11/10) pour le Pin cembro.

Sur l'ensemble des données, le taux moyen quotidien d'humidité relative est beaucoup plus fréquemment supérieur dans la station du Pin cembro que dans celle du Mélèze (respectivement, 83,33% des cas, contre 11,90% et 4,76% de cas d'égalité).

Les taux maximums journaliers d'humidité relative sont presque toujours plus élevés dans la station du Pin cembro (exactement dans 85,71% des cas, contre 7,14% et 7,14% de cas d'égalité), alors que les taux minimums quotidiens sont le plus souvent inférieurs dans la station du Mélèze (dans 64,29% des cas, contre 30,95% et 4,76% de cas d'égalité). Les amplitudes de la variation diurne de l'humidité relative sont un peu plus fréquemment plus importantes dans la station du Pin cembro (52,38% des cas, contre 45,24% et 2,38% de cas d'égalité).

En résumé, le Mélèze du Haut Vallon de la Minière colonise une station caractérisée par un taux d'humidité relative globalement plus faible que celui qui existe dans la station du Pin cembro. Cette conclusion corrobore donc celle énoncée précédemment lors de la comparaison de la station de Mélèze du Haut Vallon de Salèse avec celle du Pin cembro.

5-Comparaison des stations «Pin cembro» (Salèse) et «Pin mugho» (Mont Agnellino) (figures 9 et 14)

La station de Pin mugho du Mont Agnellino présente un microclimat nettement plus sec que celui de la station de Pin cembro du Haut Vallon de Salèse. Le profil hygrométrique du Pin mugho se situe clairement au-dessous de celui du Pin cembro. Pour le Pin mugho, les moyennes maximales atteignent seulement 74 % d'humidité relative (les 9 et 17/08) pendant la première période enregistrée et 87 % (le 11/10) pour la seconde alors que pour le Pin cembro, et pour les mêmes périodes, elles atteignent respectivement 83,5 % (le 11/08) et 97 % (le 3/10). D'autre part, les moyennes minimales descendent jusqu'à 40 % d'humidité relative (le 3/08) et même 39,5 % (le 8/10) pour le Pin mugho et à seulement 55 % (le 25/07) ou 57 % (le 1/08) et 64 % (le 8/10) pour le Pin cembro.

Il est à remarquer que, sur l'ensemble des observations effectuées, le taux moyen quotidien d'humidité relative est pratiquement toujours

supérieur dans la station du Pin cembro (97,83% des cas et 2,17% de cas d'égalité).

Les taux maximums journaliers d'humidité relative sont aussi, évidemment, le plus souvent supérieurs dans la station du Pin cembro (86,96% des cas, contre 10,87% pour la station du Pin mugho et 2,17% de cas d'égalité). Les taux minimums quotidiens d'humidité relative sont, en outre, très majoritairement inférieurs dans la station du Pin mugho (93,48% des cas, contre 6,52% pour la station du Pin cembro). Quant aux amplitudes de la variation diurne du taux d'humidité relative, elles sont plus fréquemment supérieures dans la station du Pin mugho (78,26% des cas, contre 21,74% des cas pour la station du Pin cembro).

Ainsi, le Pin mugho du Mont Agnellino a colonisé un biotope qui offre des caractéristiques hygrométriques manifestant des tendances comparables à celles déjà observées dans la station du Pin mugho du Boréon : les taux maximums et minimums quotidiens d'humidité relative sont très généralement inférieurs à ceux notés dans la station de Pin cembro, ce qui engendre, bien sûr, des taux moyens quotidiens plus bas également. Par contre, les amplitudes de la variation diurne du taux d'humidité relative sont, ici, plus souvent supérieures dans la station du Pin mugho.

Le Pin mugho se trouve donc au Mont Agnellino dans une station incontestablement plus xérique que celle occupée par le Pin cembro.

6-Comparaison des stations «Pin cembro» (Salèse) et «Rhodoraie extrasylvatique» (Cirque de l'Enfer) (figures 9 et 15)

Bien que le nombre de données soit assez restreint, on peut quand même observer une plus grande xéricité de la Rhodoraie extrasylvatique. Ici, encore, c'est dans la deuxième période d'enregistrement que la discrimination des deux stations est la plus nette. Par exemple, on note des moyennes minimales fort basses dans la Rhodoraie extrasylvatique : 45,5 % (le 29/09), 43,5 % (le 2/10), 46,5 % (le 8/10), 54 % (le 14/10), alors qu'elles atteignent 71,5 % (le 29/09), 68 % (le 2/10), 64 % (le 8/10) et 70 % (le 15/10) pour le Pin cembro. Quant aux moyennes maximales, elles sont aussi plus fréquemment élevées pour la station du Pin cembro que pour celle de la Rhodoraie extrasylvatique, comme on le remarque facilement sur les graphiques où, pour la deuxième période, plusieurs pics dépassent 85 % d'humidité relative et même certains 90 %, alors qu'un seul dépasse ce dernier taux pour la Rhodoraie extrasylvatique.

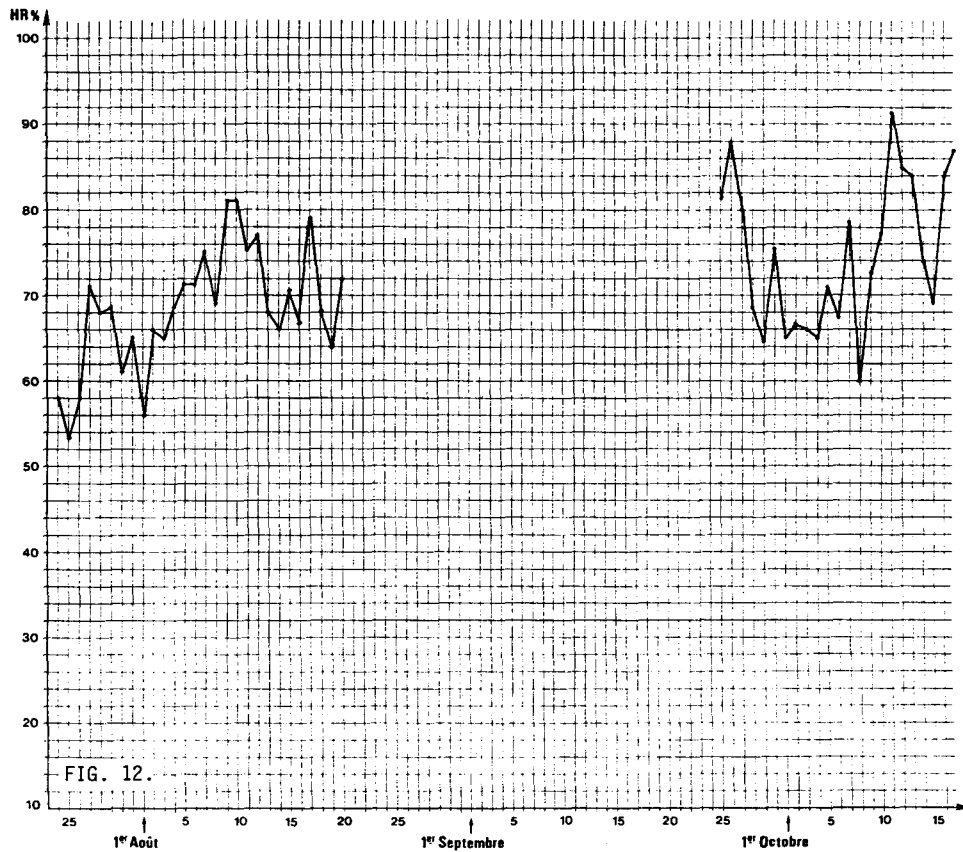


Figure 12. - L'humidité relative de l'air à la station «Pin mugho» (Boréon) (= station 4)
 Figure 12. - Relative air humidity in the «Mugho Pine» stand (Boréon) (stand 4)

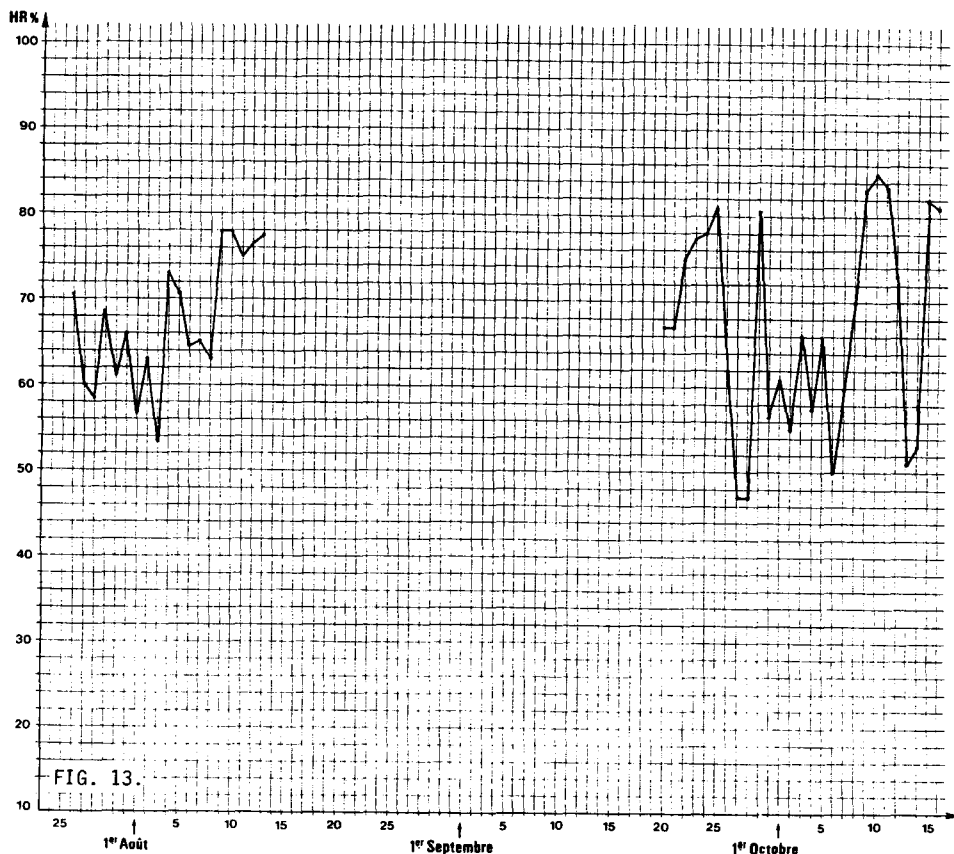


Figure 13. - L'humidité relative de l'air à la station «Mélèze» (Minière) (= station 5)
 Figure 13. - Relative air humidity in the «Larch» stand (Minière) (= stand 5)

Si l'on considère l'ensemble des données, on constate que les taux moyens quotidiens d'humidité relative sont supérieurs dans plus de 85% des cas (86,49% plus exactement) dans la station du Pin cembro (contre 10,81% et 2,70% de cas d'égalité). Il en est pratiquement de même pour les taux maximums journaliers qui y sont plus élevés dans 81,08% des cas (contre 8,11% des cas seulement pour la station de la Rhodoraie extrasylvatique et 10,81% de cas d'égalité). En outre, plus des trois quarts des taux minimums quotidiens d'humidité relative sont plus faibles dans la station de la Rhodoraie extrasylvatique (75,68% des cas, contre 16,22% et 8,11% de cas d'égalité). Quant aux amplitudes de la variation diurne du taux d'humidité relative, elles sont un peu plus souvent supérieures dans la Rhodoraie extrasylvatique (51,35% des cas, contre 45,95% et 2,70% de cas d'égalité).

La Rhodoraie extrasylvatique apparaît donc bien comme un biotope assurément plus xérique que la station du Pin cembro.

7-Quelques autres comparaisons de stations

- *Comparaison des stations «Pin à crochets» (Salèse), «Mélèze» (Salèse) et «Mélèze» (Minière)* (figures 11, 10 et 13)

La comparaison des données d'humidité relative concernant les stations du Mélèze du Haut Vallon de Salèse et du Pin à crochets du Vallon de Salèse montre que les taux moyens quotidiens sont supérieurs dans plus de 60% des cas dans cette dernière station (60,61% plus exactement, contre 39,39% pour le Mélèze). Ce sont les taux minimums quotidiens qui, en étant moins élevés dans 63,64% des cas (contre 36,36%), engendrent une xéricité moyenne de l'atmosphère plus prononcée dans la station «Mélèze» (Salèse) (bien que les taux maximums journaliers soient très majoritairement supérieurs dans cette station : 69,70%, contre 27,27% et 3,03% de cas d'égalité). En outre, l'amplitude de la variation diurne du taux d'humidité relative est le plus souvent supérieure pour le Mélèze que pour le Pin à crochets (66,67% des cas, contre 27,27% et 6,06% de cas d'égalité).

Les données recueillies dans la station «Mélèze» (Minière) corroborent le fait que cette essence colonise un biotope où l'air présente globalement plus de xéricité que dans la station du Pin à crochets. Dans cette dernière station, en effet, les taux quotidiens moyens d'humidité relative sont supérieurs dans 75,61% des cas (contre 21,95% et 2,44% de cas d'égalité) et les taux maximums journaliers sont plus élevés dans

78,05% des cas (contre 21,95%). De plus, les taux minimums quotidiens d'humidité relative sont plus bas dans 63,41% des cas dans la station du Mélèze (contre 29,27% et 7,32% de cas d'égalité). Par contre, les amplitudes de la variation diurne du taux d'humidité relative sont supérieures à peu près autant de fois dans une station que dans l'autre (à peine un peu plus souvent pour la station du Pin à crochets avec 51,22% des cas, contre 48,78% des cas pour la station du Mélèze).

- *Comparaison des stations «Mélèze» (Minière), «Pin mugho» (Boréon) et «Pin mugho» (Mont Agnellino)* (figures 13, 12 et 14)

Si l'on prend d'abord pour référence la station «Mélèze» (Minière) pour laquelle les données disponibles sont plus nombreuses que pour la station «Mélèze» (Salèse), on peut, en la comparant aux stations de Pin mugho, mettre en évidence une facette de la grande plasticité écologique dont fait preuve ce Pin. En effet, la station de Pin mugho du Boréon se montre globalement plus humide, alors que c'est l'inverse pour la station de Pin mugho du Mont Agnellino.

Pour le Pin mugho du Boréon, les taux moyens quotidiens d'humidité relative sont supérieurs dans 73,81% des cas (contre 21,43% pour le Mélèze et 4,76% de cas d'égalité). D'autre part, 69,05% des taux maximums journaliers sont supérieurs dans la station du Pin mugho (contre 28,57% et 2,38% de cas d'égalité). En outre, les taux minimums quotidiens sont beaucoup plus fréquemment inférieurs dans la station du Mélèze (64,29% des cas) que dans celle du Pin mugho (30,95% et 4,76% de cas d'égalité). Enfin, les amplitudes de la variation diurne du taux d'humidité relative sont plus importantes un peu plus souvent dans la station du Pin mugho (50% des cas) que dans celle du Mélèze (45,24% et 4,76% de cas d'égalité).

Pour le Pin mugho du Mont Agnellino, les taux moyens quotidiens d'humidité relative ne sont supérieurs que dans 37,78% des cas (contre 57,78% pour le Mélèze et 4,44% de cas d'égalité) quoique, remarquons-le, les taux maximums journaliers sont, ici aussi, majoritairement supérieurs (55,56% des cas, contre 40% pour le Mélèze et 4,44% de cas d'égalité). Par contre, les taux minimums quotidiens sont plus bas dans plus des trois quarts des cas dans la station du Pin mugho (75,56% des cas, contre 24,44% pour le Mélèze). Les amplitudes de la variation diurne du taux d'humidité relative sont plus importantes dans la station du Pin mugho beaucoup plus fréquemment (71,11% des cas, contre 28,89%).

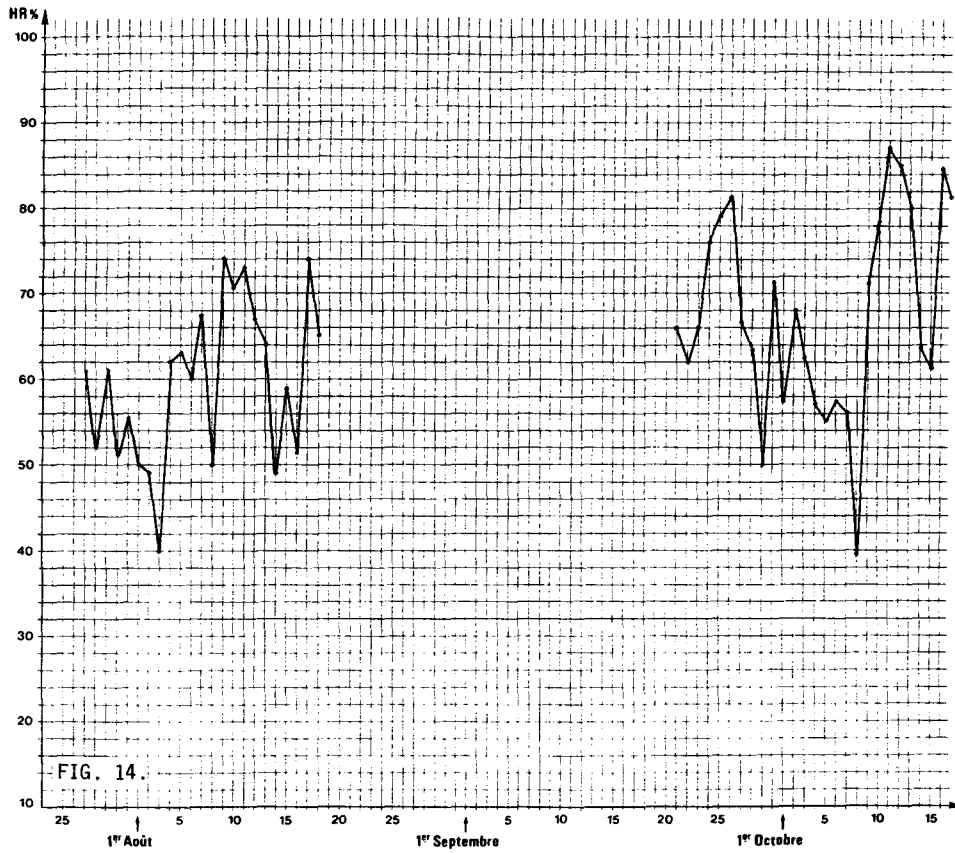


Figure 14. - L'humidité relative de l'air à la station «Pin mugho» (Mont Agnellino) (= station 6)
 Figure 14. - Relative air humidity in the «Mugho Pine» stand (Mont Agnellino) (= stand 6)

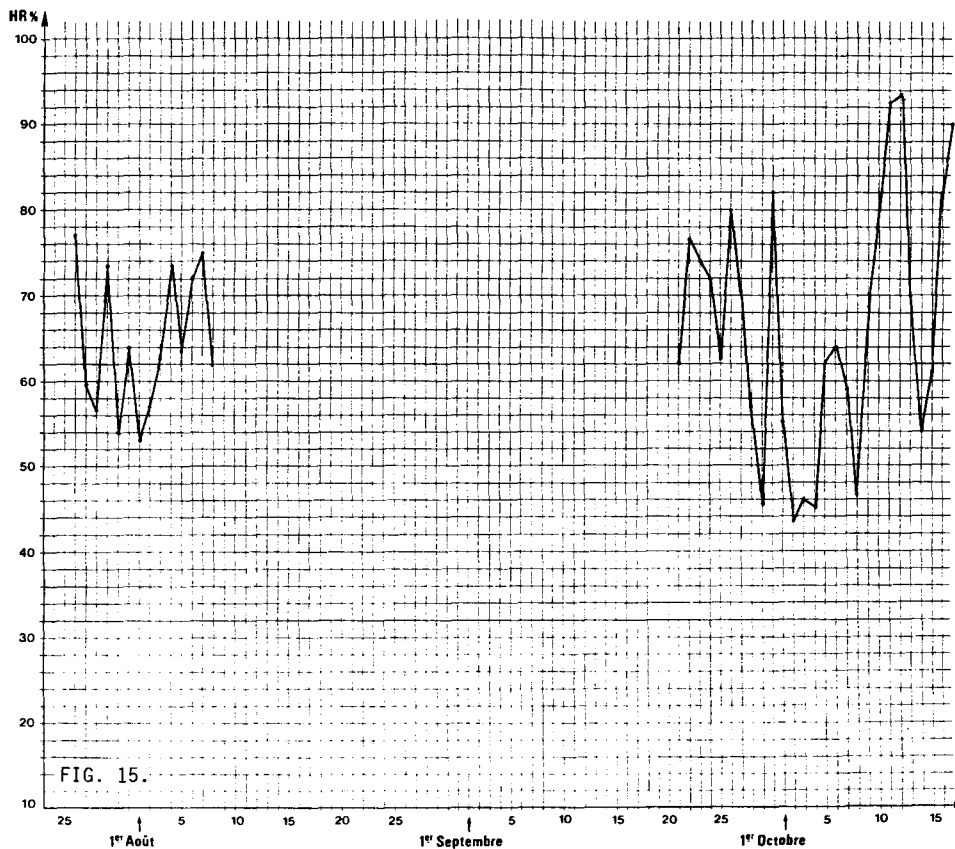


Figure 15.- L'humidité relative de l'air à la station «Rhodoraie extrasylvatique» (Cirque de l'Enfer) (=station 7)
 Figure 15. - Relative air humidity in the «extrasylvatical Rhododendron grouping» stand (Cirque de l'Enfer) (= stand 7)

- *Comparaison des stations «Mélèze» (Salèse), «Pin mugho» (Boréon) et «Pin mugho» (Mont Agnellino)* (figures 10, 12 et 14)

Si l'on compare les stations «Mélèze» (Salèse) et «Pin mugho» (Boréon), les faits sont moins nets que précédemment. Les taux moyens d'humidité relative sont encore, cependant, un peu plus fréquemment supérieurs dans la station du Pin mugho (48,48% des cas, contre 45,45% et 6,06% de cas d'égalité). Les taux maximums quotidiens sont pourtant le plus souvent supérieurs dans la station «Mélèze» (Salèse) (81,82% des cas, contre 15,15% et 3,03% de cas d'égalité) mais les taux minimums journaliers sont généralement moins bas dans la station du Pin mugho : ces taux ne sont inférieurs dans cette station que dans 39,39% des cas, contre 54,55% dans celle du Mélèze (et 6,06% de cas d'égalité). Quant aux amplitudes de la variation diurne du taux d'humidité relative, elles sont plus fréquemment supérieures dans la station «Mélèze» (Salèse) (69,70% des cas) que dans celle du Pin mugho (30,30% des cas).

