

ecologia mediterranea



*Revue internationale
d'écologie méditerranéenne*

*International Journal
of Mediterranean Ecology*

Tome 29
Fascicule 1, 2003
ISSN 0153-8756

ecologia mediterranea

*Revue internationale
d'écologie méditerranéenne*

*International Journal
of Mediterranean Ecology*

Rédacteur en chef • Managing editor

FRÉDÉRIC MÉDAIL

Secrétariat • Secretariat

MICHELLE DOUGNY

Rédacteurs • Editors

LAURENCE AFFRE PHILIP ROCHE
THIERRY DUTOIT THIERRY TATONI
JÉRÔME ORGEAS ERIC VIDAL

Fondateur • Founder

PROFESSEUR PIERRE QUÉZEL

Comité de lecture • Advisory board

ARONSON J., CEFÉ-CNRS, Montpellier	MARGARIS N. S., University of the Aegean, Mytilène, Grèce
BARBERO M., IMEP, Université Aix-Marseille III	OVALLE C., CSI-Quilamapu, INIA, Chili
BEAULIEU J.-L. DE, IMEP, Université Aix-Marseille III	PEDROTTI F., Università degli Studi, Camerino, Italie
BROCK M., University of New England, Armidale, Australie	PLEGUEZUELOS J. M., Université de Grenade, Espagne
CHEYLAN M., EPHE, Montpellier	PONEL P., IMEP, CNRS, Marseille
DEBUSSCHE M., CEFÉ-CNRS, Montpellier	PRODON R., Lab. Arago, Université P. & M. Curie, Paris VI
FADY B., INRA, Avignon	RIDCHARSON D. M., University Cape Town, Afrique du Sud
GRILLAS P., Station biologique Tour du Valat, Arles	SANS F. X., Université de Barcelone, Espagne
GUIOT J., CEREGE-CNRS, Aix-en-Provence	SHMIDA A., Hebrew University of Jérusalem, Israël
HOBBS R. J., CSIRO, Midland, Australie	TROUMBIS A., University of the Aegean Mytilene, Grèce
KREITER S., ENSA-M-INRA, Montpellier	URBINATI C., Agripolis, Legnaro, Italie
LE FLOC'H E., CEFÉ-CNRS, Montpellier	

Ecologia mediterranea

Ecologia Mediterranea

Europôle méditerranéen de l'Arbois, Bâtiment Villemin, B.P. 80

F-13545 Aix-en-Provence, France

Tél. : + 33 04 42 90 84 06 – Fax : + 33 04 91 28 80 51

URL : <http://www.imep-cnrs.com/ecologia/>

Éditions Édisud

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

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

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

© Édisud, 2003, tous droits réservés.

Abonnements • Subscription (contacter Edisud)

Un an : 2 numéros • One year : 2 issues

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

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

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

ISSN 0153-8756

ecologia mediterranea

*Revue internationale
d'écologie méditerranéenne*

*International Journal
of Mediterranean Ecology*

*Ce fascicule a bénéficié du soutien de
la Direction régionale de l'environnement Provence-Alpes-Côte d'Azur
(ministère de l'Écologie et du Développement durable)
et de
l'association pour la diffusion de la pensée française
(ministère des Affaires étrangères)*

Influence of ivy (*Hedera helix* L.) on the growth of downy oak (*Quercus pubescens* s.l.) in the Monte Carcaci Nature Reserve (central-western Sicily)

Influence du lierre (Hedera helix L.) sur la croissance du chêne blanc (Quercus pubescens s.l.) dans la Réserve naturelle de Monte Carcaci (Sicile centro-occidentale)

Giuseppe Garfi¹, Salvina Ficarrotta²

1. CNR-ISAFoM, sezione di Cosenza, via Cavour 6, I-87030 Roges di rende (Cs), Italy
phone +39 984 466036 fax +39 984 466052 email garfi@ieif.cs.cnr.it – Corresponding author
2. Via Palazzo Municipale 76, I-90030 Castronovo di Sicilia (Pa), Italy

5

Abstract

Lianas are commonly considered to be harmful to forest tree species and forest dynamics. They can compete with other ligneous species, with negative influences on forest tree regeneration, growth and/or fecundity. However, few studies also report that the climbing ivy can have a cooperative action, with beneficial effects on hosting trees.

*In the last decades, in an aged coppice in the Monte Carcaci Nature Reserve (central-western Sicily, Italy), a luxuriant development of ivy (*Hedera helix* L.) has been observed, leading to detrimental effects on the hosting downy oaks (*Quercus pubescens* s.l.), which in many cases showed evidences of decline. An investigation focusing on epigeal biomass and tree-ring analysis was carried out in order to contribute at elucidating the nature of interaction between ivy and host oaks. Results suggested that an initial phase of positive influence of ivy on the growth of oaks was followed by a second phase of active competition, with the progressive reduction of host tree vitality. According to that, the continuous monitoring of forest ecosystem evolution is advised in order to better understand the role of lianas in forest dynamics and to define subsequent forest management guidelines.*

Key-words

Aged coppice, competition, dendrochronology, forest dynamics, invasive species, liana.