Le Pin mugho du Mont Agnellino occupe un biotope franchement plus sec que celui du Mélèze du Haut Vallon de Salèse. Les taux moyens quotidiens d'humidité relative et les taux maximums journaliers sont, en effet, le plus souvent supérieurs dans la station du Mélèze (on constate respectivement 70% des cas, contre 26,67% et 3,33% de cas d'égalité et 76,67% des cas, contre 16,67% et 6,67% de cas d'égalité). Les taux minimums quotidiens d'humidité relative sont, en outre, plus fréquemment inférieurs pour le Pin mugho (66,67% des cas, contre 30% et 3,33% de cas d'égalité), alors que les amplitudes de la variation diurne du taux d'humidité relative sont supérieures à peu près autant de fois dans une station que dans l'autre (à peine un peu plus souvent pour le Mélèze avec 50% des cas, contre 46,67% pour le Pin mugho et 3,33% de cas d'égalité).

- *Comparaison des stations «Pin à crochets» (Salèse), «Pin mugho» (Boréon) et «Pin mugho» (Mont Agnellino)* (figures 11, 12 et 14)

La comparaison des stations «Pin à crochets» (Salèse) et «Pin mugho» (Boréon) met en évidence une plus grande xéricité pour cette dernière station. Si l'on se réfère à l'ensemble des données, on constate que les taux moyens quotidiens d'humidité relative sont supérieurs dans 56% des cas dans la station du Pin à crochets (contre 40% pour le Pin mugho et 4% de cas d'égalité). Concernant les taux maximums journaliers, ils sont également plus élevés dans la station du Pin à crochets dans 54% des cas

(contre 36% pour le Pin mugho et 10% de cas d'égalité). Les taux minimums quotidiens d'humidité relative sont environ deux fois plus souvent inférieurs dans la station du Pin mugho que dans celle du Pin à crochets (plus précisément, 62% des cas, contre 30% et 8% des cas d'égalité). Enfin, les amplitudes de la variation diurne du taux d'humidité relative sont plus fréquemment supérieures dans la station du Pin mugho que dans celle du Pin à crochets (respectivement, 54% des cas, contre 42% et 4% de cas d'égalité).

La comparaison des stations «Pin à crochets» (Salèse) et «Pin mugho» (Mont Agnellino) du point de vue hygrométrique corrobore et accentue même les différences qui viennent d'être mises en évidence. Ainsi, les taux moyens quotidiens d'humidité relative sont supérieurs dans la station du Pin à crochets dans 88,89% des cas (contre 8,89% et 2,22% de cas d'égalité). Les taux maximums journaliers sont plus forts, toujours dans la station du Pin à crochets, dans 62,22% des cas (contre 17,78% et 20% de cas d'égalité). Les taux minimums quotidiens sont inférieurs dans la station du Pin mugho dans plus de 90% des cas (91,11% exactement, contre 6,67% et 2,22% de cas d'égalité). Quant aux amplitudes de la variation diurne du taux d'humidité relative, elles sont, dans plus des trois quarts des cas, supérieures dans la station du Pin mugho (75,56% des cas, contre 24,44%).

En résumé, on constate que le Pin à crochets du Vallon de Salèse occupe une station sans conteste moins xérique que les deux stations de Pin mugho lesquelles, cependant, sont soumises plus fréquemment à de plus grandes amplitudes de la variation diurne du taux d'humidité relative.

- *Comparaisons des stations «Pin mugho» (Mont Agnellino) et «Rhodoraie extrasylvatique» (Cirque de l'Enfer)* (figures 14 et 15)

La comparaison des taux d'humidité relative qui règnent dans les stations «Pin mugho» (Mont Agnellino) et «Rhodoraie extrasylvatique» (Cirque de l'Enfer) est fort révélatrice du comportement de résistance dont témoigne le Pin mugho vis-à-vis du facteur humidité relative de l'air. Les taux moyens quotidiens sont plus élevés dans 60% des cas dans la Rhodoraie extrasylvatique (contre 37,5% pour le Pin mugho et 2,5% de cas d'égalité) et ceci bien que les maximums journaliers soient supérieurs un peu plus souvent dans la station du Pin mugho (52,5% des cas, contre 45% et 2,5% de cas d'égalité). Mais la possibilité d'avoir des minimums quotidiens plus bas est double dans la station du Pin mugho (65% des cas, contre 32,5%

pour la Rhodoraie extrasylvatique et 2,5% de cas d'égalité). En outre, les amplitudes de la variation diurne du taux d'humidité relative sont aussi plus fortes deux fois plus souvent dans la station du Pin mugho (65% des cas, contre 32,5% et 2,5% de cas d'égalité).

Le Pin mugho du Mont Agnellino occupe donc un biotope où l'atmosphère est relativement plus sèche que celle de la Rhodoraie extrasylvatique - notamment à cause du taux minimum quotidien d'humidité relative souvent plus bas - et où la fréquence de plus fortes amplitudes de la variation diurne du taux d'humidité relative est double.

8-Synthèse des résultats

Bien que les données soient malheureusement incomplètes, il semble cependant se dégager quelques faits qu'il est intéressant de souligner. De toutes les stations, c'est finalement celle du Pin cembro qui présente le meilleur bilan en ce qui concerne le facteur humidité relative de l'air. La station du Pin à crochets offre un profil hygrométrique un peu plus sec et plus irrégulier. Les stations de Mélèze se distinguent encore plus nettement par un degré hygrométrique plus faible en général (la station de Mélèze du Haut Vallon de la Minière étant la plus sèche des deux). Mais c'est la station de Pin mugho du Mont Agnellino qui est apparue comme la plus xérique de toutes, celle de Pin mugho du Boréon l'étant, par contre, beaucoup moins et se rapprochant davantage du profil hygrométrique de la station du Pin à crochets. Quant à la Rhodoraie extrasylvatique, elle présente également une sécheresse de l'air certaine et montre une ressemblance avec la station de Pin mugho du Mont Agnellino.

En considérant l'ensemble des paramètres hygrométriques analysés et à l'aide en particulier du tableau récapitulatif envisageant les diverses comparaisons de stations effectuées, on peut résumer les principaux résultats obtenus (tableau 2).

Principaux résultats

- Le Pin cembro occupe une station plus humide que le Mélèze du Haut Vallon de Salèse, en particulier parce que les taux minimums journaliers d'humidité relative sont beaucoup plus souvent moins bas dans la station du Pin cembro qui, en outre, présente généralement des amplitudes de la variation diurne de l'humidité relative moindres. Inversement, le Mélèze du Haut Vallon de Salèse colonise donc une station plus sèche et plus contrastée en ce qui concerne la

variation journalière du taux d'humidité relative.

- La station du Pin cembro est également plus humide que celle du Pin à crochets mais, cette fois, c'est surtout à cause des maximums quotidiens du taux d'humidité relative qui sont très fréquemment plus élevés dans la station du Pin cembro laquelle, par contre, offre plus souvent des amplitudes de la variation diurne de l'humidité relative supérieures. Le Pin à crochets occupe par conséquent un biotope plus sec que celui du Pin cembro et dans lequel l'humidité relative évolue souvent au cours de la journée de façon moins ample.

- La station du Pin cembro est franchement plus humide que celle du Pin mugho du Boréon car les maximums et les minimums quotidiens du taux d'humidité relative sont respectivement presque toujours et beaucoup plus souvent supérieurs, ce qui engendre, évidemment, des taux moyens journaliers en général supérieurs ; les amplitudes de la variation diurne de l'humidité relative sont également majoritairement plus importantes. Le Pin mugho du Boréon se trouve donc dans une station nettement plus xérique que celle du Pin cembro.

- Comparée à celle du Mélèze du Haut Vallon de la Minière, la station du Pin cembro est également, sans conteste, plus humide : les moyennes et les maximums quotidiens du taux d'humidité relative sont très fréquemment supérieurs et les minimums le sont aussi le plus souvent. On décèle, en outre, plus de xéricité dans cette station de Mélèze que dans celle du Haut Vallon de Salèse.

- La station du Pin cembro apparaît indiscutablement plus humide que celle du Pin mugho du Mont Agnellino : le taux moyen quotidien d'humidité relative y est pratiquement toujours supérieur car les taux journaliers maximums et minimums le sont le plus souvent. Le Pin mugho du Mont Agnellino occupe donc une station beaucoup plus xérique que celle colonisée par le Pin cembro et qui, de surcroît, offre des amplitudes de la variation diurne de l'humidité relative le plus fréquemment plus fortes.

- La station du Pin cembro est aussi nettement plus humide que celle de la Rhodoraie extrasylvatique ; le plus souvent (et de toute façon dans plus des trois quarts des cas), les taux quotidiens moyens, maximums et minimums d'humidité relative sont supérieurs dans la station du Pin cembro. En outre, les amplitudes de la variation diurne de l'humidité relative y sont un peu plus fréquemment moindres.

Tableau 2
Valeurs synthétiques des données quotidiennes de l'humidité relative de l'air
pour les diverses comparaisons de stations

Table 2
Synthetic values of daily relative air humidity data for the various stand comparisons

Tableau 2	<i>Données quotidiennes de l'humidité relative</i> →				
↓	<i>Comparaisons des stations</i>	\bar{X}	M	m	M-m
	"Pin cembro" (Salèse)	+	±	+	-
	"Mélèze" (Salèse)	-	∓	-	+
	"Pin cembro" (Salèse)	+	+	+	+
	"Pin à crochets" (Salèse)	-	-	-	-
	"Pin cembro" (Salèse)	+	+	+	+
	"Pin mugho" (Boréon)	-	-	-	-
	"Pin cembro" (Salèse)	+	+	+	±
	"Mélèze" (Minière)	-	-	-	∓
	"Pin cembro" (Salèse)	+	+	+	-
	"Pin mugho" (Mont Agnellino)	-	-	-	+
	"Pin cembro" (Salèse)	+	+	+	∓
	"Rhodoraie extrasylvatique" (Cirque de l'Enfer)	-	-	-	±
	"Pin à crochets" (Salèse)	+	-	+	-
	"Mélèze" (Salèse)	-	+	-	+
	"Pin à crochets" (Salèse)	+	+	+	±
	"Mélèze" (Minière)	-	-	-	∓
	"Mélèze" (Minière)	-	-	-	∓
	"Pin mugho" (Boréon)	+	+	+	±
	"Mélèze" (Minière)	+	-	+	-
	"Pin mugho" (Mont Agnellino)	-	+	-	+
	"Mélèze" (Salèse)	∓	+	-	+
	"Pin mugho" (Boréon)	±	-	+	-
	"Mélèze" (Salèse)	+	+	+	±
	"Pin mugho" (Mont Agnellino)	-	-	-	∓
	"Pin à crochets" (Salèse)	+	+	+	-
	"Pin mugho" (Boréon)	-	-	-	+
	"Pin à crochets" (Salèse)	+	+	+	-
	"Pin mugho" (Mont Agnellino)	-	-	-	+
	"Pin mugho" (Mont Agnellino)	-	±	-	+
	"Rhodoraie extrasylvatique" (Cirque de l'Enfer)	+	∓	+	-

+ indique que le paramètre est le plus fréquemment supérieur dans la station ; - indique que le paramètre est le plus fréquemment inférieur dans la station ; ± indique que le paramètre est supérieur dans la station avec une fréquence à peine un peu plus élevée que dans la station comparée ; ∓ indique que le paramètre est supérieur dans la station avec une fréquence à peine un peu moins élevée que dans la station comparée.

- Le Pin à crochets occupe une station moins xérique que celle du Mélèze du Haut Vallon de Salèse : les taux quotidiens moyens d'humidité relative y sont plus souvent supérieurs à cause des taux minimums quotidiens eux-mêmes fréquemment plus élevés (et, ceci, bien que les taux maximums journaliers y soient majoritairement inférieurs). Cette constatation se confirme nettement en considérant la comparaison avec la station du Mélèze du Haut Vallon de la Minière puisque, dans ce cas, les taux quotidiens moyens, maximums et minimums sont généralement supérieurs dans la station du Pin à crochets.

- Le Mélèze du Haut Vallon de la Minière a colonisé une station qui, avec des taux quotidiens moyens, maximums et minimums d'humidité relative beaucoup plus fréquemment inférieurs à ceux observés dans la station de Pin mugho du Boréon, est nettement plus sèche que cette dernière.

- Par contre, la station de Mélèze du Haut Vallon de la Minière est moins xérique que la station de Pin mugho du Mont Agnellino : les taux quotidiens moyens d'humidité relative y sont majoritairement supérieurs grâce aux taux minimums journaliers supérieurs dans plus des trois quarts des cas (et, ceci, bien que les taux quotidiens maximums soient souvent inférieurs pour cette station de Mélèze).

- Le Mélèze du Haut Vallon de Salèse s'est installé dans une station à peine un peu plus xérique que celle du Pin mugho du Boréon. Dans cette station de Mélèze, le pourcentage de cas où les taux quotidiens moyens d'humidité relative sont inférieurs n'est que légèrement plus élevé ; les taux maximums journaliers y sont d'ailleurs même le plus souvent plus forts mais ce sont les taux minimums quotidiens qui, globalement, en étant souvent plus bas pour le Mélèze, abaissent le taux moyen d'humidité relative dans cette station.

- Par contre, la station de Mélèze du Haut Vallon de Salèse est incontestablement moins xérique que la station de Pin mugho du Mont Agnellino puisque les taux quotidiens moyens, maximums et minimums d'humidité relative y sont toujours, de façon nette, plus fréquemment supérieurs.

- Le Pin à crochets a colonisé une station incontestablement moins xérique que celle du Pin mugho du Boréon : les taux quotidiens moyens, maximums et minimums d'humidité relative y sont, en effet, le plus souvent supérieurs.

Cette conclusion est encore plus évidente si l'on compare les stations de Pin à crochets et de Pin mugho du Mont Agnellino : les taux quotidiens moyens, maximums et minimums d'humidité relative sont très majoritairement inférieurs dans la station de Pin mugho.

Le Pin mugho s'est donc installé dans des stations plus xériques que celle du Pin à crochets et dans lesquelles l'amplitude de la variation diurne du taux d'humidité relative est plus forte plus fréquemment.

- Enfin, le comparaison des stations de Pin mugho du Mont Agnellino et de la Rhodoraie extrasylvatique permet de remarquer que la station de Pin mugho est relativement plus xérique. En effet, bien que les taux quotidiens maximums d'humidité relative soient un peu plus souvent supérieurs dans la station de Pin mugho du Mont Agnellino, les taux minimums journaliers y sont plus fréquemment inférieurs, ce qui induit plus souvent, pour cette station de Pin mugho, des taux quotidiens moyens d'humidité relative moins élevés.

Ainsi, de manière très synthétique, on peut schématiquement classer - selon un gradient de xéricité croissante - les différentes stations étudiées de la façon suivante : «Pin cembro» (Salèse) - «Pin à crochets» (Salèse) - «Pin mugho» (Boréon) - «Mélèze» (Salèse) - «Mélèze» (Minière) - «Rhodoraie extrasylvatique» (Cirque de l'Enfer) - «Pin mugho» (Mont Agnellino).

Ce classement, apparemment désordonné, démontre que sur le versant méridional des Alpes maritimes les conditions hygrométriques - tout comme les conditions thermiques étudiées précédemment - s'établissent de façon très complexe en haute montagne et ne peuvent donc pas se déduire directement et facilement de paramètres simples tels que l'altitude et la localisation géographique. En particulier, il est intéressant de remarquer que les taux d'hygrométrie observés à haute altitude ne suivent pas le gradient pluviométrique révélé par les postes météorologiques existant à plus basse altitude ; il est en effet connu qu'au Sud de la chaîne les précipitations sont surtout déterminées par les vents de Sud-Est et qu'«il se produit... une croissance générale des précipitations d'Ouest en Est» (BARBERO, 1972), le secteur oriental, plus proche de la mer, étant le plus atteint. Aussi, s'avère-t-il très délicat de concevoir des modèles mathématiques fiables permettant, à partir de données connues dans une station, de trouver les valeurs de celles-ci pour d'autres stations, même assez proches dans l'espace, tant l'hétérogénéité microclimatique est

grande dans les Alpes maritimes. Cette remarque n'est d'ailleurs pas restrictive et peut être étendue aux régions de haute montagne en général qui offrent une très grande diversité de biotopes et dont le climat montre de multiples nuances.

CONCLUSION GÉNÉRALE

L'intérêt d'études bioclimatiques ayant pour cadre la haute montagne n'est certes pas à démontrer pour un écologue, spécialement lorsque celles-ci sont effectuées dans des groupements végétaux caractéristiques de l'étage subalpin d'une chaîne de montagnes telle que les Alpes.

L'originalité du présent travail réside en particulier dans le fait que les diverses comparaisons envisagées s'appuient sur des données tout exprès simultanément recueillies dans des stations typiques, judicieusement choisies, situées au-dessus de 2000 mètres d'altitude et jusqu'à 2300 mètres. Sur le territoire étudié, Mélèze d'Europe, Pin cembro, Pin à crochets et Pin mugho existent à l'état naturel et les biotopes analysés ont pu être librement colonisés ou non par l'une de ces diverses essences, des semenciers de celles-ci étant présents sur l'ensemble du périmètre. La détermination des conditions écologiques caractérisant une station dans laquelle s'est installée une essence plutôt qu'une autre est donc révélatrice d'exigences écologiques de cette essence (ou tout au moins de certaines tolérances). Tout aussi informative est l'étude d'un biotope asylvatique, surtout lorsque celui-ci se trouve dans la zone immédiatement suprasylvatique, comme c'est le cas ici. Même s'il ne faut pas mésestimer l'influence des facteurs édaphiques, globalement, «en montagne, les conditions de climat sont impérieuses et sont plus importantes que les conditions de sol» (GAUSSEN, 1951) ; l'influence du climat général diminue à haute altitude en même temps qu'augmente celle des conditions stationnelles, si bien qu'il existe dans l'étage subalpin une mosaïque de microclimats, «ce qui peut provoquer sur un espace minime des changements soudains dont l'envergure dépasse celle rencontrée en passant d'une zone climatique à une autre» (HAMPEL, 1963). C'est la raison pour laquelle les présentes recherches ont porté sur deux paramètres fondamentaux du climat : la température et l'humidité relative de l'air ambiant. Des différences sensibles entre les divers types de stations ont ainsi été mises en évidence, ce qui nous apporte de précieuses indications sur les exigences climatiques des principales essences de conifères peuplant l'étage subalpin des

Alpes. En outre, le classement synthétique des stations en fonction de la température ou de l'humidité relative, apparemment désordonné, souligne l'extrême difficulté d'établir des modèles mathématiques fiables pour la connaissance microclimatique précise de l'étage subalpin - et des zones de haute montagne en général - tant les situations rencontrées y sont contrastées et variées.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ARBEZ, M., BONNEAU, M., OSWALD, H. et PONCET, A., 1971.- Les problèmes de reboisement dans l'étage subalpin à la lumière de l'expérience acquise en Autriche et en Suisse. *Rev. forest. française* (Nancy), 23 (6) : 571-596. (*)
- ARLERY, R., GRISOLLET, H. et GUILMET, B., 1962.- *Climatologie, méthodes et pratiques*. Gauthier-Villars Éditeur, Paris-Bruxelles-Montréal : 434 p.
- BARBERO, M., 1972.- *Études phytosociologiques et écologiques comparées des végétations orophiles alpine, subalpine et mésogéenne des Alpes Maritimes et Ligures*. Thèse de Doctorat ès Sciences Naturelles, Université de Provence, Marseille : 418 p. + planches et figures hors-texte.
- GAUSSEN, H., 1951.- La cartographie des précipitations annuelles des Alpes occidentales. *In* : Coupe botanique des Alpes du Tyrol à la France. *Bull. Soc. bot. France* (Paris). 78e Session extraordinaire (Août 1950), 98 : 117-118.
- GUINOCHET, M., 1938.- *Études sur la végétation de l'étage alpin dans le bassin supérieur de la Tinée (Alpes-Maritimes)*. Thèse de Doctorat ès Sciences Naturelles. Bosc Frères, M. et L. Riou, Lyon : 458 p.
- GUINOCHET, M., 1973.- *Phytosociologie*. Masson et Cie Éditeurs, Paris : 227 p.
- HAMPEL, R., 1963.- *Ökologische Untersuchungen in der subalpinen Stufe zum Zwecke der Hochlagenaufforstung*. *Mitt. Forstl. Bundesversuchsanst.* (Mariabrunn), 60 : 850-864.
- Ökologie der Alpinen Waldgrenze*. 1967.- Symposium, Innsbruck (29.-31. März 1966). *Mitt. Forstl. Bundesversuchsanst.* (Wien), 75 : 492 p. (*)

- OZENDA, P., 1982.- *Les végétaux dans la biosphère*. Doin Éditeurs, Paris : 431 p.
- PEGUY, Ch.-P., 1970.- *Précis de Climatologie*. Éd. 2. Masson et Cie Éditeurs, Paris : 468 p.
- SANDOZ, H., 1973.- Un abri météorologique pour l'enregistrement du microclimat au niveau des végétaux. *Bull. Écol.*, 4 (3) : 209-214.
- SANDOZ, H., 1977.- Comparaison d'un abri météorologique «tout-terrain» avec l'abri «Marine». *Bull. Écol.* 8 (4) : 465-477.
- SANDOZ, H., 1987.- *Recherches taxonomiques, biogéographiques et phytoécologiques sur les principaux Conifères subalpins des Alpes : Mélèze d'Europe, Pin cembro, Pin à crochets et Pin mugho. Études de terrain centrées sur les Alpes Maritimes et Ligures (région du Parc National du Mercantour)*. Thèse de Doctorat d'État ès Sciences, Université d'Aix-Marseille III (Faculté des Sciences et Techniques Saint-Jérôme, Marseille) : 650 p. (*)
- SANDOZ, H., 1988.- La température de l'air ambiant dans quelques groupements végétaux subalpins types des Alpes Maritimes et Ligures. *Publications de l'Association Internationale de Climatologie - Actes du Colloque d'Aix-en-Provence, France (8-10 Juin 1988)*, 1 : 193-201.
- TRANQUILLINI, W., 1979.- *Physiological ecology of the alpine timberline. Tree existence at high altitudes with special reference to the european Alps*. Ecological Studies 31. Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg-New York : 137 p. (*)

(*) Les travaux repérés par un astérisque recèlent une très riche bibliographie spécialisée.

Generic diversity patterns in the Tenebrionid beetle communities (Col. Tenebrionidae)

Antonio de los SANTOS*

SUMMARY

Generic diversity of the tenebrionid communities was estimated for several geographical areas both on large and small scale, and was related to several environmental factors. In each site the generic diversity was estimated using the method proposed by SIMPSON (1949) and described by WILLIAMS (1947, 1951).

Higher generic diversity was found in the mediterranean ecosystems, especially in the Lower Guadalquivir, and at tropical and equatorial zones. In the arid zones of subtropical desert there are lower generic diversities although on a large scale there are highest differences (arid and semi-arid microclimates). A close relationship was observed between the generic diversity of the communities and the rainfall of sites. Likewise, the most important factors affecting the generic diversity were the isolation and the antiquity of the ecosystems, of which effects are increased as a function of the area and the variability of the environments. In the same way, the geographic situation of the areas, in relation to the capacity of dispersion of the genera, as well as the proximity to the coast favour the increase of the generic diversity.

KEY WORDS : Insecta, aridity, speciation, niche, gradients

RESUMEN

Se estima la diversidad genérica de las comunidades de tenebrionidos para diversas áreas geográficas, a diferentes escalas, y se relaciona con diferentes factores ambientales. En cada sitio se estima la diversidad genérica usando el método propuesto por SIMPSON (1949) y descrito por WILLIAMS (1947, 1951).

Se observa que los valores más elevados de diversidad genérica se dan en los ecosistemas mediterráneos, especialmente en el Bajo Guadalquivir, y en las zonas tropicales y ecuatoriales. En las zonas áridas del desierto subtropical se aprecian valores muy bajos de diversidad genérica, aunque, localmente, pueden existir grandes diferencias debido a la aparición de microclimas más húmedos. Parece existir una estrecha relación entre la diversidad genérica de las comunidades y la precipitación de las áreas. Otros factores que pueden influir serían el aislamiento y antigüedad de los ecosistemas, cuyos efectos se ven incrementados en función de la superficie y variabilidad de los medios. Así mismo, la situación geográfica de las áreas, en relación con el poder de dispersión de los géneros, así como la proximidad a las costas favorecen el aumento de la diversidad genérica.

RÉSUMÉ

La diversité générique des communautés de ténébrionides a été étudiée dans quelques territoires, à différentes échelles, et la variabilité de cette diversité a été interprétée en fonction des différents facteurs du milieu. La méthodologie employée se base sur la méthode proposée par SIMPSON (1949) et décrite par WILLIAMS (1947, 1951).

La diversité générique tend à augmenter dans les écosystèmes méditerranéens, spécialement dans le Bas Guadalquivir et dans les zones tropicales et équatoriales, tandis que dans les zones arides des déserts subtropicaux, on observe une diminution des valeurs de ce paramètre. A une échelle plus détaillée, on observe de grandes différences et on peut mettre en relief l'effet produit par les microclimats humides. Une relation étroite est observée entre la diversité générique et les précipitations des régions concernées. Cet effet est différent selon l'isolement et l'âge des écosystèmes. Dans les étapes plus jeunes, la diversité générique augmente, tandis qu'elle diminue dans les étapes ultérieures. Dans tous les cas, la diversité générique diminue sur les grandes superficies présentant une hétérogénéité

* Department of Ecology. University of La Laguna, Tenerife, Islas Canarias, Spain

spatiale beaucoup plus nette. Au contraire, l'augmentation de la diversité générique va de pair avec une augmentation du pouvoir de dispersion des genres, conditionnée par la situation géographique des aires en relation avec la distance à la mer.

MOTS-CLES : insectes, aridité, spéciation, niche écologique, gradients

INTRODUCTION

The tenebrionid beetle community is a conspicuous component of arid and semi-arid ecosystems (MACMAHON, 1979). Different tolerance of genera and species to dryness in relation to a wide variety of arid land ecosystems, allow us to analyse the main tendency of variation in the community composition and its subsequent interpretation in historical, biogeographical and ecological terms.

With these aims, we are able to consider the concept of generic diversity. In fact, this concept is related to the «exclusion principle» of DARWIN and GRINNELL's niche concept (1904), i.e. it is expected that congeneric species will not live exactly in the same niche. The method for its estimation was proposed by SIMPSON (1949) under the theory of information, and applied by WILLIAMS (1949, 1951) under the context of «competitive exclusion principle» in bird communities, and DEN BOER (1980) who was of the opinion that taxonomically closely related carabid beetle species are also ecologically closely related.

In this paper the generic diversity of different tenebrionid communities is analysed in several geographical areas following a wide latitudinal gradient. Therefore, it claims to interpret the influence of some ecological factors on generic diversity, especially of the aridity degree of the site.

METHODS

Following a latitudinal gradient from the islands and peninsulas of Southern Europe to Southwest Africa, several geographical areas of different latitudinal zones (mediterranean, subtropical warm desert, savannah, tropical with rainy seasons, and equatorial) have been selected, where the tenebrionid community was sampled by several entomologists, and the faunistic composition defined, in its entirety and for specific habitats which are characterized, principally, by geographical features (island, river, plain, dunes, etc.). In each case, biomes or climatic gradients associated with characteristic

physionomic complexes are detected and each biome has been associated with a climate diagram of WALTER-LIETH (WALTER & LIETH, 1967). For the Guadalquivir River Valley and the Canary Islands the mean temperature and rainfall were estimated using data from the meteorological stations on each site.

To compare the distribution over genera of the species, present in some lists of species, we used the method proposed by SIMPSON (1949) and described in WILLIAMS (1951). The total number of different ways in which two species can be taken at random from any collection of species (N), classified into genera -each with n_i species respectively- is $N(N-1)/2$ (possible pairs), whereas the total number of ways in which two species can be taken within a genus is $n_i(n_i-1)/2$ (congeneric pairs). Hence, the probability that two species taken at random from N will be congeneric, is $n_i(n_i-1)/N(N-1)$ by which $N(N-1)/n_i(n_i-1)$ will be a measure of the «Generic diversity» of N , i.e. a number that will be the higher the greater the number of genera over which the N species are distributed. The general term will be : $D.g. = N_i(N_i-1)/n_i(n_i-1)m_i$. m_i is the number of genera each with n_i species.

The Northern Mediterranean regions present high values of generic diversity, and in the Lower Guadalquivir this regularity is especially apparent ($G.d = 85,5$). In the mediterranean islands the tenebrionid communities show low values of generic diversity. Likewise, a certain decrease was observed from the southern coast, that was emphasized by the continentality effect in the inside arid region of the North East Iberian Peninsula (Segría-Monegros region, to western of Catalanian Coastal Mountains). Hence, the geographical location of the Lower Guadalquivir was, as well as the degree of aridity, a significant factor, when it offers optimal conditions for the development of these colonizers belonging to several biogeographical regions.

RESULTS

Table 1 presents the values of the generic diversity for tenebrionid communities in the study sites selected along a latitudinal gradient.

Table 1
Latitudinal distribution of tenebrionid generic diversity

Study Site	Number of Species	Number of Genera	Generic Diversity	Reference
North Mediterranean Sea				
<i>Continental coast (W-E)</i>				
Iberian Peninsula :				
Lower Guadalquivir (S.W)	19	18	85,50	Santos 1992
Subbetican Mountains (S)	18	15	51,00	Bujalance <i>et al.</i> 1987
North Levant Littoral	31	23	46,50	Español 1966
Segria-Monegros (N.E)	29	19	33,80	Viñolas 1981
Italian Peninsula :				
Puglie Region (S.E)	58	42	65,50	Marcuzzi 1964
<i>Islands</i>				
Balearic Islands	57	30	33,25	Español 1954
Island of Sicily	45	28	38,00	Marcuzzi 1970a
Island of Tremiti	16	13	30,00	Marcuzzi 1970b
South Mediterranean Sea				
<i>Atlantic coast</i>				
Southwest Morocco	22	5	25,00	Pierre 1958
West Mauritania	18	2	21,20	Pierre 1958
<i>Mediterranean coast</i>				
Littoral Oranie	8	6	9,30	Pierre 1958
Tripolitania	54	9	13,50	Mellini 1976
<i>Continental areas</i>				
Northwest Sahara Desert	58	26	18,36	Pierre 1958
Western High «plateaux»	9	6	9,00	Pierre 1958
<i>Atlantic islands</i>				
Azores Islands	18	12	21,50	Borges 1990
Canary Islands	126	31	20,19	Oromi 1982
Cape Verde Islands	63	28	9,70	Geisthardt & Harten 1992
Tropical zones				
<i>Senegal</i>				
Northern Ferlo Savannah	19	16	57,00	Gillon & Gillon 1974
<i>Somalia</i>				
Shore-dune of Sar Uanle	29	25	40,60	Chelazzi <i>et al.</i> 1985
<i>Namib Desert</i>				
South West Africa/Namibia	87	51	42,51	Holm & Sholtz 1980 Wharton & Seely 1982

The lowest values of generic diversity occur in the subtropical desert regions where the aridity attains the highest degree (figure 1). On the regions of Africa situated between 15 and 35° N, the tenebrionid beetle communities present different values of generic diversity. Hence, from the western coasts (Morocco, Mauritania) to the mediterranean central coasts (Oranie, Tripolitania) and the continental areas, the generic diversity decrease noticeably. Moreover, from North to South a generic diversity gradient is observed, especially in the macaronesic islands.

Further south, from the Tropics to the Equator, in the semideciduous vegetation zones or green deciduous during the rainy season, dry forest, savannahs or prairies, the generic diversity notably rises.

The regularity described by mean of latitude variations could be related to different factors. Possibly the degree of aridity was the most important factor both on a small and large scale.

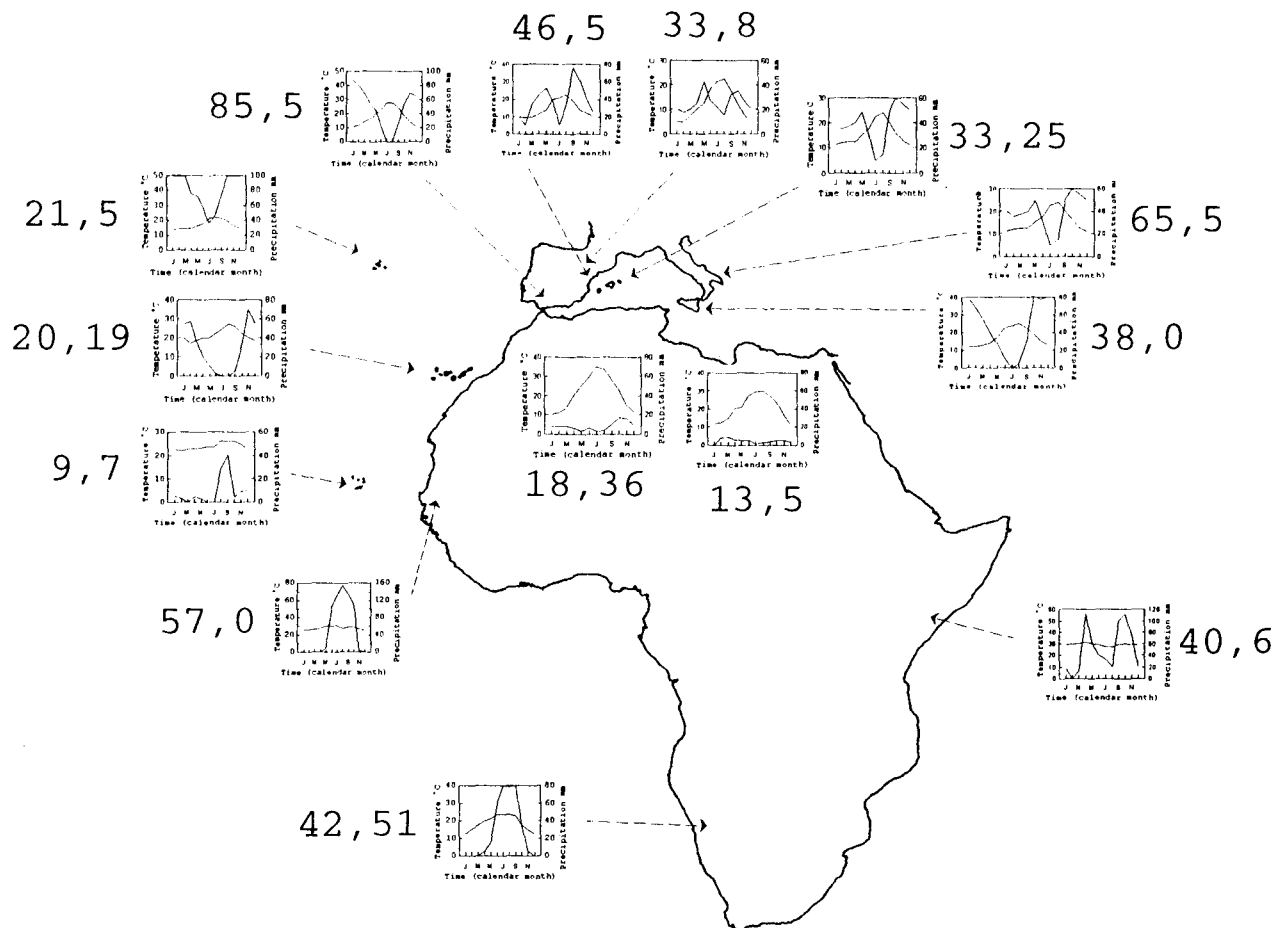


Figure 1.- Latitudinal distribution of generic diversity of the tenebrionid beetle communities. Climate-diagram of the sampling areas are indicated.

Large scale, the environmental moisture and rainfall changes also occur. ESPAÑOL (1966) studied the species composition of tenebrionid beetles in the North part of Eastern Spain between the Wild Coast and the Jucar River, including the Columbretes Islands in front of the Levant Coast. Table 2 presents the generic diversity, richness and number of genera for each sampling site from North to South. The highest generic diversity was shown in the North of the River Ebro (800-1200 mm of mean annual rainfall) but in the inter-river part (Ter River and Besos River) and the part situated between the Besos River and the Garraf Massif (600-800 mm) there was a low generic diversity. Further South, in the Valley of the River Ebro a high generic diversity is reached again, but from here there is a gradual decrease from the River Ebro to the Jucar River -300-600 mm of mean annual rainfall-, reflecting the effect of progressive drought. ESPAÑOL (1966) attaches importance to biogeographical barriers. The rivers act as a natural barrier between North and South, as revealed by decreasing generic

diversity and increasing species that are Iberian endemisms. In addition, in the Columbretes Islands the lower values of generic diversity ($D.g. = 22,5$) are reached.

The effect of the progressive drought on the tenebrionid community was studied using the data presented by HOLM & SCHOLTZ (1980) and WHARTON & SEELY (1982) in the Namib Desert, which is sharply divided into three major habitat types: dune field, Kuiseb River-bed, and adjacent gravel plain. It is hoped, that their results might be used for comparison with data collected in other geographical areas. Table 3 presents the generic diversity distribution in each sampling habitat.

Generally, a close relation was observed between the progressive drought and generic diversity. Hence on the open plain -5 km North to the Kuiseb River bed- and the dune field, the minimum values were attained, increasing progressively from here to the river-bed.