Résumé

Les lianes sont communément considérées comme des espèces nuisibles aux arbres forestiers et aux processus dynamiques des forêts. En effet, elles peuvent entrer en compétition avec d'autres espèces ligneuses et avoir des influences négatives sur la régénération des arbres, leur croissance voire leur fécondité. Toutefois, quelques études rapportent que le lierre peut avoir aussi une action de coopération avec des effets positifs sur les espèces hôtes.

*Au cours des dernières décennies, dans un taillis âgé dans la Réserve Naturelle de Monte Carcaci (Sicile centro-occidentale, Italie), un fort développement du lierre (*Hedera helix* L.) a été observé au détriment des chênes blancs (*Quercus pubescens* s.l.) hôtes, lesquels montraient parfois des symptômes évidents de dépérissement. Une analyse de la biomasse aérienne et des cernes de croissance a donc été effectuée dans le but de clarifier la nature des interactions entre le lierre et les chênes hôtes. Les résultats ont montré que, après une phase d'influence positive du lierre sur la croissance des chênes, une phase de compétition active s'établit, se matérialisant par la réduction progressive de la vitalité des arbres porteurs. Sur cette base, un suivi de l'évolution forestière serait souhaitable afin de mieux comprendre le rôle des lianes au sein de l'écosystème et de définir les lignes guide les plus appropriés de l'aménagement forestier futur.*

Mots-clés

Taillis âgé, compétition, dendrochronologie, dynamique forestière, espèces surabondantes, liane.

INTRODUCTION

To date little research has been carried out concerning the role of lianas in European forests (cf. Beekman, 1984; Trémolières *et al.*, 1988; Schnitzler, 1995; Nola, 1997; Badre *et al.*, 1998; Trémolières *et al.*, 1998). Although some temperate woody lianas, such as *Hedera helix*, *Lonicera* spp. or *Vitis vinifera*, are recognized to follow exactly the same strategies as the well studied tropical lianas (Oldeman, 1990), specific knowledge about their influence on forest structure and function is nonetheless still fragmentary.

In recent studies, lianas have been found to play a vital role in many aspects of forest processes (Schnitzer & Bongers, 2002). Unlike free-standing plants, their growth strategy depends on the rigid support of other plants. Consequently, lianas are most commonly regarded as having detrimental effects on forest tree species and forest dynamics (Okerman, 2000; Quinn & Best, 2002; Schnitzer & Bongers, 2002), causing physical suppression and/or shading of trees (Whigham, 1984), preventing the establishment of seedlings in forest gaps (Boring *et al.*, 1981; Schnitzer & Bongers, 2002) or reducing the fecundity of host trees (Stevens, 1987). For example, Slezak (1976, in Whigham, 1984) showed that *Lonicera japonica* Thunb. can dominate canopy gaps with the result that some overstorey openings failed to be filled for indefinite periods of time. In particular situations, as in protected areas in USA and Canada, non-native ivy can even become invasive and have deleterious long-term consequences in forest structure and function (Thomas, 1998; Quinn & Best, 2002).

Various authors have hypothesised that lianas compete with canopy and understorey trees for nutrients and water, thereby depressing the growth rate of arboreal plants and affecting overall forest production (Beekman, 1984; Whigham, 1984; Schnitzer & Bongers, 2002). At this regard, however, contrasting opinions can be noticed. While Beekman (1984) found that in the Marckolsheim Forest (Rhine Valley, France) the largest climbing ivy wrapped the weakest trees, Trémolières *et al.* (1988) reported that in the riparian forest of Erstein-Est (Lower Rhine Valley, France) the biggest and most vigorous trees supported quite luxuriant ivy plants. Similarly, the presence of climbing ivy seemed to positively affect the growth of the hosting beeches in the Foresta Umbra (Gargano, Italy) (Nola, 1997).

Large-scale disturbances, especially clearcuttings, can notably influence liana spread and development (Schnitzer & Bongers, 2002). On the one hand, silvicultural activities create gaps which favour their growth; on the other

hand logging, especially in short rotation forest systems, can indirectly control the excessive development of climbing lianas, which are periodically cut away together with timber trees.

Since the 1960s, in many areas of Sicily forest exploitations for fuelwood and charcoal production have been gradually ceasing. In addition, in Sicilian nature parks and reserves, the special protection regime or an improper forest management have strongly limited the ordinary silvicultural practices. This situation involved the arising of vegetation dynamics leading to changes in floristic and structural features of forest stands. In an aged coppice dominated by downy oak (*Quercus pubescens* s.l.) within the Monte Carcaci Nature Reserve, ivy (*Hedera helix* L.) is largely widespread locally and exhibits remarkable individual growth (fig. 1). Oaks with their crown almost completely wrapped by ivy are quite common (fig. 2) and



Figure 1. Trunk of downy oak clung by ivy.