Table 2
Littoral distribution of tenebrionid generic diversity in the North Part of Iberian Levant

Plot	Number of Species	Number of Genera	Generic Diversity
Cape of Creus-Gulf of Rosas	31	23	46,50
Ter River-Besos River	32	22	33,06
Besos River-Massif of Garraf	37	24	33,30
Massif of Garraf-Ebro River	42	28	41,00
Ebro River-Southern Castellon	49	34	40,28
Northern Valencia-Jucar River	54	35	37,24
Columbretes Islands	10	8	22,50

Table 3
Tenebrionid generic diversity in different habitats of Namib Desert

Habitat	Number of Species	Number of Genera	Generic Diversity
Open plain	27	19	20,64
Rocky outcrops	12	10	33,00
Sandy washes	10	9	45,00
River-bed	30	26	108,75
Dune river-bed interface	8	7	28,00
Dune field	32	20	22,54

Table 4
Tenebrionid generic diversity in different ergs of North Occidental Sahara Desert

Erg	Number of Species	Number of Genera	Generic Diversity
MAJORS			
Humid ergs			
Great Occ. Erg	23	18	42,00
Rouadi	20	16	38,00
Semi-humid ergs			
North Iguidi	16	12	24,00
South Iguidi	8	7	28,00
Dry ergs			
Chech	6	6	*
MINORS-ISOLATED SANDS			
Isolated dunes	18	11	13,90
Hamadas	12	9	16,50
Djebels	15	8	11,66
Nebkas	10	7	15,00
Reg	9	6	12,00
Wadis	19	12	15,54

* indeterminate

The tenebrionid community was studied by PIERRE (1958) in the Sahara Desert. The Northwest part was divided into two great erg types : major ergs and minor ergs-isolated sands. Major ergs present highest generic diversity, showing maximum values on the most humid parts (table 4). Among the minor ergs, the djebels, nebkas, hamadas and reg have showed lower generic diversity values, being considered as islands of the desert landscape.

The two major factors affecting the generic diversity -humidity and study site area- were analyzed in the tenebrionid community of the Canary Islands. Using data collected by different entomologists in each island and summarized by OROMI (1982), the generic diversity for each island was estimated. Figure 2 presents the generic diversity distribution of tenebrionid communities and its relation to mean annual rainfall and the area (km²) of each island. Major islands (Tenerife, Fuerteventura) present the lowest values of generic diversity, showing independence of mean annual rainfall. Medium islands present high generic diversity when the mean annual rainfall is less than 350 mm. Hence, Lanzarote and Gran

Canaria present similar values because the influence of size is indirectly proportional to the influence of mean annual rainfall. Highest generic diversity was shown in the small island of La Palma where the mean annual rainfall was 650 mm.

Small islands (Hierro and Gomera) with similar mean annual rainfall (300-350 mm) present a high contrast. It was expected that these islands would present high generic diversity. This was so only for the island of Hierro. Hence the correlation between the island size (km²) and generic diversity for the whole Archipelago was not significant ($r=-0,584$), while this correlation, estimated without taking the island of Gomera into consideration, presented a highly significant negative value ($r=-0,851$ p 0,05). A similar value of generic diversity between the islands of Fuerteventura, Tenerife (greater islands) and Gomera (small island) reflects the effect of a new factor : the great seniority of the island of Gomera. Also, it is possible that the proximity between islands (Gomera and Tenerife) affects tenebrionid generic diversity in the island of Gomera.

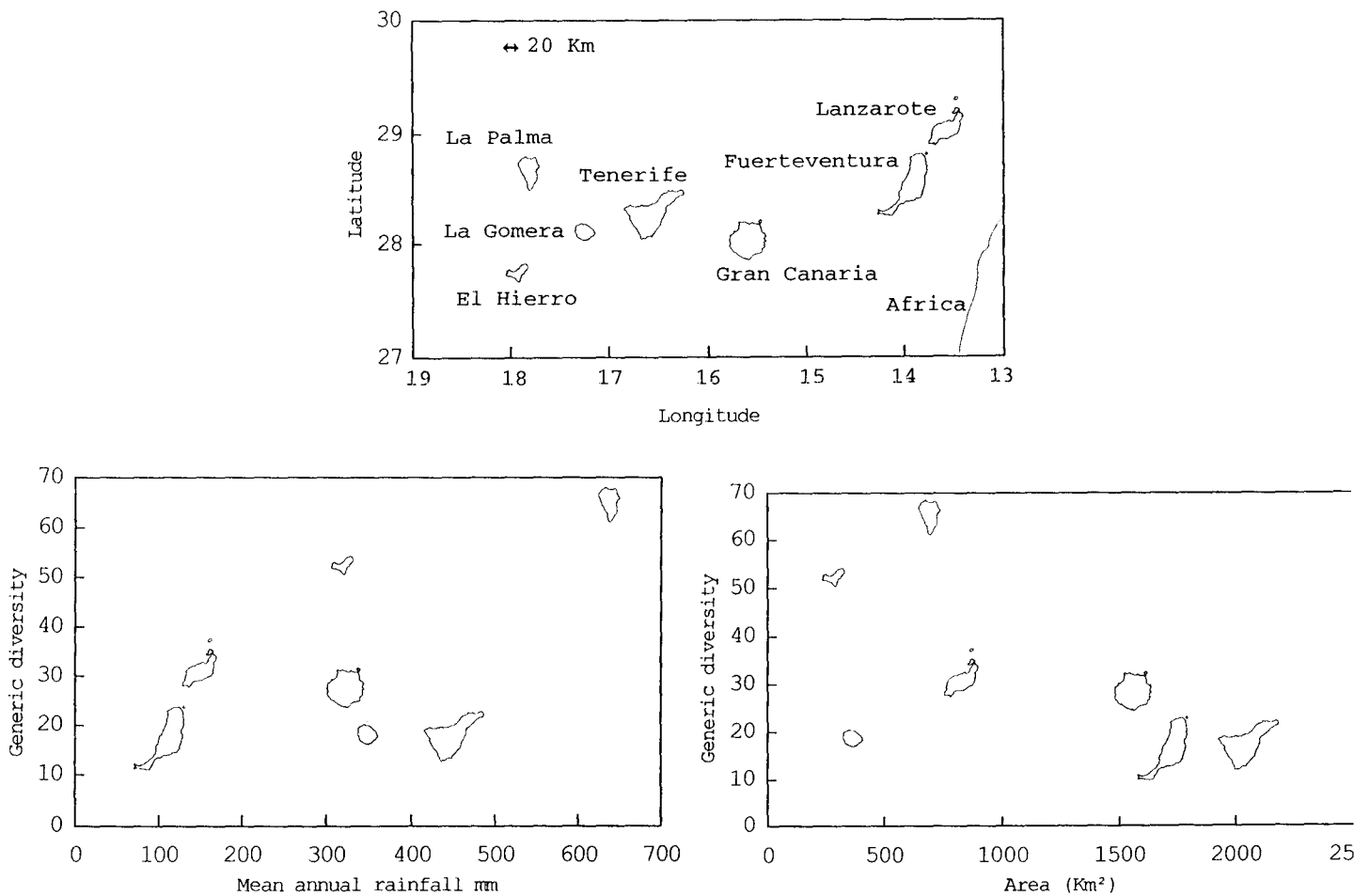


Figure 2.- Distribution of generic diversity estimated from island (Canary Islands) in relation to mean annual rainfall (mm) and area of the island

Bearing this in mind, the tenebrionid generic diversity was analysed for each tenebrionid biogeographic groups of the Balearic Islands, situated in the central part of the Occidental Mediterranean Sea. The estimates (Table 5) of

generic diversity were so, using the data collection summarized by ESPAÑOL (1954), having eliminated the cosmopolitan species of little biogeographic interest, as well as the ordinary species of Mediterranean fauna.

Table 5
Tenebrionid generic diversity for each biogeographic group of the Balearic Islands

Biogeographic group	Number of Species	Number of Genera	Generic Diversity
Endemic species	24	13	13,80
Iberian-Betican-Rifegnian	13	10	26,80
Occidental Mediterranean	8	7	28,00
Oriental Mediterranean	8	7	28,00

Endemic species present the lowest generic diversity, and it increases progressively with Iberian and Mediterranean forms. The Balearic Tenebrionidae consists of a nucleus of Iberian elements and Betican-Rifegnian associated with a high number (24) of endemic species exclusive to these Islands, the major part of them closely related to Iberian forms, from which they are derived, and the minor part corresponded to remote Tirrenic species and the endemic species -witnesses of the geographic continuity of all islands in the geological past- the tenebrionid populations of the Balearic Islands can be considered a typical Iberian community. Only one genus is characteristic of the Balearic Islands. Thus everything seems to indicate that the tenebrionid populations of those islands have a recent history. The relative recent fragmentation

of the islands has brought about the isolation of various populations in each of the islands and islets, beginning a process of racial differentiation for those species blessed with a certain plasticity and aptitude for evolution.

A synthetic component of the generic diversity variations is the distance from the coast. Table 6 presents the values of the generic diversity for the tenebrionid communities using data collected by different entomologists in several coastal habitats and continental zones of Northwest Africa, summarized by PIERRE (1958). On the littoral sands and the coastal regions, the higher values were attained, decreasing progressively from here to the continental inside.

Table 6
Tenebrionid generic diversity in Northwest Africa

Study sites	Number of Species	Number of Genera	Generic Diversity
Habitats			
Mauritania			
Littoral sands	6	6	*
Sublittoral sands	13	9	15,6
Southwest Morocco			
Littoral sands	7	6	21,0
Sublittoral sands	15	9	15,4

The variations from the coastal zones to inland would be correlated with the mean annual rainfall in several gradients.

Summarising, in order to give a systematic interpretation of the tenebrionid community structure variations the generic diversity parameters were selected, which were affected by several factors that would operate through the selection of some genera that were able to overcome certain geographic barriers which isolate different habitats, and to survive in water stress conditions, so they evolve with the time, occurring a niche fragmentation, according to the available area and also to the variability of the habitat, generating new species or varieties. We could suppose that coastal environments facilitate the dispersion of genera, while a successive removal from the coast into the land will lead to a situation where the pressure of the mentioned factors will work as a whole.

DISCUSSION

Dry climates are the most extensively developed over the land surface of the earth of all of the great climate groups, occupying, according to KÖPPEN (1954), 26% of the continental areas. Of this total, 14% is steppe and 12% is desert. The bulk of the desert area lies between 15 and 35 latitude, in both the northern and southern hemispheres although extending to 55 N latitude in some areas.

Any examination of the information on the world's arid lands demonstrates that there are many different definitions of aridity referred to, which are suggested to be the distinguishing characteristics. Basically the criteria on which the definitions on bases refer to are the deficiency of moisture (evaporation exceeded precipitation).

A definition based on climatic data would not be the same as one based on soils, vegetation, animal distribution or land use. In order to find some discerning mind in order to develop a sound theory for further studies, the tenebrionid communities living in arid and semiarid geographical areas of North Africa and the Mediterranean Basin, constitute a good instrument of fate. This wide geographical region presents differences in productivity and mean annual rainfall from 1200 mm on the Northern coast of the Mediterranean sea, to less than 100 mm in the central part of the Sahara Desert.

Numerous studies have revealed the wide array of adaptative strategies of dark beetle po-

pulations of the family Tenebrionidae in arid and semi-arid ecosystems, where these populations constitute an important faunal component (SANTOS *et al.*, 1988). Within the framework of the tenebrionid communities, the ecological meaning of aridity can be described in relation to the drought tolerance. Species must be specialized to support the drought, to avoid desiccation and to resist climatic unpredictability (CLOUDSLEY-THOMPSON, 1975 ; LOUW & HAMILTON, 1972 ; HOLM & EDNEY, 1973 ; HENWOOD, 1975). Only certain genera have the capacity to colonize arid environments, and, in order to live in arid lands, the species must evolve exploiting the resources efficiently in view of the low primary productivity of these ecosystems. Tenebrionid populations must exploit several natural resources and it involves a higher specialization, that shows it in a low generic diversity.

This syndrome is observed in the Sahara Desert and Tripolitania but also in arid microenvironments of semi-arid regions (Mediterranean ecosystems of the Iberian Peninsula). Generally, there are very common genera both inside and outside the arid zones. In the semiarid environments of the Mediterranean Basin, the genera *Erodium*, *Zophosis*, *Pimelia*, *Tentyria*, *Adesmia*, *Akis*, and *Blaps* are very abundant and they are the most polymorphic in the continental arid lands of the Sahara Desert.

The colonization of the arid zones by tenebrionid beetles is carried out on the basis of important modifications in the thermoregulation, transpiration, excretion and water absorption (CLOUDSLEY-THOMPSON, 1970 ; EL RAYAH, 1970 ; LOUW & HAMILTON, 1972 ; HENWOOD, 1975 a, b ; CROVETTI *et al.*, 1979 ; SEELY, 1979 ; SLOBODCHIKOFF, 1983). In addition to this, they develop an ample life cycle variety (KNOR, 1975 ; SANTOS *et al.*, 1988) and circadian rhythm (ABUSHAMA, 1984). The fact is that it all generates variability and specialization in the life forms. These processes in particular have a great importance on the so-called «proteus» or polymorphic genera by DARWIN, in which there is an extraordinary quantity of variation.

If the colonization of arid lands by these polymorphic genera of tenebrionids has been supposed to be a reliable adaptation, it has been shown in high levels depending on the degree of aridity. Bearing in mind the theories of Darwin, the increase of power of an evolutionary lineage in the tenebrionid of arid ecosystems increases the turnover and the rate of evolution which is evident in a high number of species in the community.

The isolation and antiquity of geographical areas cause a new decrease in the generic diversity as is shown in insular ecosystems, littoral or not (Balearic Islands, Canary Islands and isolated sands of the Sahara Desert). This could only happen if allochronous populations could exist side by side without mixing with each other. For the Hegeter populations of the Island of Tenerife, ESTEFANIA *et al.* (1988) were able to show that, depending on microclimate and weather conditions, populations with two peaks of activity could change to the one-peak type of activity and vice versa.

Finally, the sampling area or ecosystem extension was the most important environmental variable affecting tenebrionid generic diversity, specially in those which have insular characteristics as has been shown in the Canary Islands and Sahara Desert (Djebels and nebkas).

The life history features that present the tenebrionid populations in arid ecosystems and islands led to suggest that they may be k-selected relative to most insects (GEBIEN, 1939; WATT, 1974; WHARTON, 1983). Densities of many populations are relatively stable which suggest that darkling beetle populations may often be found near the environment's carrying capacity (DOYEN & TSCHINKEL, 1974; CALKINS & KIRK, 1975; THOMAS & SLEEPER, 1977; WISE, 1981). Most studies emphasize the structural modifications of body design as adaptations to the microenvironmental mosaic of the desert lands they inhabit (CLOUDSLEY-THOMPSON, 1962; KOCH, 1962; MEDVEDEV, 1965; COINEAU *et al.*, 1982; BROZA *et al.*, 1983; CLOUDSLEY-THOMPSON, 1984). Other studies have described the intra and interspecies relationships within communities (AHEARN, 1970; RICKARD, 1970; KELEINIKOVA, 1971; KUZNETZOV, 1971; HOLM & EDNEY, 1973; DOYEN & TSCHINKEL, 1974; ROGERS & RICKARD, 1975; SLOBODCHIKOFF, 1978; THOMAS, 1979; WISE, 1981 a, b; THOMAS, 1983).

In the semiarid zones of the Mediterranean Region, where there is a high primary productivity and the highest tenebrionid generic diversity - generical is synonymous with generalist-, many tenebrionid populations with life history features of r-selected were encountered (SANTOS *et al.*, 1988). The tenebrionid populations in ecosystems of the Lower Guadalquivir present two adaptation syndromes -semivoltine and univoltine life history- but a high variability is observed, especially among the so-called k-selected that is affected by perturbations in the form of interannual drought, remarkably modifying the

tenebrionid community structure. The two adaptation syndromes encountered correspond to species belonging to a genera of different origin and distribution (ESPAÑOL, 1984). Likewise the higher viability eggs of species belonging to palaeotropical taxons of the ethiopian-saharian region observed in maxithermic conditions and the lower fecundity of these species suggest a major biological agreement to arid zones which present low primary productivity, from where they were possibly dispersed.

Summarising all events which intervene - historical and ecological- on the tenebrionid beetle communities have conditioned the existence of large adaptative lineage (highest generic diversity) in semi-arid ecosystems with a high mean annual rainfall (mediterranean, tropical and equatorial zones) as opposed to intrageneric variations that represent very fine adaptations to several arid environments.

REFERENCES

- ABUSHAMA F. T. 1984. Epigeal insects. pp. 129-144. In J. L. Cloudsley-Thompson (Ed.), Sahara desert. Pergamon. Oxford.
- AHEARN G. A. 1970. The control of water loss in desert tenebrionid beetles. *J. Exp. Biol.* 53 : 573-595.
- BOER P. J. Den 1980. Exclusion or coexistence and the taxonomic or ecological relationship between species. *Neth. J. Zool.* 30(2) : 278-306.
- BORGES P. A. V. 1990. A checklist of the Coleoptera from the Azores with some systematic and biogeographic comments. *Boletim do Museu Municipal do Funchal* 42(220) : 87-136.
- BROZA M., M. P. PENER, A. BORUT 1983. On the adaptative significance of leg length in diurnal tenebrionid beetles of the genus *Adesmia* (Col. Tenebrionidae). *Ann. Entomol. Sol. Am.* 76(5) : 821-824.
- BUJALANCE J. L., M. FERRERAS 1987. Distribución y fenología de los tenebrionidos (Col.) de la Sierra Subbética (Córdoba). *Miscelania zoológica* 11 : 155-163.
- CALKINS C. O., V. M. KIRK 1975. Distribution of false wireworms (Col. Tenebrionidae) in relation to soil texture. *Environ. Entomol.* 4 : 373-374.

- CHELAZZI L., I. COLOMBINI, G. POGGESI, G. BERTIN 1985. Recherches on the Coast of Somalia. The shore and the dune of Sar Vanle. 37. Tenebrionidae (Coleoptera). Italian Journal of Zoology 11 : 191-210.
- CLOUDSLEY-THOMPSON J. L. 1962. Microclimates and the distribution of terrestrial arthropods. Ann. Rev. Entomol. 7 : 199-222.
- CLOUDSLEY-THOMPSON J. L. 1970. Lethal temperatures of some arthropods of the southwestern United States. Entomol. Monthly Mag. 106 : 26-29.
- CLOUDSLEY-THOMPSON J. L. 1975. Adaptations of arthropoda to arid environments. Ann. Rev. Entomol. 20 : 261-283.
- CLOUDSLEY-THOMPSON J. L. 1984. Introduction. pp 1-5. In J. L. Cloudsley-Thompson (Ed.), Sahara desert. Pergamon. Oxford.
- COINEAU Y., N. LANCASTER, R. PRODON, M. K. SEELY 1982. Burrowing habits and substrate selection in ultrasammophilous tenebrionid beetles of the Namib Desert. Vie Milieu 32(2) : 124-131.
- CROVETTI A., F. QUAGLIA, A. RASPI, A. BELCARI, B. PAPANATTI 1979. Limiti termici e temperatura ottimali di *Blaps mucronata* Latr. (Col. Tenebrionidae). Frustula Entomol. 2 : 139-149.
- DOYEN J. T., W. F. TSCHINKEL 1974. Population size, microgeographic distribution and habitat separation in some tenebrionid beetles (Col.). Ann. Entomol. Soc. Am. 67(4) : 617-626.
- EL RAYAH E. A. 1970. Humidity responses of two desert beetles, *Adesmia antiqua* and *Pimelia grandis* (Col. Ten.). Entomol. Exp. et. Appl. 13 : 438-447.
- ESPAÑOL F. 1954. Los tenebrionidos de Baleares. Trab. Mus. Cienc. Nat. Barcelona, neuv. ser. zool. 1(15) : 1-96.
- ESPAÑOL F. 1966. Sobre la distribución de los tenebrionidos en la mitad norte del litoral levantino español (Col.). Graellsia 77 : 65-77.
- ESPAÑOL F. 1984. Tenebrionidae of the Pityusic Islands (Coleoptera : Heteromera). pp. 265-285. In Kuhbier H., J. A. Alcover, Guerau d'Arellano Tur (Eds.), Biogeography and Ecology of the Pityusic Islands. Dr. W. Junk Publishers, The Hague, Boston, Lancaster.
- ESTEFANIA Y., E. HERNANDEZ, R. ARNAY, F. FERRER, A. de los SANTOS, J.P. de NICOLAS 1988. Nicho ambiental de seis especies del genero *Hegeter* (Col. Tenebrionidae) en la isla de Tenerife. Actas III Congreso Ibérico de Entomología pp. 677-692.
- GEBIEN H. 1939. Körperbau und Lebensweise der Wüstenebrioniden, pp. 118-132. In Proceedings of the VII International Congress of Entomology. Berlin.
- GEISTHARDT M., A. van HARTEN 1992. Noxious beetles of the Cape Verde Islands with additional reference to West Africa. Verlag Christa Hemmen.
- GRINNEL J. 1904. The origin and distribution of the chestnut-backed chickadee. Auk. 21 : 364-382.
- HENWOOD K. 1975 a. A field-tested thermoregulation model for two diurnal Namib Desert tenebrionid beetles. Ecology 56 : 1329-1342.
- HENWOOD K. 1975 b. Infrared transmissivity as an alternative thermal strategy in the desert beetles *Onymacris plana*. Science 189 : 993-994.
- HOLM E., E. B. EDNEY 1973. Daily activity of Namib Desert arthropods in relation of climate. Ecology 54(1) : 45-56.
- HOLM E., C. H. SCHOLTZ 1980. Structure and pattern of the Namib Desert dune ecosystems at Gobabed. Madoqua 12(1) : 3-39.
- GILLON Y., D. GILLON 1974. Recherches ecologiques sur una savane sahelienne du ferlo septentrional. Senegal : données quantitative sur les tenebrionides. Terre et vie 28(2) : 296-307.
- KELEINIKOVA S. I. 1971. Morphological peculiarities of the first-stage larvae of Tenebrionidae (Col.). pp. 154-155. In Proceeding of the XIII International Congress of Entomology, 2-9, 1968. Moscow.
- KNOR I.B. 1975. Life cycles of darkling (Col. Tenebrionidae) of Tuva. Soviet. J. Ecol. 6 : 458-461.
- KOCH C. 1962. The Tenebrionidae of Southern Africa. XXXI. Comprehensive notes on the tenebrionid fauna of the Namib Desert. Ann. Transvaal Mus. 24 : 61-106.