Figure 2. Plants of ivy completely wrapping the host downy oak crowns. Just the top of both host trees (arrows) emerge through the liana foliage.

trees showing clear symptoms of decline, such as shoot withering and progressive crown reduction, can be often found. Accordingly, in such cases ivy can be considered a structural parasite (Stevens, 1987).

In order to better understand the nature of the interactions between this liana and downy oak, an investigation through aboveground biomass and tree-ring analysis was carried out. The main goal was to contribute at improving knowledge about the place and the role of lianas in forest dynamics, thus providing information that could be useful in assessing the future forest management guidelines, above all in protected areas.

METHODS

Study site

The study site is located in the Sicani Mts (37°43'N, 13°31'E), central-western Sicily, Italy (fig. 3). It is included in the Monte Carcaci Nature Reserve, which was established in 1997. The landscape is hilly-mountainous, with a mean elevation of about 700 m a.s.l. The soils are predominantly Calcic brown soils, Vertic brown soils and Rock outcrop (Fierotti, 1988), lying on limestones and clays substrata. According to Brullo *et al.* (1996), the cli-

mate is meso-Mediterranean sub-humid, with yearly rainfalls of about 720 mm and mean annual temperature of 13.5 °C.

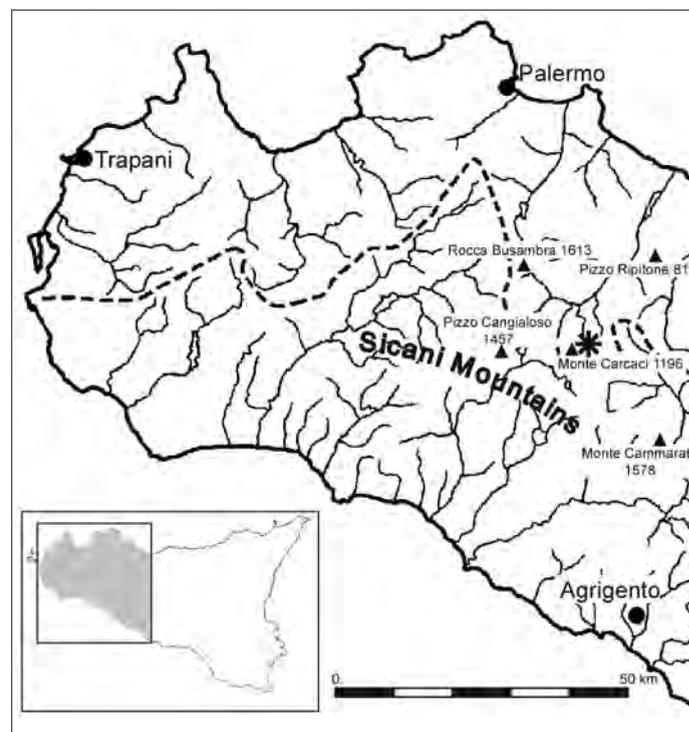


Figure 3. Localisation of the study site (★ Monte Carcaci Nature Reserve).

The investigated stands are aged coppices, unexploited for at least 35–40 years. They are composed mainly by *Quercus pubescens* s.l., with subordinate *Quercus ilex* L., *Acer campestre* L., *Fraxinus ornus* L. and *Sorbus torminalis* (L.) Crantz; the understorey is dominated by *Crataegus oxyacantha* L. and *Pyrus amygdaliformis* Vill., whereas *Hedera helix* L. and *Smilax aspera* L. are the most common vines. Except for wildfires protection, no active management is presently practised in the entire area.

Sampling and measurements

In order to assess the general biometric features of the investigated stands, after a preliminary survey two couples of circular, 10-meter-radius (314 m²) sample plots were chosen. They were selected for their respective proximity and comparability in terms of overall site conditions (i.e. altitude, slope, exposition), dominant tree species and age. The two couples only differed in the degree of ivy invasion: in the first couple (QP1), most of the downy oak trees supported ivy plants, whereas in the second (QP0) almost all trees were ivy-free. In each plot, diameter at breast height (Dbh) and height (H) were measured for stems larger than 5 cm Dbh; furthermore, the degree of ivy invasion was noted after visual appreciation, according to the following criteria: 1. no invasion: the whole stem was free of climbing lianas; 2. weak invasion: the height of ivy sprouts was below the lower quarter of the trunk of the hosting tree; 3. moderate invasion: only the upper quarter of the hosting tree was free of lianas; 4. strong invasion: the crown of the hosting tree was almost completely wrapped by ivy.

In each plot, five dominant trees (old standards) were cut in November 2000, when leaves in the crown were still green. In QP1 trees were selected among those affected by degree 4 of ivy invasion and the supported climbing ivies were also cut. In case of multi-stemmed ivies, the largest stem was considered for further analysis. Three data sets of ten plants each were obtained from i) non-host oaks, ii) host oaks and iii) ivy. Separated weight of woody parts (trunk and main branches) and foliage (branches with proximal diameter less than 3 cm) of the three sets of samples was determined in the field. Afterwards, in all oak and ivy plants, stem disks were taken at 1-meter intervals along the whole length of the bole and, after classic preparation in the laboratory, a stem analysis (Rondeux, 1993) was carried out. According to dendrochronological approaches, careful visual crossdating was necessary before ring width measurement, especially for ivy. This was done first within all the sections of the

same bole, after among all the trees of the same population. Tree-rings were then measured at 1/100 mm precision and statistic crossdating was performed through the program COFECHA (package DPL) (Holmes, 1999).

Individual tree-ring chronologies were built according to the method of the « moving average of ring width among 4 contiguous sections », from the top to the base of the trunk (Kolishchuk, 1990). This approach allowed a closer representation of the whole radial growth of each tree bole. Moreover, in conjunction with intra-individual crossdating, it was quite crucial to establish individual tree-ring chronologies for ivy, as in this species ring width measurement at the basal section was sometimes problematic owing to difficulties in detecting tree-ring boundaries (Nola, 1997). Notwithstanding that, one plant of ivy had to be discarded because of bad synchronisation. Hence, the three master chronologies resulted from the average of ten and nine individual curves, for oak populations and ivy, respectively. In order to reduce the influence of stem geometry on diameter growth further analyses were performed on chronologies after conversion of ring width into surfaces, whereas to better visualise medium-term growth fluctuations a smoothing through a 10-year-window filtering was accomplished. These tasks were achieved by the programs FISURF and CALFIT (package 3PBASE) (Guiot & Goeur, 1997). Finally, height growth curves were built for the two populations of trees and the population of ivy.

RESULTS

Stand features and biomass data

Some differences in structural features were found between the two stands. Tree density was greater in QP0 (table 1), with the number of total oak stumps being 43.7 % higher than in QP1 (47.5 % more, in terms of shoot number). Conversely, mean Dbh and H values were larger in QP1; t-test for large samples showed that the differences of means were statistically significant ($P < 0.001$). In spite of that, in the case of the two sample sets of oak tree Dbh and H values were quite comparable (differences not significant for t-test on small samples) (table 1).

Ivy distribution and invasion was very different. In QP0, 81.6 % of trees showed no ivy invasion, whereas in QP1 only 9.3 % were ivy-free and 45.7 % had degree 4 (strong) of invasion (table 2). In addition, especially in QP1, increasing degree of ivy invasion was found with higher Dbh values of host oaks.

		QP1 host stand	QP0 non-host stand	ivy	t-values
Investigated stands	<i>multi-stemmed stumps (n ha⁻¹)</i>	621	939	–	
	<i>single-stemmed stumps (n ha⁻¹)</i>	1019	1417	–	
	<i>total stumps (n ha⁻¹)</i>	1640	2356	–	
	<i>total shoots (n ha⁻¹)</i>	2580	3806	–	
	<i>mean Dbh (cm)</i>	14.3 (± 5.7)	12.3 (± 4.4)	–	3.987***
	<i>mean height (m)</i>	10.7 (± 2.0)	9.4 (± 2.4)	–	4.456***
Sampled trees	<i>mean Dbh (cm)</i>	18.3 (± 2.6)	18.2 (± 3.4)	5.9 (± 2.4)	0.095ns
	<i>mean height (m)</i>	10.5 (± 0.7)	10.8 (± 0.7)	9.2 (± 0.7)	1.041ns
	<i>mean woody biomass (kg)</i>	147.1 (± 45.2)	160.1 (± 52.9)	58.9 (± 15.5)	0.560ns
	<i>mean foliage biomass (kg)</i>	24.6 ± (15.5)	33.9 (± 13.2)	56.6 (± 23.3)	1.368ns

Table 1. Main features of the investigated stands and of the sample sets of trees (in brackets ± 1 standard deviation).
t-values refers to difference of means between QP0 and QP1 (ns = not significant, *** P < 0.001).