- KOPPEN W. 1954. Classification of climates and the world patterns, pp. 225-226 and 381-383. In G. T. Trewartha (Ed.), *An introduction to climate*. McGraw-Hill, New York.
- KUZNETZOV V. 1971. Circadian activity rhythms of Coleoptera Tenebrionidae in different seasons, pp. 59-76. In *Behaviour energetics and spontaneous activity*. Nauka. Leningrado. (in russian).
- LOUW G. N., W. J. HAMILTON 1972. Physiological and behavioural ecology of the ultrasammophilous Namib desert tenebrionid *Lepidochora argentogrisea*. *Madoqua* 2(1) : 87-95.
- MACMAHON J. A. 1979. North American deserts : their flora and faunal components, pp. 21-82. In D. W. Goodall and R. A. Perry (Eds.), *Arid lands ecosystems. I*. Cambridge. London.
- MARCUZZI G. 1964. Observations on the relationships between tenebrionid fauna and soil. *Pedobiologia* 4 : 210-219.
- MARCUZZI G. 1970. Contributo alla conoscenza dei coleotteri Tenebrionidi di Sicilia. *Boll. della Sedute Acad. Gioenia Sci. Nat. in Catania. Serie 4, 10(5)* : 405-428.
- MELLINI E. 1976. Etologia degli insetti della Uadi Sofeggin ed altri Uidian della Ghibla nel Mese di Maggio. *Boll. Ist. Entomol. Univ. Bologna* 33 : 115-214.
- MEDVEDEV H. S. 1965. Adaptations of leg structure in desert darkling beetles (Col. Tenebrionidae). *Entomol Rev.* 44 : 473-485.
- OROMI P. 1982. Los tenebriónidos de las Islas Canarias. Instituto de Estudios Canarios (C.E.C.E.L.). Aula de Cultura de Exmo. Cabildo Insular de Tenerife, 267-292.
- PIERRE F. 1958. Ecologie et peuplement entomologique des sables vifs du Sahara Nord-Occidental. Publications du Centre de Recherches Sahariennes (Centre National de la Recherche Scientifique). Paris. Série Biologie, no. 1.
- RICKARD W. H. 1970. The distribution of ground-dwelling beetles in relation to vegetation, season and topography in the Rattlesnake Hills, Southeastern Washintong. *Northwest Science* 44 : 107-113.
- ROGERS L. E., W. H. RICKARD. 1975. A survey of darkling beetles in desert steppe vegetation after a decade. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 68(6) : 1069-1070.
- SANTOS A. de los, C. MONTES, L. RAMIREZ-DIAZ 1988. Life histories of some darkling beetles (Coleoptera Tenebrionidae) in two mediterranean ecosystems in the Lower Guadalquivir (Southwest Spain). *Environ. Entomol* 17(5) : 799-814.
- SANTOS A. de los, 1992. Análisis de la estructura de la comunidad de tenebriónidos (Col. Tenebrionidae) en dos ecosistemas del Bajo Guadalquivir (S.O. España) : factores ecológicos e históricos. *Actas V Congreso Ibérico de Entomología* (in press). Lisboa.
- SEELY M. K. 1979. Irregular fog as a water source for desert dune beetles. *Oecologia (Berl.)* 42 : 213-227.
- SIMPSON E. H. 1949. Measurement of diversity. *Nature* 163 : 168.
- SLOBODCHIKOFF C. N. 1978. Habitat use by mimetic coastal tenebrionid beetles. *Am. Midl. Nat.* 99 : 45-57.
- SLOBODCHIKOFF C. N. 1983. Water balance and temperature preference, and their role in regularizing activity times of tenebrionid beetles. *Oikos* 40(1) : 113-119.
- THOMAS D. B. 1979. Pattern in the abundance of some tenebrionid beetles in the Mojave Desert. *Environ. Entomol.* 8(3) : 568-574.
- THOMAS D. B. 1983. Tenebrionid beetles diversity and habitat complexity in the Eastern Mojave Desert. *Coleopt. Bull.* 37(2) : 135-147.
- THOMAS D. B., E. L. SLEEPER 1977. The use of pitfall traps for estimating the abundance of arthropods with special reference to the Tenebrionidae. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 70 : 242-248.
- VIÑOLAS A. 1981. Tenebriónidos de la comarca del Segria y de las zonas halófilas de los Monegros (Col.). II Sessió Conjunta d'Entomologia. pp. 67-72. Barcelona. Spain.
- WALTER H., H. LIETH 1967. Climate diagram world atlas. Fischer, Jena.

- WATT J. C. 1974. A revised subfamily classification of Tenebrionidae (Coleoptera). *N. Z. J. Zool.* 1 : 381-452.
- WHARTON R. A., M. K. SEELY 1982. Species composition of and biological notes on Tenebrionidae of the Lower Kuiseb River and adjacent gravel plain. *Madoqua* 13(1) : 5-25.
- WILLIAMS C. B. 1947. The generic relation of species in small ecological communities. *J. Anim. Ecol.* 16 : 11-18.
- WILLIAMS C. B. 1951. Intrageneric competition as illustrated by Moreau's records of east african bird communities. *J. Anim. Ecol.* 20 : 246-253.
- WISE D. H. 1981 a. A removal experiment with darkling beetles : lack of evidence for interspecific competition. *Ecology* 62(3) : 727-738.
- WISE D. H. 1981 b. Seasonal and yearly patterns in the densities of darling beetles (Col. Tenebrionidae) in a Montane community. *Environ. Entomol.* 10(3) : 350-358.
-

Distinction phytosociologique entre *Ostryo-Carpinion* et *Quercion ilicis* en Italie

Phytosociological distinction between *Ostryo-Carpinion* and *Quercion ilicis* in Italy

Davide UBALDI* et Anna L. ZANOTTI*

RÉSUMÉ

Les chênaies de l'*Ostryo-Carpinion orientalis* et du *Quercion ilicis* entrent en contact en Italie et dans la péninsule balkanique, donnant lieu à de fortes interconnexions floristiques. Le problème de la distinction phytosociologique entre ces deux alliances en Italie a été abordé à l'aide d'une comparaison de colonnes synoptiques. Les espèces qui permettent le mieux de séparer les groupements de l'un et de l'autre syntaxon sont mises en évidence. On remarque aussi que la physionomie n'est pas toujours significative pour distinguer les deux types de chênaies, et il arrive que des chênaies sclérophylles ou mixtes sont attribuables à l'*Ostryo-Carpinion* et vice versa des chênaies caducifoliées au *Quercion ilicis*.

MOTS-CLES : caducifoliées et sclérophylles, chênaies thermophiles, Italie, *Ostryo-Carpinion*, phytosociologie, *Quercion ilicis*

ABSTRACT

Since *Ostryo-Carpinion orientalis* and *Quercion ilicis* oak-woods are in contact, both in Italy and Balkan peninsula, they show strong floristic connexions. The problem of their phytosociological distinction in Italy is approached by a comparison based on synoptical columns. Species which enable floristic distinction between these alliances are pointed out.

KEY WORDS : deciduous and sclerophyllous, Italy, *Ostryo-Carpinion*, phytosociology, *Quercion ilicis*, thermophilous oak woods

INTRODUCTION

La signification phytosociologique des chênaies supra-méditerranéennes et méso-méditerranéennes d'Italie n'est pas toujours claire, ces chênaies présentant parfois un fort mélange entre espèces des *Quercetalia pubescentis/Quercetalia Fagetea* et espèces des *Quercetalia/Quercetalia ilicis*. Nous rencontrons cette situation pour les chênaies les plus thermophiles de l'*Ostryo-Carpinion orientalis*, surtout de l'Apennin central, qui sont souvent difficiles à distinguer de celles du *Quercion ilicis*. Pareillement dans l'Italie méridionale quelques problèmes de sépara-

tion vis-à-vis du *Quercion ilicis* peuvent se présenter pour les chênaies du *Melitto-Quercion*, notamment pour les plus chaudes, riches en espèces des *Quercetalia ilicis*. Toutefois nous limitons notre recherche à celles qui s'intègrent à l'*Ostryo-Carpinion* pour lesquelles nous disposons d'un plus grand nombre de données. Le but de ce travail est de définir quelles sont les espèces qui permettent de séparer les deux alliances (*Ostryo-Carpinion* et *Quercion ilicis*) dans les cas les plus délicats.

Faute d'un tableau synoptique de référence, la plupart des auteurs qui se sont occupés des chênaies thermophiles en Italie ont déterminé les attributions phytosociologiques des groupements critiques en s'appuyant sur deux critères différents. Pour les forêts mixtes, à

*Dipartimento di Biologia Evoluzionistica Sperimentale
via Imerio 42, 40126 Bologna (Italia).

espèces caducifoliées et sclérophylles, c'est généralement le nombre des caractéristiques respectivement des *Quercetalia pubescentis* et des *Quercetalia ilicis* qui a été considéré. Pour les groupements forestiers dominés par un seul type d'arbre, les auteurs se sont surtout appuyés sur la physionomie, attribuant au *Quercion ilicis* les formations à sclérophylles, et aux *Quercetalia pubescentis* les formations à dominance de caducifoliées.

La physionomie n'ayant qu'une faible signification phytosociologique, la méthode physionomique a créé des confusions à propos de la syntaxonomie et de la répartition géographique de ces syntaxons. Le *Quercion ilicis* en effet peut intégrer des forêts à sclérophylles, mais aussi des forêts caducifoliées. D'autre part, l'*Ostryo-Carpinion* peut aussi présenter une double connotation physionomique. Cette alliance, bien qu'en majorité constituée par des forêts caducifoliées, comprend parfois des bois à *Quercus ilex*.

L'appartenance au *Quercion ilicis* de chênaies caducifoliées a été mise en évidence par LOISEL en Provence (1976), BARBERO et QUEZEL en Grèce (1976) et en Crète (1980), BARBERO *et al.* en Turquie (1978), BRULLO et MARCENO en Sicile (1984) et SIGNORELLO en Calabre (1984). BARBERO et QUEZEL ont trouvé notamment des chênaies méso-méditerranéennes voire thermo-méditerranéennes à *Quercus brachyphylla*, *Quercus frainetto* et *Quercus pubescens*. De même BRULLO et MARCENO ont mis en évidence plusieurs associations constituées par des espèces du complexe *Quercus pubescens* (*Quercus dalechampii*, *Quercus virgiliana*, *Quercus leptobalana*, *Quercus amplifolia*) et aussi par *Quercus cerris*. Des chênaies du *Quercion ilicis* à *Quercus virgiliana* et à *Quercus dalechampii* ont été décrites aussi par Signorello. La situation contraire, c'est-à-dire l'appartenance de certaines formations à *Quercus ilex* aux *Quercetalia pubescentis*, est ici mise en évidence par nous-mêmes, pour des chênaies à sclérophylles attribuables à l'*Ostryo-Carpinion* et situées hors de l'aire de distribution géographique du *Quercion ilicis*. Elles constituent des enclaves forestières reliques en zone subméditerranéenne.

DONNEES ET METHODE

Afin d'éclaircir la séparation phytosociologique entre *Ostryo-Carpinion orientalis* et *Quercion ilicis*, nous avons comparé plusieurs tableaux de chênaies thermophiles, en ayant pris

de préférence certains où le mélange d'espèces des *Quercetalia ilicis* et des *Quercetalia pubescentis* était le plus frappant. La plupart des données viennent d'Italie, mais nous avons ajouté quelques tableaux de France et de Croatie, qui comprennent d'une part le *Quercetum ilicis galloprovinciale* et le *Quercetum mediterraneo montanum* (BRAUN-BLANQUET *et al.*, 1951), et d'autre part les associations de l'*Ostryo-Carpinion* étudiées par HORVAT (1959) dans un travail de comparaison avec le *Quercion frainetto*. Ces tableaux français et croates sont nécessaires pour arriver à mieux cerner l'attribution syntaxonomique des autres tableaux, parcequ'ils représentent respectivement les types du *Quercion ilicis* et de l'*Ostryo-Carpinion*. De cette manière, la comparaison prend aussi la valeur d'une modeste révision syntaxonomique au rang de l'alliance pour un bon nombre de tableaux italiens concernant les chênaies thermophiles. La comparaison a été faite en colonnes synoptiques en n'utilisant que les classes de présence. Le traitement des données a été réalisé par une méthode de «cluster analysis» (cluster analysis by average linkage, SOKAL et MICHENER 1958). Une amélioration manuelle du rangement donné par la méthode du cluster (figure 1) a été réalisée sur les colonnes 17, 28, 29 et 30 qui ont été transportées du groupe du *Quercion ilicis* au groupe de l'*Ostryo-Carpinion*, en raison soit du manque des espèces les plus significatives pour le *Quercion ilicis* (groupe 3d du tableau synoptique) soit de la présence d'affinités floristiques avec l'*Ostryo-Carpinion* fournies par des espèces des *Quercetalia pubescentis* et *Quercus-Fagetea*. Suivant ce critère, nous avons placé la colonne 17 à côté du groupe de colonnes A3, et les autres (28, 29, 30) à côté du groupe A4. La situation différente de ces colonnes sur le dendrogramme est liée à leur nature de végétation mal différenciée et aux limites de la méthode.

D'après notre expérience, la méthode de cluster analysis, bien que toujours très utile, en cas de relevés (ou colonnes synthétiques) appartenant à des syntaxa peu différents, donne généralement des résultats qui doivent être améliorés de façon manuelle, changeant de place les relevés (ou colonnes), dont la situation n'est pas justifiée par les règles générales de la classification phytosociologique. Les tableaux utilisés sont regroupés sur le dendrogramme avec la même numérotation du tableau synoptique. Les résultats utilisés d'après BIONDI et VENANZONI (1984) sont extraits d'un travail de synthèse sur les chênaies d'yeuse des Marches et de l'Ombrie regroupant les données de BALLELLI et BIONDI (1982), BIONDI (1982a et b), FRANCALANCIA (1982a et b) et PEDROTTI (1982).

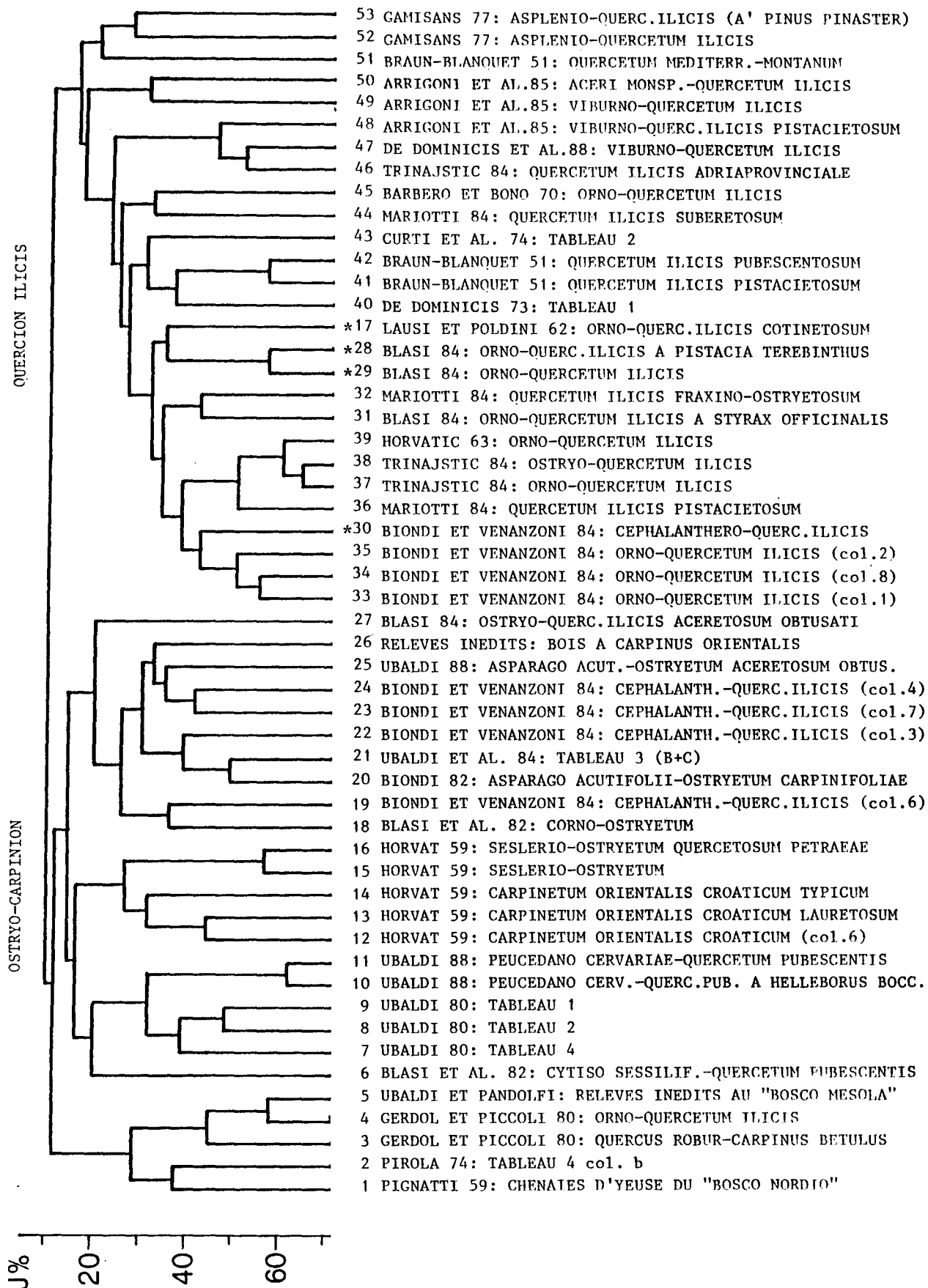


Figure 1.- Dendrogramme des groupements végétaux utilisés pour cette synthèse. Les groupements avec l'astérisque figurent dans l'*Ostryo-Carpinion* sur le tableau synoptique (explications dans le texte). J % : coefficient de similitude de Jaccard exprimé en pour cent.

RESULTATS

Le tableau en colonnes synoptiques ordonnées (tableau 1) met en évidence plusieurs informations syntaxonomiques.

Tout d'abord on peut voir la répartition des associations, respectivement dans l'*Ostryo-Carpinion* (colonnes du groupe A) et dans le *Quercion ilicis* (colonnes du groupe B). Cet arrangement tient compte du dendrogramme et de la situation des associations qui peuvent être considérées comme les types des deux alliances, c'est-à-dire les colonnes de l'*Ostryo-Carpinion* d'Horvat (12, 13, 14, 15, 16) et les colonnes du *Quercion ilicis* de Braun-Blanquet (41, 42, 51).

On peut aussi en déduire quelles sont les espèces différentielles les plus significatives qui permettent de séparer les deux alliances. Pour l'*Ostryo-Carpinion* les espèces les plus importantes sont celles du groupe 1b, où figurent *Carpinus orientalis* et *Pyracantha coccinea*, déjà indiquées par HORVAT (1959) parmi les caractéristiques de cette alliance. Pour le *Quercion ilicis* les espèces du groupe 3d, parmi lesquelles *Carex distachya* et *Melica minuta*, sont probablement des vraies caractéristiques, les autres étant plutôt des différentielles pouvant apparaître également dans des maquis et parfois dans des garrigues.

Plusieurs espèces, connues en phytosociologie comme caractéristiques des *Quercetalia pubescentis* et d'autres connues comme caractéristiques des *Quercetalia ilicis* ne fournissent pas d'information pour la distinction entre *Ostryo-Carpinion* et *Quercion ilicis* parce qu'elles sont communes aux deux alliances. Parmi ces espèces figurent *Quercus pubescens*, *Fraxinus ornus*, *Viola alba* (toujours de la sous-espèce *dehnhardtii*), *Quercus ilex*, *Ruscus aculeatus*, *Rubia peregrina*, etc.

Quant à la physionomie de la végétation, on peut remarquer la présence de formations à *Quercus ilex*, ou mixtes à caducifoliées, dans les groupes A1 et A4 du tableau synoptique, bien que tous deux soient à rapporter du point de vue phytosociologique à l'*Ostryo-Carpinion*. Sont à dominance de *Quercus ilex* les structures correspondant aux colonnes 1 et 4, toutes les deux relatives à des forêts de la côte septentrionale de l'Adriatique situées sur sols sablonneux («Bosco della Mesola» et «Bosco Nordio»), dans une zone assez chaude de la plaine du Pô, mais dépourvue de sécheresse estivale. Dans le «Bosco della Mesola», les bois de *Quercus ilex* se trouvent sur le haut des dunes, où la nappe est profonde, tandis que les parties basses à nappe

moins profonde sont occupées par des structures à *Quercus robur*, *Quercus ilex* et *Carpinus orientalis* (colonnes 3 et 5 du tableau synoptique). La synécologie des forêts de la Mesola a été bien décrite par PICCOLI *et al.* (1983).

Dans le groupe A4 sont rangées des forêts de l'Apennin central la plupart localisées dans des aires calcaires. Les colonnes 18, 20, 21, 25 et 26 sont relatives à des formations caducifoliées appartenant au *Corno-Ostryetum* Blasi *et al.* 1982 et à l'*Asparago acutifolii-Ostryetum* Biondi 1982, associations respectivement sous-montagne et collinéenne. Ces associations, avec les bois mésophiles du *Laburno-Ostryon* Ubaldi 1980 présents dans les mêmes régions (UBALDI *et al.*, 1987), sont représentatives de l'étage supraméditerranéen.

Au contraire les colonnes 19, 22, 23, 24 et 27 du même groupe A4 correspondent à des chênaies d'yeuse situées la plupart au sein de l'étage des caducifoliées supra-méditerranéennes comme reliques extrazonales. Elles appartiennent au *Cephalanthero-Quercetum ilicis* Biondi et Venanzoni 1984, association qui d'après notre étude devra être rangée dans l'*Ostryo-Carpinion* et non dans le *Quercion ilicis*. A côté de ces structures forestières à sclérophylles de l'*Ostryo-Carpinion* s'observent parfois de véritables unités se rattachant au *Quercion ilicis*, notamment l'*Orno-Quercetum ilicis*. Ces dernières sont situées vraisemblablement en microclimat plus chaud. A leur propos nous indiquons les colonnes relatives à l'*Orno-Quercetum ilicis* de Biondi et Venanzoni (1984), aux numéros 33, 34, et 35 du tableau synoptique (groupe B1).

Toutes les chênaies d'yeuse extrazonales citées plus haut témoignent d'une répartition ancienne continue de ces forêts jusqu'aux portes du montagnard. Leur permanence est liée à des causes complexes, édaphiques, microclimatiques et anthropiques. Ainsi que l'a noté SANESI (1982) pour quelques localités de l'Apennin central, les chênaies d'yeuse sont liées à des sols calcaires très squelettiques et dépourvus d'une bonne capacité d'eau, tandis que les associations à caducifoliées sont situées sur sols calcaire-marneux ou marneux, pourvus d'une meilleure capacité, ou même sur des sols ferrallitiques anciens où un complet lessivage des carbonates s'allie à l'accumulation des argiles.

L'aménagement forestier peut se révéler déterminant sur la physionomie actuelle des chênaies mixtes, à caducifoliées et sclérophylles. A propos des chênaies des alentours de Sienna, De DOMINICIS (1973) a mis en évidence com-

Tableau 1
Tableau synoptique montrant les rapports phytosociologiques entre l'*Ostryo-Carpinion orientalis* et le *Quercion ilicis*.

A = *Ostryo-Carpinion orientalis* (*Quercetalia pubescens*)
B = *Quercion ilicis* (*Quercetalia ilicis*)

Les classes de présence sont écrites en chiffres arabes, c'est-à-dire : 1 = I, 2 = II, 3 = III, 4 = IV, 5 = V

numéro des colonnes	A					B				
	A1	A2	A3	A4		B1	B2			
	12345	678901	23456 7	8901234567 890	1122222222 223	33333333344444444445 555	12345678901234567890 123			
Nombre de relevés par colonne	11	1 1	11 2	1 11111 1 1	89555 266759 00665 9 2623602885 277	1 11111 3391 1 1111 1	29641405812072503299 075			
LA PLUPART DES ESPECES APPARTIENNENT AU QUERCETALIA PUBESCENTIS, OSTRYO-CARPINION ET QUERCO-FAGETEA										
1a <i>Fraxinus ornus</i>	5.434	355555	45555 5	5555555555 555	4453525534.4.5...22 .32					
<i>Quercus pubescens</i>	4...	555555	54454 2	4555.2355. 342	.4..4222.535334..... .3.					
<i>Coronilla emerus</i>	2..2.	.5423	55.34 5	42533555.5 2.5	3244423432..4..4..... .					
<i>Viola alba et hirta</i>	..2..	.55555	54452 .	2455455534 533	2.2.2.24.3.....23 ..					
<i>Crataegus monogyna</i>	54545	355553	..333 3	..555325.. 45.	22.....3325.....2 .2					
<i>Tamus communis</i>34553	252..	53.34.2.52 .3.	24..322323..4.3..3.. .					
<i>Brachypodium sylvaticum</i>	..324	2.....	354..	..5..432.. ..2	..2...3224.....3 5..					
1b <i>Ligustrum vulgare</i>	43244	..2333	.3...4253. 22.	.2....2..3..5..... .					
<i>Cornus sanguinea</i>3	344544	23... .	5.453.444.2.....2..... .					
<i>Cornus mas</i>	..2.2	.33...	54.55 3	53.....54. 34.2....2..... .					
<i>Rosa canina</i>3	42.343	.2224 .	..2.3....3 32.					
<i>Juniperus communis</i>	45.44	.345553 .	.4.3.322..					
<i>Prunus spinosa</i>	...43	34..52	.2.2..	..233...3.2..2..... .					
<i>Lonicera caprifolium</i>3	232344422235.. .	3..... .					
<i>Carpinus orientalis</i>	..525	455.. 2	3.....5. 54.22..... .					
<i>Cephalanthera longifolia</i>234	254.25..2. .32..... .					
<i>Pyracantha coccinea</i>	.2..4	.244.32.....4..... .					
1c <i>Ostrya carpinifolia</i>	4243.5	32.55 4	5353355544 335	.4..2..5.2....5..... .					
<i>Melittis melissophyllum</i>	2.2...	42.52 .	4423242544 2.3	2.....2..... .					
<i>Sorbus domestica</i>24435	.2... .	..34.23.3. 2..2....4.22..... .					
<i>Acer monspessulanum</i>23..	42554 4	...33..2. 23.2.....3 3..					
<i>Acer campestre</i>3542.	3...333..44. 224					
<i>Sorbus torminalis</i>543..	...43233. 22.2..... .					
<i>Buglossoides purpureocaerulea</i>222.	...3 .	..53..54. ..25..... .					
<i>Silene italica et nemorosa</i>	2.43..	4.254 .	23.2.....					
<i>Solidago virgaurea</i>5...2	..5. .	..24.2.43.2..					
<i>Corylus avellana</i>24... .	.2...32.2..					
<i>Digitalis lutea et micrantha</i>2..2.	...52 .	..2..3.					
<i>Viburnum lantana</i>555..	...2.5.					
<i>Helleborus bocconeii-viridis</i>225.	.2... .	..2.....					
<i>Hypericum montanum</i>3.3..	...22					
<i>Chidium silaifolium</i>4... .	5..55					
<i>Asparagus tenuifolius</i>2...344..... .					
1d <i>Sorbus aria</i>43 .	.2...5..44 2..2..					
<i>Lathyrus venetus</i>2243334.3..					
<i>Campanula trachelium</i>	4..54 .	3.3..2...					
<i>Cotinus coggygrya</i>	24... 4	...3.....					
1e <i>Cytisus sessilifolius</i>	532552	2233...4. ..2	..4.....2..... .					
<i>Daphne laureola</i>42..	3.4.3.5.2. ..2	.2.....2..... .					
<i>Epipactis helleborine</i>2544232.....2 3..					
<i>Euonymus europaeus</i>4.2.322.354.					
<i>Prunus avium</i>2.34333.4...					
<i>Lonicera xylosteum</i>2.324.3..33..					
<i>Potentilla micrantha</i>3....2.23.3..					
<i>Cephalanthera damasonium</i>2...5.2.3...4 ..					
<i>Rosa arvensis</i>332..4.					
<i>Arabis turrita</i>2...	24.....2					
1f <i>Acer obtusatum</i>	5.2.244553 3222..... .					
<i>Viola reichenbachiana</i>3... .	23... .	524..4354.					
<i>Primula vulgaris</i>3 .	..32.4232.					
<i>Hepatica nobilis</i>222.5553.					
<i>Melica uniflora</i>	4...33.4. 2..2..					
<i>Ceterach officinarum</i>	3...2..22 2..4 ..					
<i>Laburnum anagyroides</i>5...	42...4...4					
<i>Anemone apennina</i>3..2. 22.					
<i>Ajuga reptans</i>3..2.23.					
1g <i>Prunus mahaleb</i>	43242 4					
<i>Cyclamen purpurascens</i>	3.322 32..... .					
<i>Paliurus spina-christi</i>	344..4..... .					
<i>Rhamnus catharticus</i>	2..22					
<i>Mercurialis ovata</i>	3..44					

1h <i>Quercus robur</i>	.5325
<i>Ulmus minor</i>	.23.42...5.....
<i>Berberis vulgaris</i>	.4.22
<i>Asparagus officinalis</i>	52...

LA PLUPART DES ESPECES APPARTIENNENT AU FESTUCO-BROMETEA ET TRIFOLIO-GERANIETEA

2a <i>Teucrium chamaedrys</i>	54.3.	353555	4355.	...2.....2342.....
<i>Vincetoxicum hirsudinaria</i>	..535	..2...	3.2522
<i>Tanacetum corymbosum</i>	.2...	..2...	...24
2b <i>Bromus erectus</i>354	22343
<i>Clinopodium vulgare</i>32.	522..23
<i>Trifolium rubens</i>3.2..	42.55
<i>Scabiosa columbaria</i>23	32.44
<i>Galium lucidum</i>	2.42..	..23.2
<i>Peucedanum cervaria</i>44	2...2
<i>Genista tinctoria</i>35	2..2.
<i>Chamaecytisus hirsutus</i>532..	.2...
2c <i>Inula conyza</i>32333	3...	...2.....2.....
<i>Spartium junceum</i>	2..2334..2.....
<i>Lathyrus latifolius</i>323522.....
<i>Orchis purpurea</i>33232.....
<i>Silene nutans</i>2..333.
<i>Inula salicina</i>324.5
<i>Colutea arborescens</i>22.3.2.....
<i>Trifolium medium</i>2..22
<i>Ranunculus bulbosus</i>223..
<i>Hieracium sabaudum</i>523..
<i>Helianthemum nummularium</i>	2..2.3
<i>Dorycnium hirsutum</i>334
<i>Dianthus balbisii</i>235
2d <i>Sesleria autumnalis</i>	55555 24242.....
<i>Arabis hirsuta et collina</i>	2.23.	2.....222
<i>Filipendula vulgaris</i>32334.....
<i>Frangula rupestris</i>	2.52. 32.....
<i>Satureja montana</i>	5.232
<i>Salvia bertolonii</i>	4.242
<i>Melica ciliata</i>	2.32.2
<i>Galium mollugo</i>	33.3.
<i>Verbascum sp.</i>	4..42
<i>Valeriana officinalis</i>	2..33
<i>Inula spiraeifolia</i>	4..43
<i>Centaurea mollis</i>	4..44
<i>Serratula tinctoria</i>235.
<i>Peucedanum verticillare</i>232.

LA PLUPART DES ESPECES APPARTIENNENT AU QUERCION ET AU QUERCETALIA ILICIS

3a <i>Ruscus aculeatus</i>	55545	..2.2	55... 2	354325555. 345	444.23545445533322.. 33.
<i>Asparagus acutifolius</i>	55355	2.....	552.. 5	35552.535. 325	455555555455543342.. 3..
<i>Juniperus oxycedrus</i>	3...4	52.53	2.....4.	..422.4425322.22..24
<i>Clematis flammula</i>	23.2442.. 5	.22.....3	..2..22322435.32... 3..
<i>Lonicera etrusca</i>	.4...	...55 4	2..4...3. 2..	324232...223.3..... 23.
<i>Erica arborea</i>5....	...552.	22...22.34...54..... 555
<i>Osyris alba</i>	4.....	...2 5	...2..2...3	..444.....3.....
<i>Polypodium vulgare s.l.</i>3..3.3.....23 33.
3b <i>Rubia peregrina</i>	54.33 4	25544555.4 455	55544544555555555544 553
<i>Quercus ilex</i>	5.555 5	253.555.43 555	55545555555555555555 554
<i>Phillyrea angustifolia</i>	..25234..225.....
3c <i>Smilax aspera</i>	23... 3	.24..23... 335	445345535342455545... ..
<i>Phillyrea media et latifolia</i> 2	.4..23...2 252	5.355253554252344543 3..
<i>Arbutus unedo</i>2...4... .25	22523432452.5554543. 253
<i>Cyclamen repandum</i>	2.5244314. .53	..2.4..423..3..33444 .5.
<i>Asplenium onopteris et ad.-nigrum</i>5...52.2. 444	..2..34.224...242.344 553
<i>Viburnum tinus</i>2..43... .34	..22.32233225..5..2. ...
<i>Pistacia terebinthus</i>	232.. 5	.4.....2	3.455222..3..33.....
<i>Rosa sempervirens</i>32...3.2	..22..322252.....2..
<i>Asplenium trichomanes</i>	3..2.	24...2...2 .3.2.....3 5..
<i>Laurus nobilis</i>5...	..3...33..	..2.....222...3.....
<i>Cyclamen hederifolium</i>	2...3...23...2.....2.
3d <i>Lonicera implexa</i>2322..332423.443... ..
<i>Pistacia lentiscus</i>45.4..422.5.3545... ..
<i>Brachypodium ramosum</i>32.32...452.3 .34
<i>Carex distachya</i>333...34545 4..
<i>Rhamnus alaternus</i>	2.3...2.2.3.5.2.2... ..
<i>Myrtus communis</i>3..2...44445... ..
<i>Pinus halepensis</i>3552..2.....3.....
<i>Pinus pinaster</i>2.....32.....25
<i>Cistus salvifolius</i>3.....542.2.....
<i>Pulicaria odora</i>2.....55.....2
<i>Euphorbia characias</i>2...2...3...3
<i>Melica minuta</i>2.....4.....3

ESPECES DIFFERENTIELLES DU QUERCION ILCIS MONTAGNARD

Teucrium scorodonia	452
Ilex aquifolium2.....	32.
Helleborus lividus43
Taxus baccata	2..

COMPAGNES PRINCIPALES

Hedera helix	34545	.34.32	55...	3	..55455532	54.	.4..2335353342.....3	55.
Rubus ulmifolius	43344	242253	45.2.	.	..45....3.333354553.....3	33.
Brachypodium pinnatum	...3.	255555	52.55	.	2..5...34.5...4.....53.....	...
Stachys officinalis5..44	54235	.	..43..2...2.....225.32.....	...
Clematis vitalba	4....	.2523.	32..3	.	..333.23..3.....3...2.....	...
Dactylis glomerata	43...	4..353	43.55	2	..2.....322.....	...
Carex halleriana22333	324..	.	.2.....2.3234...2.....	...
Carex flacca	..44	225555	2	..55....5.3.....4.....	...
Fragaria vesca et viridis4....	..242	.	.2...4.32.2.3.....	23.
Pteridium aquilinum	..3..23	2.43.....3.....	334
Cruciata glabra	333.353...24.23
Luzula forsteri3....	..3.	.	.3....2.2.....5	43.
Hieracium murorum s.l.2..4....3..23.3.....	..2
Hypericum perforatum	2.....	..22322.....	..2
Geranium purpureum	2..2.3...225	...
Castanea sativa22...3.2.....	.3.

ment des bois originellement mixtes, peuvent être transformés, par des interventions sylviculturales convenables, en forêts dominées par les sclérophylles. Le chêne vert a toujours été beaucoup plus apprécié que les caducifoliés, tant pour son esthétique, que pour son bois de chauffage et pour la production de glands pour le bétail. A ce propos FRANCALANCIA (1982) a remarqué le rôle de l'ermitage dans l'entretien de la forêt séculaire de chêne vert située tout autour de l'Ermitage des Prisons, près d'Assise. La physionomie de cette forêt assez mésophile, appartenant à l'*Ostryo-Carpinion* (colonne 24 du tableau synoptique), est probablement due à un ancien aménagement forestier destiné à favoriser le chêne vert.

La dominance des sclérophylles, même artificielle, favorise à son tour les espèces herbacées et arbustives du *Quercion/Quercetalia ilicis* vis-à-vis de celles des *Quercetalia pubescentis/Quercus-Fagetea* ainsi que l'a observé De DOMINICIS (1973) en Toscane. Ce phénomène, dans des cas limites, peut avoir une influence sur l'attribution syntaxonomique des groupements forestiers. Nous mêmes avons observé au «Bosco della Mesola» en Emilie que certaines espèces des *Quercetalia pubescentis* (*Viola alba* subsp. *dehnhardtii*, *Buglossoides purpureo caerulea* et d'autres), qui sont répandues dans les bois mixtes, se cantonnent seulement sur les marges des massifs forestiers purs à chêne vert, sans pénétrer à l'intérieur.

Comme exemple de chênaies d'yeuse de l'*Ostryo-Carpinion* nous pouvons indiquer aussi les colonnes 28, 29 et 30, que nous avons placées aux marges du même groupe A4. Il s'agit également de chênaies extrazonales sur calcaire de l'Italie centrale, mais, contrairement aux exemples précédents, leur appartenance à l'*Ostryo-Carpinion* est moins nette et pourrait être contes-

tée. Nous avons déjà indiqué que ces colonnes, bien que figurant sur le dendrogramme dans le groupe des associations du *Quercion ilicis*, sont mieux placées sur le plan floristique à côté des colonnes de l'*Ostryo-Carpinion*. Des constatations analogues sont à faire à propos de la chênaie d'yeuse relative à la colonne 17, que nous avons placée aux limites du groupe A3.