<i>degree of invasion</i>	QP1 host stand		QP0 non-host stand	
	<i>frequency</i>	<i>Dbh (cm)</i>	<i>frequency</i>	<i>Dbh (cm)</i>
1. no-invasion	15 (9.3 %)	9.6 ± 4.1	195 (81.6 %)	11.7 ± 4.2
2. weak	40 (24.7 %)	10.9 ± 4.2	42 (17.6 %)	14.8 ± 4.1
3. moderate	33 (20.4 %)	13.6 ± 4.1	2 (0.8 %)	14.4 ± 6.6
4. strong	74 (45.6 %)	17.4 ± 5.6	0 (0.0 %)	–
total	162 (100 %)	–	239 (100 %)	–

Table 2. Frequency of trees and the respective Dbh variation according to the degree of ivy invasion in the investigated sample plots.
Values of Dbh are means ± 1 standard deviation (frequency % is given in brackets).

	host trees	non-host trees	ivy
Period	1943-2000	1943-2000	1954-2000
Years	58	58	47
Age of the youngest tree	50	54	36
Number of trees	10	10	9
Mean width (1/100 mm)	165	166	86
Standard deviation	82	88	25
Variation coefficient	0.50	0.53	0.29
Mean sensitivity	0.19	0.17	0.19
Crossdating coefficient	0.77	0.73	0.76
Auto-correlation	0.86	0.88	0.68

Table 3. Main features of ring width series of host trees, non-host trees and ivy.

The mean and the individual overall epigeal biomass (table 1, fig. 4) of host trees was usually lower with respect of non-host trees, although differences were not statistically significant. It must nonetheless be highlighted that in ivy, while woody part weight was less than that of both oak populations, the opposite was consistently observed in the case of foliage. Indeed, in some cases ivy foliage biomass even exceeded by seven-fold that of the corresponding host tree (fig. 4b).

Growth data

The main features of the three chronologies are reported in table 3. Some principle findings were: i) the oldest ivy took a climbing habit in 1954, i.e. 11 years after the coppicing event that issued the sampled populations of oaks, whereas the youngest ivy began climbing in 1965 (22 years later); ii) in both oak populations, standard deviation and the variation coefficient of ring widths were greater than that of ivy; iii) mean sensitivity and the cross-dating coefficient were relatively small in all chronologies; iv) auto-correlation was high in oak but rather low in ivy.

The two chronologies of host and non-host populations showed good agreement, whereas some differences were observed between oak and ivy. In both oak populations, fluctuations in tree-ring and height curves could be observed (fig. 5a,b). In tree-ring curves, periodical oscillations were quite conspicuous and associated with different periods of growth rate between the two populations. Based on trends in growth rates between the two oak chronologies, four peculiar phases – A, B, C and D – could be detected:

— phase A, corresponding to the juvenile stage of trees, ended in the late 1950s; growth was faster in non-host trees, with differences of means which were statistically significant in years 1949 ($P < 0.05$) and 1950 ($P < 0.1$); in the second half of this time span ivy changed its growth habit into a climber;

— phase B lasted until the end of the 1970s; a suppression and a following release characterized either radial or height growth of both oak populations but not of ivy, which even exhibited the faster height growth rate in its whole life cycle; tree-ring growth rate became higher in host oaks and was significantly different than that of non-host oaks in 1967 ($P < 0.05$), 1968 ($P < 0.05$) and 1969 ($P < 0.1$);

— phase C was characterised by a new decrease in the width of oak rings until the beginning of the 1990s; the growth rate of host and non-host trees was almost equivalent;

— phase D corresponded to a further improvement in oak growth, but the growth rate was higher in the non-host population, with significant difference in 1995 ($P < 0.1$), 1999 ($P < 0.05$) and 2000 ($P < 0.1$); inter-annual variations in ivy radial growth became quite similar to those observed in the two populations of oaks.

DISCUSSION

Ivy distribution and abundance

Although this research focused on the role of ivy in forest ecosystems, the notably varied distribution of this liana on both the forest floor and the canopy of the study area calls for some remarks that could be helpful to better understand ivy behaviour.

The cause for the difference in ivy abundance and development between QP1 and QP0 were not directly investigated, but certain diversities between the sites and the stand features are noteworthy for some observations. For example, in QP1 deeper and moister soils probably create more favourable conditions for ivy growth, since this liana suffers root asphyxia but thrives optimally on calcareous, eutrophic and damp soils (Beekman, 1984; Trémolières *et al.*, 1988; Schnitzler, 1995). This is also consistent with the results of Thomas (1998), who found that variability in microtopographical conditions could have an important role in influencing ivy spreading. The higher stand thickness in QP0 must be taken into account as well. This feature, coupled to differences in soil quality between the two plots, most likely explains the smaller average size of trees in QP0. In addition, though the light conditions in the forest floor are comparable immediately following coppicing no matter the stump density, unlike other European lianas (e.g. *Clematis* spp. or *Smilax*) the ivy climbing growth needs a solid and continuous support (Beekman, 1984). In fact, as cited before, the climbing form of the sampled plants began 11 to 22 years after the coppicing of the supporting oak trees. As will be discussed later, once the coppice grew until the shoots achieved a suitable size, light levels in QP0 stand undergrowth probably did not meet ivy requirements (Schnitzler, 1995; Trémolières *et al.*, 1998), with the result that within this stand the liana retained in most instances the creeping form. Finally, the proximity to roads and trails, as is the case of QP1, could play a further role in favouring ivy proliferation. According to Kennard (1998) and Quinn & Best (2002), the invasiveness of ivy and

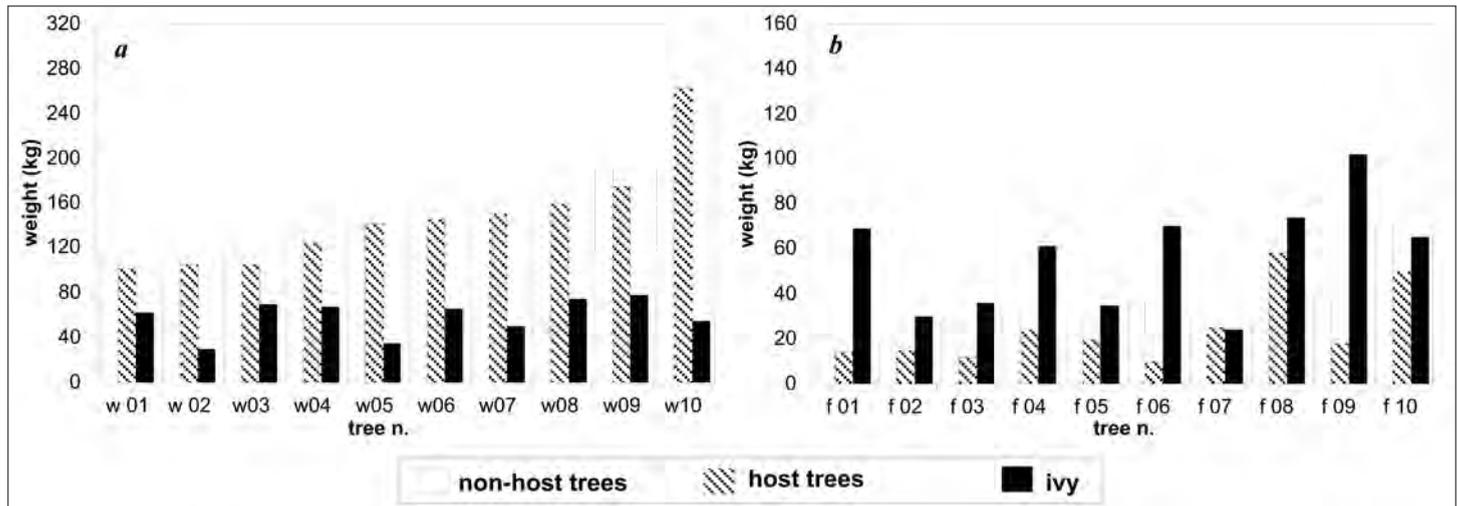


Figure 4. Biomass of woody parts (a) and foliage (b) of the sampled trees.