Les chênaies d'yeuse de l'*Ostryo-Carpinion* que nous avons indiquées plus haut se situent au nord de l'aire géographique du *Quercion ilicis*, ainsi que nous l'avons tracé sur la figure 2. Les plus septentrionales en Italie sont celles des alentours du Lac de Garde (basse vallée de la Sarca) et de la vallée de l'Adige près de Vérone, qui font partie de l'association *Celtidi australis-Quercetum ilicis* Pedrotti 1992. Dans cette association, qui a été interprétée par son auteur comme une relique édapho-xérophile du *Quercion ilicis*, les espèces de l'*Ostryo-Carpinion*, *Quercetalia pubescentis* et *Quercus-Fagetea* priment nettement sur celles du *Quercion* et des *Quercetalia ilicis*, ces dernières étant représentées seulement par *Quercus ilex*, *Ruscus aculeatus*, *Pistacia terebinthus* et *Phillyrea latifolia*.

On peut, enfin, déduire quelques renseignements à propos de l'écologie de *Quercus ilex*, en observant sa distribution dans le tableau synoptique. On sait que le chêne vert est une espèce thermophile mais pas trop xérophile. En effet ce chêne joue un rôle assez important dans les associations les moins xériques de l'*Ostryo-Carpinion*, auxquelles, comme nous l'avons déjà dit, il peut déterminer la physionomie générale. Les groupes d'associations indiqués sur le tableau en A1 et A4 sont justement des forêts assez mésophiles de l'*Ostryo-Carpinion*, où *Quercus ilex* est abondant ou fréquent. La nature mésophile d'A4 est soulignée par des espèces telles que

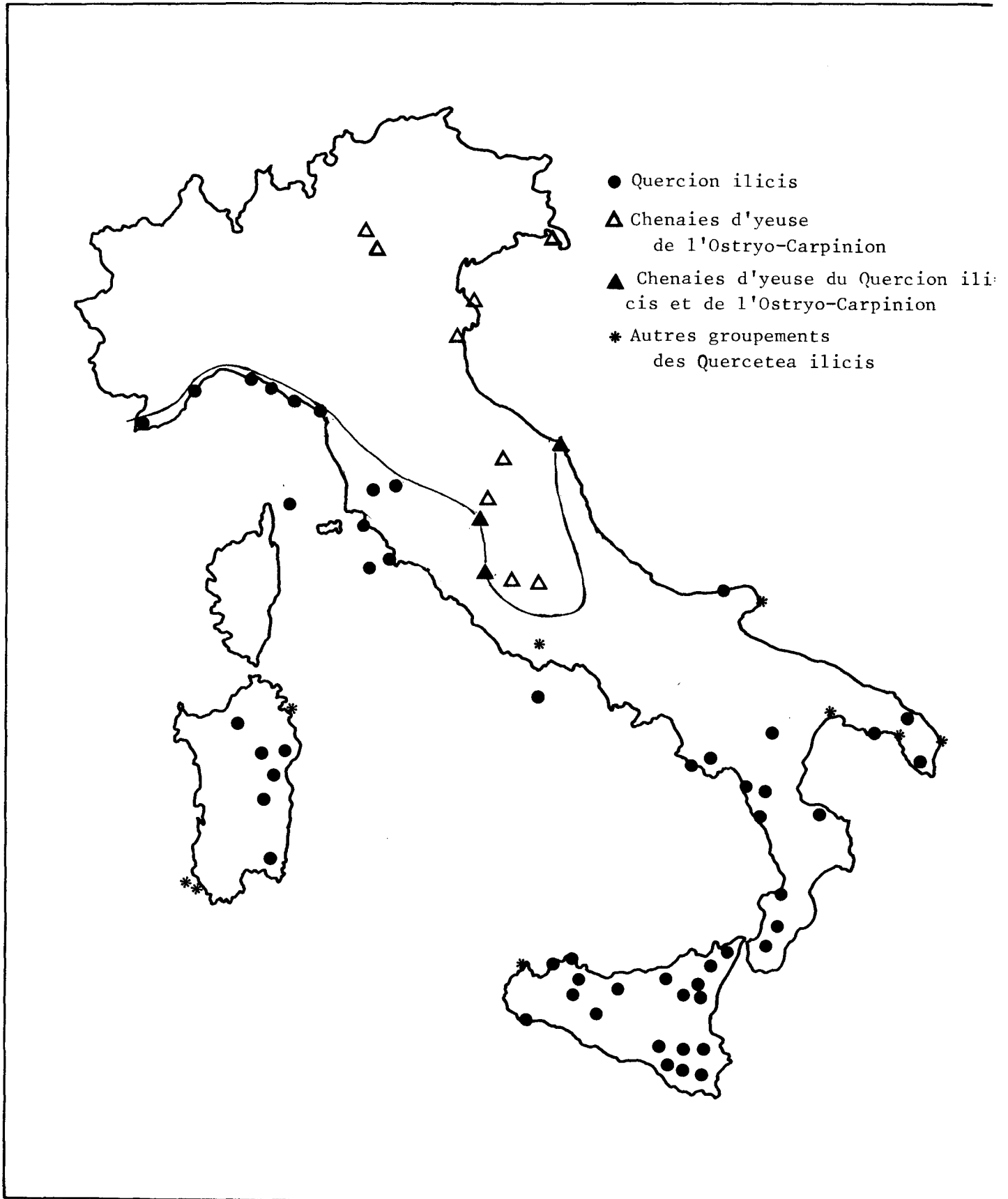


Figure 2.- Carte de la distribution du *Quercion ilicis* et des chenaies d'yeuse de l'*Ostryo-Carpinion* en Italie

Viola reichenbachiana, *Primula vulgaris*, *Melica uniflora* et *Anemone apennina*. Au contraire les groupes d'associations A2 et A3 sont des forêts où *Quercus ilex* manque, probablement en raison du microclimat xérique et «continental», souligné par plusieurs espèces des *Festuco-Brometea* et *Trifolio-Geranietea* telles que *Bromus erectus*, *Galium lucidum*, *Trifolium rubens*, *Peucedanum cervaria*, etc.

REMARQUES SUR L'OSTRYO-CARPINION EN ITALIE

Les associations croates de l'*Ostryo-Carpinion* sont représentées dans les colonnes du groupe A3. Avec celles-ci figure la colonne 17 qui provient des alentours de Trieste mais qui est reliée aux autres par une similitude autant phytosociologique que phytogéographique, comme le souligne la présence de *Cyclamen purpurascens* et *Frangula rupestris*, fréquents dans les bois illyriens. Les groupes des colonnes A1, A2, A4 concernent tous les trois l'*Ostryo-Carpinion* de la péninsule italienne.

Les colonnes du groupe A1 sont relatives à des bois de dunes sablonneuses du littoral adriatique septentrional («Bosco della Mesola», «Bosco Nordio»). Il s'agit tantôt de chênaies caducifoliées (colonnes 2 et 3), tantôt de chênaies mixtes (colonne 5) ou à dominance de chêne vert (colonnes 1, 4). Le groupe est différencié dans son ensemble par *Quercus robur*, *Ulmus minor*, *Berberis vulgaris* et *Asparagus officinalis*. Nous avons discuté au paragraphe précédent de l'écologie des chênaies de ce groupe.

Le groupe A2 comprend des chênaies très xérophiles à *Quercus pubescens* des adrets collinéens de l'Apennin septentrional, sur le versant adriatique, et de l'intérieur de l'Apennin central. Ces bois à empreinte subcontinentale constituent la sous-alliance *Cytiso sessilifolii-Quercenion pubescentis* Ubaldi 1988 de l'*Ostryo-Carpinion orientalis*, dont l'association type est le *Peucedano cervariae-Quercetum pubescentis* Ubaldi 1988 (colonne 11 du tableau synoptique). Le *Cytiso-Quercenion pubescentis* constitue une forme appauvrie de l'*Ostryo-Carpinion*, sans *Carpinus orientalis*. Cette absence est à relier, tantôt à la distribution géographique générale de cette espèce, tantôt à la situation écologique des bois de cette sous-alliance. La plupart des groupements du *Cytiso-Quercenion pubescentis* du tableau synoptique vient de l'Apennin septentrional, en dehors de l'aire de *Carpinus orientalis*. De même cette espèce fait défaut dans le groupement relatif à la colonne 6 du tableau synoptique, bien que ce

groupement vienne de l'Apennin central, d'une localité située dans l'aire générale de *Carpinus orientalis*. En ce cas l'espèce manque, probablement, en raison du microclimat trop xérique du groupement.

Le groupe d'associations A4 est formé par des bois à *Quercus ilex*, ou mixtes à *Ostrya carpinifolia* et *Quercus pubescens*, nettement moins xériques, comme le soulignent leurs espèces différentielles (groupe d'espèces 1f). Ces associations sont attribuables au *Lauro-Quercenion pubescentis* Ubaldi 1988, sous-alliance qui regroupe les bois thermo-mésophiles de l'*Ostryo-Carpinion* dans l'Apennin central. L'association type du *Lauro-Quercenion pubescentis* est l'*Asparago acutifolii-Ostryetum* Biondi 1982 des zones collinéennes littorales des Marches ; dans notre tableau synoptique cette association figure à la colonne 20.

REMARQUES SYNTAXONOMIQUES SUR LE QUERCION ILICIS

Les deux ensembles liés au *Quercion ilicis* qui figurent dans le tableau synoptique (B1 et B2), sont rapportables respectivement aux chênaies d'yeuse méso-méditerranéennes et supra-méditerranéennes.

Dans le premier groupe sont situés le *Quercetum ilicis galloprovinciale* de Braun-Blanquet (colonnes 41 et 42), appelé par la suite *Viburno tini-Quercetum ilicis* par Rivas-Martinez (1975), et l'*Orno-Quercetum ilicis* de Horvatic (colonne 39). Le *Quercetum ilicis mediterraneo-montanum* de Braun-Blanquet, dont le nom valable est actuellement *Asplenio-Quercetum ilicis* (Br.-Bl. 1936) Rivas-Martinez 1974, se trouve dans le second groupe (colonne 51) avec deux autres colonnes de la même association (52 et 53) qui viennent de la Corse (GAMISANS, 1977).

Les espèces qui différencient les groupements alticoles (*Asplenio-Quercetum ilicis*) vis-à-vis des méso-méditerranéens (*Viburno-Quercetum ilicis* et similaires) sont *Teucrium scorodonia*, *Ilex aquifolium*, *Helleborus lividus* (Corse) et *Taxus baccata*. Ainsi que l'ont mis en évidence RIVAS-MARTINEZ *et al.* (1984), *Asplenium onopteris* n'est pas caractéristique exclusif de l'*Asplenio-Quercetum ilicis*, mais des *Quercetalia ilicis*, puisqu'il se retrouve aussi dans les chênaies d'yeuse de type méso-méditerranéen. La distinction de l'*Asplenio-Quercetum ilicis* devra donc s'appuyer surtout sur les espèces différentielles montagnardes citées plus haut.

On remarque aussi que dans l'*Asplenio-Quercetum ilicis* font défaut plusieurs espèces thermophiles de l'étage méso et thermo-méditerranéen, telles que *Lonicera implexa*, *Pistacia lentiscus*, *Rhamnus alaternus*, *Myrtus communis*, etc. Manque en outre à peu près complètement *Viburnum tinus* (espèce différentielle du *Viburno-Quercetum ilicis*), peut être en raison de facteurs particuliers du climat, compte tenu que cette espèce est assez tolérante au froid, et se retrouve aussi dans l'*Ostryo-Carpinion*.

CARTE DE LA DISTRIBUTION DU *QUERCION ILICIS* ET DES CHENAIES D'YEUSE DE L'*OSTRYO-CARPINION*

La distribution du *Quercion ilicis* en Italie est représentée sur la figure 2, où nous avons marqué par une ligne, les limites de l'aire de cette alliance. Sur la même carte nous avons signalé aussi la distribution de plusieurs massifs forestiers qui malgré la prédominance de *Quercus ilex*, sont attribuables à l'*Ostryo-Carpinion*. Pour obtenir cette carte, nous avons utilisé seulement des travaux susceptibles de contrôle, c'est-à-dire extraits de tableaux phytosociologiques. Parmi ces données figurent celles utilisées dans le traitement numérique, et un bon nombre d'autres citées dans la bibliographie. Toutes ont été interprétées en fonction des résultats de notre analyse.

Sur la carte sont indiqués sans distinction, des groupements zonaux et extrazonaux. Donc la carte elle-même ne représente pas la zone potentielles du *Quercion ilicis*, mais simplement la distribution géographique de cette alliance. Des cartes où sont décrites les zones de végétation forestière d'Italie ont été réalisées par GIACOMINI et FENAROLI (1958) et par TOMASELLI (1977). De même PIGNATTI E. et PIGNATTI S. (1968) ont publié une petite carte d'Italie avec la délimitation de l'aire climatogène du «*Quercetum ilicis*» et PEDROTTI (1991) pour l'aire de l'ordre des *Quercetalia ilicis*.

La répartition du *Quercion ilicis* en Italie intéresse surtout la partie la plus méridionale de la Péninsule, la Sicile et la Sardaigne. Le long de la côte tyrrhénienne l'aire du *Quercion ilicis* remonte jusqu'à la Ligurie, et au niveau de la Toscane méridionale, du Latium et de l'Ombrie s'enfonce beaucoup vers l'intérieur de la Péninsule. Le long de la côte adriatique, normalement affectée en hiver et au printemps par des irrptions d'air très froid d'origine balkanique, la remontée est visiblement plus faible. Les chênaies d'yeuse à l'ubac du Mont Conero, un relief calcaire isolé au centre de la côte adriatique près de la ville d'Ancône, appartiennent à l'*Ostryo-*

Carpinion (colonne 24) ; celles de l'adret au *Quercion ilicis* (colonne 33). Ces chênaies de la côte des Marches sont attribuées respectivement au *Cephalanthero-Quercetum ilicis* et à l'*Orno-Quercetum ilicis* (BIONDI et VENANZONI, 1984).

Le paysage méditerranéen de l'Italie méridionale et de la Sicile n'est pas typique comme d'ailleurs en Grèce et en Anatolie méridionale. Les structures forestières climaciques y sont en effet constituées le plus souvent par des espèces caducifoliées. *Quercus ilex* se trouve généralement dans des formations mixtes et constitue des bois purs seulement dans des stations à microclimat spécial, là où l'air humide le favorise. C'est le cas pour les rocailles exposées à la mer, dans les ravins frais et en zone plus montagnarde. Cette situation paysagère a été bien décrite par BRULLO et MARCENO (1984) pour la Sicile. Nous avons eu l'occasion de l'observer, de façon tout à fait identique, dans l'Italie méridionale, au Cilento (Campanie) et en Lucanie.

BIBLIOGRAPHIE

- ABBATE G., AVENA G.C., BLASI C. et VERI L., 1981. Studio delle tipologie fitosociologiche del Monte Soratte (Lazio) e loro contributo nella definizione fitogeografica dei complessi vegetazionali centro-appenninici. C.N.R., AQ/1/125, Roma.
- ARRIGONI P.V., 1964. Flora e vegetazione della foresta di Pixinamanna (Sardegna meridionale). *Webbia*, 19(1) : 349-454.
- ARRIGONI P.V. et Di TOMASO P.L., 1981. Carta della vegetazione dell'Isola di Giannutri (Provincia di Grosseto). C.N.R., AQ/1/130, Roma.
- ARRIGONI P.V., 1982. Le Parc de la Maremme. Guide-itinéraire de l'Excursion internationale de Phytosociologie en Italie centrale (2-11 juillet 1982). Camerino, Università degli Studi.
- ARRIGONI P.V., 1982. Le Mont Argentario. Guide-itinéraire de l'Excursion internationale de Phytosociologie en Italie centrale (2-11 juillet 1982) : 520-535. Camerino, Università degli Studi.
- ARRIGONI P.V., NARDI E. et RAFFAELLI M., 1985. La vegetazione del parco naturale della Maremma (Toscana). Università degli Studi di Firenze, Dipartimento di Biologia vegetale.

- ARRIGONI P.V., 1990. Flora e vegetazione della Macchia lucchese di Viareggio (Toscana). *Webbia* 44(1) : 1-62.
- ARRIGONI P.V., Di TOMASO P.L. et MELE A., 1985. Le leccete delle montagne calcaree centro-orientali della Sardegna. *Not. Fitosoc.*, 22 : 49-58.
- BARBERO M. et BONO G., 1970. La végétation sylvatique thermophile de l'étage collinéen des Alpes Apuanes et de l'Apennin ligure. *Lavori della Società italiana di Biogeografia*, vol. 1 : 147-182.
- BARBERO M., GRUBER M. et LOISEL R., 1971. Les forêts caducifoliées de l'étage collinéen de Provence, des Alpes Maritimes et de la Ligurie occidentale. *Annales de l'Université de Provence -Sciences-* Tome 45 : 157-202.
- BARBERO M. et QUEZEL P., 1976. Les groupements forestiers de Grèce centro-méridionale. *Ecologia mediterranea*, 2 : 3-86.
- BARBERO M. et QUEZEL P., 1980. La végétation forestière de Crète. *Ecologia Mediterranea*, 5 : 175-210.
- BARTOLO G., BRULLO S., MINISSALE P. et SPAMPINATO G., 1990. Contributo alla conoscenza dei boschi a *Quercus ilex* della Sicilia. *Acta Botanica Malacitana*, 15 : 203-215.
- BIONDI E., 1982. *L'Ostrya carpinifolia* Scop. sul litorale delle Marche (Italia centrale). *Studia Geobotanica*, 2 : 141-47.
- BIONDI E., 1982. *Quercion ilicis*. Guide-itinéraire de l'Excursion internationale de Phytosociologie en Italie centrale (2-11 juillet 1982) : 118-123. Camerino, Università degli Studi.
- BIONDI E., 1982. La végétation du Monte Conero. Guide-itinéraire de l'Excursion internationale de Phytosociologie en Italie centrale (2-11 juillet 1982) : 146-170. Camerino, Università degli Studi.
- BIONDI E. et BALLELLI S., 1982. La végétation du massif du Catria (Apennin central) avec carte phytosociologique 1/50.000. Guide-itinéraire de l'Excursion internationale de Phytosociologie en Italie centrale (2-11 juillet 1982) : 211-235. Camerino, Università degli Studi.
- BIONDI E. et VENANZONI R., 1984. I boschi di leccio (*Quercus ilex* L.) nelle Marche e in Umbria. *Not. Fitosoc.* 19 : 99-106.
- BLASI C., ABBATE G., FASCETTI S. et MICHETTI L., 1981. La vegetazione del bacino del F. Treia. C.N.R., AQ/1/237. Roma.
- BLASI C., FEOLIE. et AVENA G.C., 1982. Due nuove associazioni dei *Quercetalia pubescentis* dell'Appennino centrale. *Studia Geobotanica*, 2 : 155-167.
- BLASI C., 1984. Le formazioni a *Quercus ilex* dei Monti Lucretili (Italia centrale). *Not. Fitosoc.* 19 : 33-54.
- BRAUN-BLANQUET J. et coll., 1951. Les groupements végétaux de la France méditerranéenne. C.N.R.S. Service de la Carte des groupements végétaux. Montpellier.
- BRULLO S. et MARCENO C., 1984. Contributo alla conoscenza della classe *Quercetea ilicis* in Sicilia. *Not. Fitosoc.* 19 : 183-229.
- CAMARDA I., 1984. Aspetti della degradazione della lecceta nel complesso calcareo del Monte Albo (Sardegna centro-orientale). *Not. Fitosoc.* 19(1) : 107-114.
- CANEVA G., De MARCO G. et MOSSA L., 1981. Analisi fitosociologica e cartografia della vegetazione (1.25.000) dell'Isola di S. Antioco (Sardegna sud-occidentale). C.N.R., AQ/1/124, Roma.
- CANIGLIA G., CHIESURA LORENZONI F., CURTI L., LORENZONI G.G., MARCHIORI S., RAZZARA S. et TORNADORE MARCHIORI N., 1978. Carta della vegetazione di Torre Colimena, Salento, Puglia meridionale. C.N.R., AQ/1/8, Roma.
- CHIAPPINI M. et PALMAS M., 1972. Distribuzione e densità dei boschi a *Quercus suber* L. in territorio di Bitti (Sardegna). *Morisia*, vol.3 : 31-52.
- CORBETTA F., PUPPI G., SPERANZA M. et ZANOTTI A.L., 1984. Vegetational outlines of North Adriatic Coasts. *Acta Bot. Croat.* 43 : 191-206.
- CURTI L., LORENZONI G.G., MARCHIORI S. et STEVAN S., 1974. Osservazioni fitosociologiche sulle cenosi a *Quercus ilex* L. e a *Rosmarinus*, *Erica* e *Cistus* del litorale di Lesina (Foggia). *Not. Fitosoc.* 8 : 29-44.