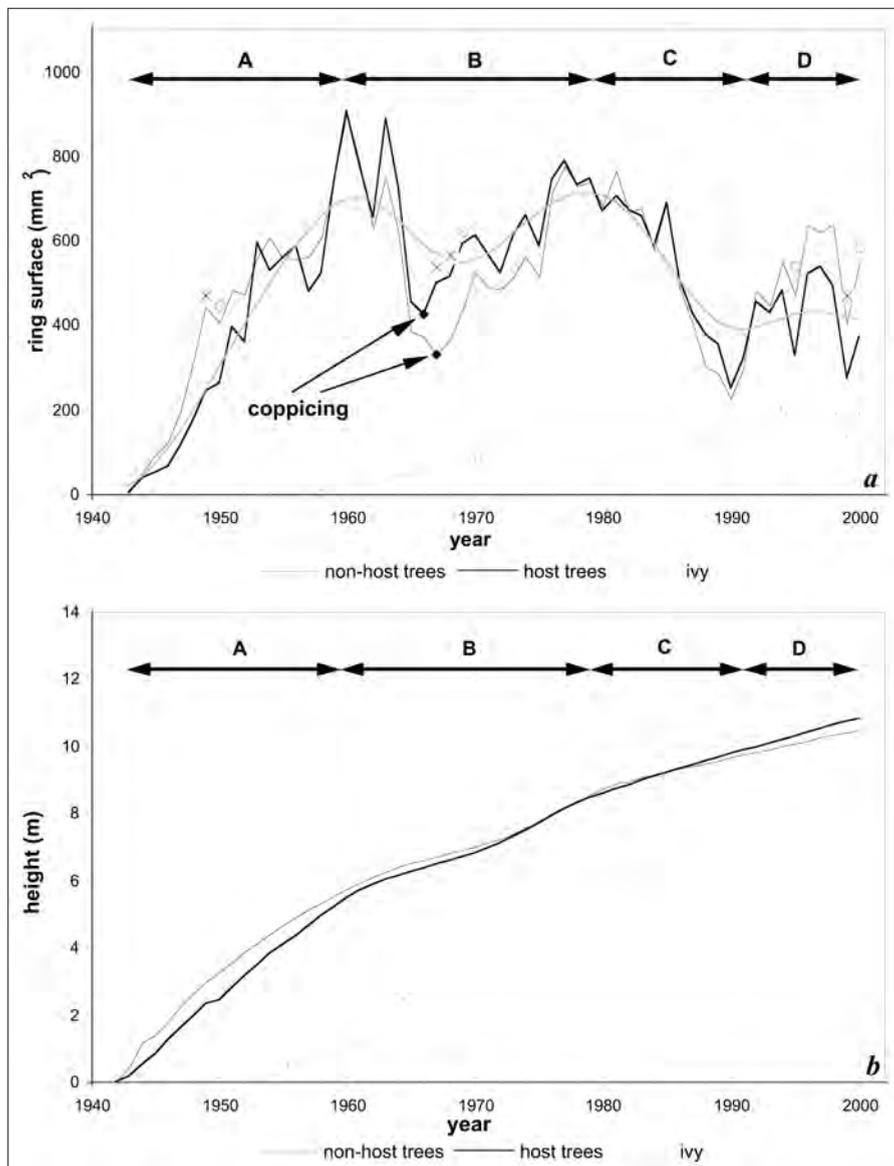


Figure 5. Master tree ring chronologies (a) and height growth variation through time (b) of the investigated populations. In (a) symbols above curves indicate statistical significance for difference of means between oak chronologies: ★ $P < 0.05$, m $P < 0.1$

other liana species could be promoted in disturbed sites (e.g. road border strips or logged areas), owing to their remarkable ability to repair damages and the tremendous capacity to resprout after mechanical injury (Oldeman, 1990). Moreover, as there is more light reaching the forest floor in these zones, ivy might be able to grow at a faster rate and thus cover larger areas than in the lower layers of the forest.

Dendrochronological features

Preliminary evaluation of ring data quality allows some observations. The rather low mean sensitivity and cross-dating coefficients, combined with high and moderate auto-correlation for oak populations and ivy, respectively, made these species not quite suitable for dendroclimatology investigations. Moreover, especially for oak, a variability in individual behaviour was found as reflected by high standard deviation and coefficient of variation values.

Relative differences in synchronisation between the two species can reveal a certain diversity in ecological requirements, though human disturbances (e.g. coppicing) might have had a major role in determining ring width variability (Fritts, 1976). In fact, a better match between the arboreal and liana species curves was observed from the end of the 1970s, when coppicing had definitively ceased. Consistently, in the case of oak, fluctuations in the radial and height growth centred around the second half of the 1960s (fig. 5), can probably be attributed to a coppicing event. On the contrary, decrease in ring width, which began in the second half of the 1980s, is not to be ascribed to coppicing, but most likely could reflect regional-scale climate factors, as similar trends were also detected in downy oak and hackberry (*Celtis australis* L.) populations from south-eastern Sicily (Garfi, 2000).

An additional factor that could have contributed to improve the agreement between ivy and oak curves in phase D could be the liana position in the forest structure. Ivy has a very particular life cycle involving two distinct growth forms: creeping chamephyte and climbing phanerophyte. In the creeping, juvenile phase, ivy is well adapted to the low light levels of the forest floor and, being sterile, spreads vegetatively. Ivy maintain this creeping state in the undergrowth of the forest, until a gap in the canopy promotes differentiation into a very fast-growing, woody stem. Anchored by adventitious roots, many individuals of ivy begin to climb up the closest trunks (Trémolières *et al.*, 1988; Oldeman, 1990; Schnitzler, 1995). From that time forward it starts the phanerophyte, adult, fertile phase, which demands higher light levels. In the present study, during phase D, being largely devel-

ped at the top of the canopy, ivy was exposed to direct climatic variations, whereas in the forest floor these conditions were more tempered. This fact could imply that the radial growth patterns of the ivy would tend to match that of the host oak.

Ivy-oak interactions

Several facts implicate an important influence of ivy on the oak trees at Monte Carcaci. Evidence was undoubtedly revealed by the smaller foliage biomass of host oaks compared to non-host oaks. The difference was not statistically significant, but its meaning can not be disregarded, especially when we consider the remarkable luxuriance of the liana foliage compared to the respective host trees. This would lead to notable suppression of oak sprouts which, suffering for light competition, would consequently be affected in either overall growth or fructification (Stevens, 1987; Schnitzer & Bongers, 2002).