- CURTI L., RAZZARA S., SBURLINO G. et TORNADORE N., 1984. Escursione in Salento della Società italiana di Fitosociologia, 5 maggio 1984. Not. Fitosoc. 19(II) : 147-162.
- De DOMINICIS V., 1973. Inquadramento fitosociologico delle leccete dei dintorni di Siena. Giorn. Bot. Ital. vol.107, n.5 : 249-262.
- De DOMINICIS V. et CASINI S., 1979. Memoria illustrativa per la carta della vegetazione della Val di Farma (Colline Metallifere). Atti Soc. Tosc. Sc. Nat. Mem., vol.86 : 1-36.
- De DOMINICIS V., CASINI S., MARIOTTI M. et BOSCAGLIA A., 1988. La vegetazione di Punta Ala (Grosseto). Webbia 42 : 101-143.
- De MARCO G. et CANEVA G., 1984. Analisi sintassonomica e fitogeografica comparata di alcune significative cenosi a *Pinus halepensis* Mill. in Italia. Not. Fitosoc. 19 : 155-176.
- De MARCO G. et MOSSA L., 1980. Analisi fitosociologica e cartografia della vegetazione (1 : 25.000) dell'Isola di San Pietro (Sardegna sud-occidentale). C.N.R., AQ/1/80, Roma.
- FERRO G., 1984. Elementi per la revisione del *Quercion ilicis* (s.l.). Not. Fitosoc. 19 : 145-154.
- FRANCALANCIA C., 1982. Forêts de chênes verts de l'Ermitage des Prisons (Assisi). Guide-itinéraire de l'Excursion internationale de Phytosociologie en Italie centrale (2-11 juillet 1982) : 420. Camerino, Università degli Studi.
- FRANCALANCIA C., 1982. Chênaies d'yeuse de la Valnerina et des alentours de Spoleto. Doc. Phytosoc., 7 : 189-197.
- FRANCALANCIA C. et ORSOMANDO E., 1982. Les chênaies de chênes verts du Monteluco. Guide-itinéraire de l'Excursion internationale de Phytosociologie en Italie centrale (2-11 juillet 1982) : 389-394. Camerino, Università degli Studi.
- FURNARI F., 1965. Boschi di *Quercus suber* L. e di *Quercus ilex* L., e garighe del *Rosmarino-Ericion* in territorio di San Pietro (Sicilia meridionale). Bollettino dell'Istituto Botanico dell'Università di Catania, vol.5 : 1-31.
- GAMISANS J., 1977. La végétation des montagnes corses (4ème partie). Phytocoenologia 4(3) : 317-376.
- GENTILE S., 1969. Remarques sur les chênaies d'yeuse de l'Apennin méridional et de la Sicile. Vegetatio, vol.17 : 214-231.
- GENTILE S., BARBERIS G. et PAOLA G., 1984. Stato delle conoscenze della vegetazione dei *Quercetia ilicis* nel versante tirrenico settentrionale. Not. Fitosoc. 19(II) : 109-122.
- GIACOMINI V. et FENAROLI L., 1958. La Flora. Conosci l'Italia, vol.2 : 272 p. Touring Club Italiano.
- HORVATI., 1959. Sistematski odnosi termofilnih hrastovih i borovih sume Jugoistocne Evrope. Biol. Glas. 12 : 1-40.
- HORVATIC S., 1963. Biljnogeografski položaji rasclanjenjenaseg primorja u svjetlu suvremenih fitocenoloskih istrazivanja. Acta Bot. Croat. 22 : 27-81.
- LAUSI D. et POLDINI L., 1962. Il paesaggio vegetale della costiera triestina. Boll. Soc. Adr. Sc., 52 : 1-63.
- LOISEL R., 1976. La végétation de l'étage méditerranéen dans le Sud-Est continental français. Thèse Doct. Etat Univ. Marseille, 386 p., pl. et tabl.
- LORENZONI G.G., MARCHIORI S., CANIGLIA G., CHIESURA LORENZONI F., CURTI L., RAZZARA S., SBURLINO G. et TORNADORE N., 1984. Escursione in Salento della Società italiana di Fitosociologia, 5 maggio 1984. Not. Fitosoc. 19(II) : 147-162.
- LORENZONI G.G., MARCHIORI S., CHIESURA LORENZONI F., TORNADORE N. et CANIGLIA G., 1984. Indagine sulle serie dinamiche delle cenosi a *Quercus ilex* L. nelle regioni venete. Not. Fitosoc. 19(II) : 123-147.
- MARIOTTI M., 1984. Ricerche sui boschi a *Quercus ilex* nella Liguria orientale. Not. Fitosoc. 19 : 3-32.
- PEDROTTI F., 1982. Les pinèdes à pin d'Alep de la Vallée de la Serra (Terni). Guide-itinéraire de l'Excursion internationale de Phytosociologie en Italie centrale (2-11 juillet 1982) : 400-407. Camerino, Università degli Studi.
- PEDROTTI F., 1991. La carta della vegetazione d'Europa. Attualità Biologiche. Atti I Conv. Sez. Ital. I.U.B.S. : 31-41.

- PEDROTTI F., 1992. Inquadramento fitosociologico delle leccete del Trentino. Documents phytosociologiques, 14 : 505-511.
- PICCOLI F. et GERDOL R., 1980. Typology and dynamics of a wood in the Po plane (N-Italy) : the «Bosco della Mesola». Colloques phytosociologiques IX : 161-170. Les forêts alluviales.
- PICCOLI F., GERDOL R. et FERRARI C., 1983. Carta della vegetazione del Bosco della Mesola (Ferrara). Atti Ist. Bot. e Lab. Critt., serie 7, vol. 2 : 3-23.
- PIGNATTI S., PEDROTTI F. et LORENZONI G.G., 1961. Ricerche fitosociologiche sulla vegetazione ad *Ampelodesmos tenax* Link presso Tivoli e Sezze nel Lazio. Delpinoa, n.s., 3 : 337-372.
- PIGNATTI E. et PIGNATTI S., 1968. Die Auswirkungen von Kahlschlag und Brand auf das *Quercetum ilicis* von Sud-Toskana, Italien. Folia geobot. phytotax., Praha, 3 : 17-46.
- PIGNATTI S., 1959. Il popolamento vegetale. Ricerche sull'ecologia e sul popolamento delle dune del litorale di Venezia. Bull. Mus. Civ. St. Nat. Venezia, 12 : 61-141.
- PIROLA A., 1974. La vegetazione della Pineta di San Vitale. En «Influenza di insediamenti industriali sul circostante ambiente naturale» (par souci de R.E. Scossiroli). Editrice Compositori, Bologna, 291 pp.
- PIZZOLONGO P., 1966. La flora e la vegetazione di Marina di Ascea (Salerno). Annali della Facoltà di Scienze Agrarie dell'Università di Napoli, in Portici, vol.1 : 3-20.
- POLIE. et MAUGERIG., 1974. I boschi di leccio del versante nordoccidentale dell'Etna. Bollettino delle sedute dell'Accademia Gioenia di Scienze Naturali in Catania, vol.12 : 741-759.
- QUEZEL P., BARBERO M. et AKMANY., 1978. L'interprétation phytosociologique des groupements forestiers dans le bassin méditerranéen oriental. Doc. Phytosoc., 2 : 239-352.
- RIVAS-MARTINEZ S., COSTA M. et IZCO J., 1984. Sintaxonomia de la clase *Quercetea ilicis* en le Mediterraneo occidental. Not. Fitosoc. 19(II) : 71-98.
- SANESI G., 1982. I suoli del Monte Luco e dell'Eremo delle Carceri. Guide-itinéraire de l'Excursion internationale de Phytosociologie en Italie centrale (2-11 juillet 1982) : 395-399. Camerino, Università degli Studi.
- SANESI G., 1982. I suoli della valle del Serra. Guide-itinéraire de l'Excursion internationale de Phytosociologie en Italie centrale (2-11 juillet 1982) : 408-415.
- SIGNORELLO P., 1984. Osservazioni fitosociologiche su alcuni aspetti boschivi dei *Quercetea ilicis* dell'Italia meridionale. Not. Fitosoc. 19 : 177-182.
- SOKAL R.R. et MICHENER C.D., 1958. A statistical method for evaluating systematic relationships. Univ. Kansas Bull., 38 : 1409-1438.
- TOMASELLI R., 1970. Note illustrative della carta della vegetazione naturale potenziale d'Italia. Ministero Agricoltura e Foreste, collana verde, 27 : 64 p.
- TRINAJSTIC I., 1984. Sulla sintassonomia della vegetazione sempreverde della classe *Quercetea ilicis* Br.-Bl. del litorale adriatico jugoslavo. Not. Fitosoc. 19 : 77-98.
- UBALDI D., 1980. La vegetazione di monte Sole (Bologna) con carta 1/10.000. En «La cartografia della vegetazione per la gestione del territorio». Regione Emilia-Romagna, Bologna.
- UBALDI D., PUPPI G., SPERANZA M. et ZANOTTI A.L., 1984. Primi risultati sulla tipologia fitosociologica dei boschi di *Quercus pubescens* della provincia di Pesaro e Urbino. Arch. Bot. Biogeograf. Ital., 60 : 150-168.
- UBALDI D., ZANOTTI A.L., PUPPI G., SPERANZA M. et CORBETTA F., 1987. Sintassonomia dei boschi caducifogli mesofili dell'Italia peninsulare. Not. Fitosoc., 23 : 31-62.
- UBALDI D., 1988. La vegetazione boschiva della provincia di Pesaro e Urbino. Esercitazioni dell'Accademia Agraria in Pesaro, 20 : 99-191.
- VERI L., LA VALVA V. et CAPUTO G., 1980. Carta della vegetazione delle Isole Ponziene (Golfo di Gaeta). C.N.R., AQ/1/41, Roma.
- ZANOTTI CENSONI A.L., CORBETTA F. et AITAL., 1980. Carta della vegetazione della tavoletta «Trivigno» (Basilicata). C.N.R., AQ/1/84, Roma.

Avis aux auteurs désirant publier dans la revue

Ecologia Mediterranea

Généralités

Ecologia Mediterranea publie des travaux originaux et des mises au point sur des sujets se rapportant à l'écologie générale, fondamentale ou appliquée, terrestre et limnique, en régions méditerranéennes. Les articles peuvent être rédigés, de préférence, en français ou en anglais, mais aussi en allemand, en espagnol ou en italien.

Ecologia Mediterranea est équipé d'un matériel informatique destiné à assurer la composition de la revue, tout en augmentant sa qualité et son homogénéité, permettant ainsi une parution plus rapide.

Ce matériel comporte d'une part un micro-ordinateur de la famille des PC compatibles MS-DOS, muni de deux lecteurs permettant de lire des disquettes de 3" 1/2 (de 720 Ko ou 1,4 Mo) et de 5" 1/4 (de 360 Ko ou 1,2 Mo) et, d'autre part, d'une imprimante Laser Postscript. Les logiciels utilisés sont «PageMaker» pour la composition et «Word5» pour le traitement de texte. A défaut de ce logiciel, il est souhaitable de transformer les fichiers au moyen du format d'échange appelé RTF (Rich Text Format). Néanmoins, les textes saisis sous «MacIntosh» seront récupérés sous «MS-DOS».

Texte

Les articles proposés doivent être envoyés, en triple exemplaires, dactylographiés en double interligne, en format A4, au Secrétariat général de la revue, accompagnés de la disquette contenant le texte déjà informatisé. Les articles doivent être complets : titres français et anglais, auteur(s) et adresse(s), résumé et abstract (au minimum), mots clés, texte, conclusion, bibliographie, figures et tableaux, afin d'être soumis au Comité de lecture avant confirmation de leur acceptation. Les tableaux numériques, les tableaux phytosociologiques et, si possible les graphiques, seront inclus dans le texte informatisé. N'envoyez les figures originales qu'après acceptation de l'article. Les disquettes seront renvoyées.

Les articles comportant plus de 20 pages seront acceptés dans la mesure des possibilités. Les vingt premières pages des articles (incluant tableaux et figures) seront éditées à titre gracieux. Les pages excédentaires seront facturées. Il est fourni 25 tirés-à-part par article, même lorsqu'il y a des auteurs multiples. A la demande, des tirés-à-part supplémentaires peuvent être obtenus : ils seront facturés.

Une fois leur article accepté, les auteurs devront tenir compte des remarques des lecteurs, puis ils renverront leur texte corrigé imprimé (en un exemplaire) et informatisé. Ils devront s'assurer de la correspondance entre le texte imprimé (pour contrôle) et le texte informatisé. Les figures et les photographies originales seront jointes à l'envoi. La disquette et les documents associés doivent parvenir dans les meilleurs délais au Secrétariat de la revue.

Résumé et mots-clés

Le résumé doit comporter 100 à 150 mots au maximum. Le nombre de mots-clés est limité à 5, dans la langue des résumés.

Auteurs et Adresses

L'adresse de chaque auteur sera indiquée. Chaque adresse doit être complète et comportera le numéro de téléphone ou de télécopie (fax), pour faciliter les communications avec l'auteur principal. Dans le cas où une publication est le fait de plusieurs auteurs, lors du premier envoi, l'auteur devra préciser la personne à qui doit être retourné l'article, après lecture.

Bibliographie

La bibliographie regroupera toutes les références citées et elles seules. Les références seront rangées dans l'ordre alphabétique des auteurs et de façon chronologique. Les abréviations internationales des titres des revues peuvent être utilisées.

Conventions

Sur le plan de la saisie du texte, il est simplement demandé aux auteurs de distinguer clairement les titres des différents paragraphes, de

taper le texte «au kilomètre», en respectant les conventions ci-dessous. La mise en forme définitive du texte sera assurée par la revue.

Principaux titres et numérotation

Introduction, Matériel et méthodes, Résultats, Conclusion et Bibliographie seront centrés pour faciliter la lecture : ils ne seront pas numérotés. Pour numérotter les sous-chapitres, éviter les lettres.

Abréviations

Les abréviations sont à proscrire, sauf les plus courantes. En tout état de cause, l'usage d'une abréviation technique doit être précédée de sa signification lors de sa première apparition.

Citations et renvois appelés dans le texte

Les mots «figures» et «tableaux» annoncés dans le texte sont écrits en toutes lettres et en minuscules. Exemples : ... sur la figure 3. ... comme le montre la carte (figure 3). Ne pas écrire : «voir figure 3», ni «cf. fig. 3». Pour les citations, suivre ces exemples : «ainsi que le dit DUPONT (1962)» ou, dès qu'il y a plus d'un auteur, «(DUPONT *et al.*, 1962)». La page de la citation n'est mentionnée que dans le cas où elle correspond à une citation entre guillemets.

Mots latins

Les mots latins doivent être mis en italiques afin de les distinguer du reste du texte (*et al.*, *a priori*, *stricto sensu*, etc.), et en particulier les noms de plantes ou d'animaux (*Quercus toza* et *Q. pubescens*). Pour les plantes une seule majuscule sur le nom de genre, l'épithète reste en minuscules. Pour distinguer un nom d'espèce d'un groupement végétal en latin, il peut être utile de différencier la typographie de ce dernier par des lettres grasses.

Unités et symboles

Les unités de mesure et les symboles ne sont jamais suivis d'un point. Exemples : «10 °C, 100 mm, 10 s, 2 500 m, 50 FF, 50 %».

Typographie

En français, n'utilisez les majuscules que pour les noms propres, sauf exception justifiée. Pour associer l'unité de mesure à sa valeur, utilisez l'«espace insécable» plutôt que la barre d'espace pour éviter que, lors de la justification, la valeur ne se trouve en fin de ligne et son unité en début de la ligne suivante. De même, pour les doubles ponctuations (: ; ! ?), les faire précéder d'un espace insécable. Les ponctuations simples (, .) ne sont pas précédées d'un espace. Par contre, toutes les ponctuations sont suivies d'un espace. Les (parenthèses), les [crochets], les {accollades} et les «guillemets» doivent être accolés aux mots qu'ils ensèrent. Le tiret «-» marquant un sous-alinéa sera avantageusement suivi d'un espace «insécable» de façon que le mot qui suit le tiret ne soit séparé que d'un seul espace.

Figures et tableaux

Les figures rassemblent tout ce qui est dessin ou photographies ; les tableaux, tout ce qui peut être écrit avec une machine à écrire. Les figures et tableaux, doivent être remis prêts à l'impression, sans nécessiter de réduction (format 16 x 22 cm au maximum, ou 8 x 22). Les figures comme les tableaux doivent être conçus pour être vus ou lus en format "Portrait" et non "Paysage" (ou "à l'italienne"). Les caractères utilisés doivent avoir au minimum un millimètre de hauteur tout en restant lisibles (caractères de qualité professionnelle, non manuscrits). Les figures qui ne se prêtent pas à la reproduction seront retournées. Tous les documents (figures et tableaux) devant être insérés dans le texte doivent être annoncés et numérotés dans l'ordre croissant : ils doivent comporter une légende (éviter les formules vagues telles que «pour les explications, voir dans le texte»). Les titres des figures seront inscrits là où l'auteur veut les faire apparaître, en tenant compte de la place qu'elles occuperont. En ce qui concerne les tableaux phytosociologiques, il est indispensable d'indiquer par des points les relevés où la plante ne figure pas, de façon à en permettre l'observation dans les différents relevés où elle se trouve. Les tableaux informatisés ne doivent pas comporter de signes (: ou |) pour marquer les colonnes.

Les propositions de publication d'articles doivent être adressées au **Secrétaire général**.

TABLE DES MATIERES

AKMAN Y., QUEZEL P., AYDOGDU M., KETENOGLU O., KURT L. and EVREN H. A phytosociological research on the steppe vegetation of the Yaprakli mountains (Çankiri, Turkey)	1
AYDOGDU M., AKMAN Y., QUEZEL P., BARBERO M., KETENOGLU O., and KURLT. Syntaxonomic analysis of gypsaceous vegetation of the surrounding area between Ayas-Polatli and Beypazari, (Ankara, Turkey)	9
BARBERO M., LEBRETON Ph., et QUEZEL P. Sur les affinités biosystématiques et phytoécologiques de <i>Juniperus thurifera</i> L. et de <i>Juniperus excelsa</i> Bieb.	21
DE LILLIS & MIRGONE E. Water relations of some Mediterranean evergreen sclerophylls : some considerations on sclerophylly and microphylly	39
GÓMEZ C. & ESPADALER X. Curva de dispersión de semillas por hormigas en <i>Euphorbia characias</i> L. y <i>Euphorbia nicaeensis</i> All. (Euphorbiaceae) ..	51
GRATANIL. Risposta fotosintetica ed adattamenti morfologici fogliari di alcune specie arbustive sempreverdi, a variazioni microclimatiche	61
KARAGIANNAKIDOU V. Contribution to the study of mountain-subalpine grassland vegetation of Mount Menikion, north eastern Greece	73
PICCOLI F., MERLONI N., & PELLIZZARI M. The vegetation of the Comacchio Saltern (Northern Adriatic coast, Italy)	85
SANDOZ H. Recherches microclimatiques et bioclimatiques au niveau de quelques groupements végétaux des zones forestière et supraforestière de l'étage subalpin des Alpes	95
SANTOS A. de los, Generic diversity patterns in the Tenebrionid beetle communities (Col. Tenebrionidae)	125
UBALDID. & ZANOTTI A. Distinction phytosociologique entre <i>Ostryo-Carpinion</i> et <i>Quercion ilicis</i> en Italie	137