However, the actual action of the liana on host tree-ring growth appears more complex. In both QP1 and QP0 we observed that the degree of ivy invasion usually increased according to the increasing Dbh of host trees (table 2) and this could account for the minimum host size which is required for the liana to climb (Beekman, 1984). Hence the smaller lianas could be just those who begun to climb later, when a suitable size support was available. However, ivy could actually have a beneficial effect on host tree growth depending on the amount of litter that the larger plants can produce. Trémolières *et al.* (1988) and Badre *et al.* (1998) reported that in the alluvial hardwood Rhine forest the litter of the ivy phanerophyte form plays an important role in nutrient turn-over, which in contrast to the chamephyte form decomposes rapidly in late spring, enriching the substrate nutrient content when the other forest tree species are in full growth. Likewise, being lacking of tannins, common microbiological inhibitors, ivy litter also promotes the release from the overall litter of mineral nutrients and water-soluble organic compounds. Nola (1997), based on the results of a research on ivy-beech interactions, agreed with the assumption of a localised fertilising role of ivy litter. As discussed below, the detailed analysis of tree-ring series seemed to some extent to corroborate this.

The periodical changes in ring growth rate between host and non-host trees probably reflect the influence of liana; significant t-values for ring width differences, obtained for several years, support such a statement. Actually, the faster growth of host trees from the end of the 1950s to the late 1970s (phase B) just occurred some years after

the start of the liana climbing form (see fig. 5a). This is consistent with hypotheses that ivy litter improves soil fertility (Trémolières *et al.*, 1988; Badre *et al.*, 1998). In our study, however, such an effect did not appear to be permanent. As reported above, after a period of comparable growth rate (fig. 5a, phase C), the growth of non-host trees became faster than that of host trees (fig. 5a, phase D). This prompts the idea that, after an initial cooperative phase, an increasing competition by ivy to the detriment of host oaks finally arose.

This suggestion agrees with the general belief that lianas have deleterious effects on forest tree species through direct physical suppression by shading or root antagonism (Schnitzer & Bongers, 2002). It must be pointed out, however, that the explicit mechanisms by which lianas affect trees are rather unclear. Very little is presently known about the relative contributions of above- and below-ground competition between lianas and their hosts (Schnitzer & Bongers, 2002). Only a few studies (e.g. Whigham, 1984; Dillenburg *et al.*, 1993) assert that the predominant effect of above-ground competition can be only apparent, while below-ground competition plays a much greater role. In particular, antagonism for soil nitrogen, rather than above-ground competition for light can be responsible for the drastically reduced growth rates of trees. Competition for soil water remains a matter of controversial opinions (Schnitzer & Bongers, 2002). However, when ivy reaches the canopy, its transpiration rate probably increases, implying greater water requirements than during the sterile understorey form which grows in shaded conditions and in a more tempered microclimate. Nevertheless, our data concerning the relationships between ivy and oak crown development indicate that an additional and significant competition for light is established by the climbing liana.

In conclusion, it can be assumed that, after a cooperative phase, the subsequent development of ivy involves light and/or root competition to the detriment of host trees, whose survival in the most severe cases can even be threatened. According to these results, changes in the traditional use of resources in the Monte Carcaci Nature Reserve have given rise to new situations that must be accurately considered in the future forest management, especially in protected areas. The definition of control measures is nonetheless quite problematic. Undoubtedly, it would be quite simplistic to consider the current ivy diffusion at Monte Carcaci as a menace for forest ecosystem equilibrium. Moreover, cursory removal by cutting away ivy may be inappropriate since, once establi-

shed, woody lianas are extremely resistant to eradication due to the strong capacity for reiteration (Oldeman, 1990). Nevertheless, experimentations involving ivy suppression on highly invaded trees could be carried out with the aims of observing the liana re-growth patterns as well as to investigate the consequences of suppression on possible subsequent growth release of the host oaks. A continuous monitoring of forest dynamics should indeed be necessary to better understand the place and the role of lianas in both forest dynamics and biodiversity, so to optimise intervention procedures within the future forest management.

ACKNOWLEDGEMENTS

We are grateful to the General Direction of the Forest Property Administration of the Sicilian Region (AFDRS), and in particular to Dr. Luciano Saporito, for allowing this research to be conducted. Appreciation is due to the Forest Administration woodcutters for their assistance in collecting sample data and material in the field. We are also indebted to Dr. Vittorio Garfi, Dr. Salvo Pasta and to an anonymous referee for their useful comments on earlier versions of the manuscript.

References

- BADRE B., NOBELIS P. & TRÉMOLIÈRES M., 1998. Quantitative study and modelling of the litter decomposition in a European alluvial forest. Is there an influence of overstorey tree species on the decomposition of ivy litter (*Hedera helix* L.)? *Acta Oecol.*, 19: 491-500.
- BEEKMAN F., 1984. La dynamique d'une forêt alluviale rhénane et le rôle des lianes. *Colloques phytosociol.*, IX, Les forêts alluviales, Strasbourg, 1980 : 475-501.
- BORING L.R., MONK C.D. & SWANK W.T., 1981. Early vegetation of a clear-cut southern Appalachian forest. *Ecology*, 62: 1244-1253.
- BRULLO S., SCELSI F., SIRAGUSA G. & SPAMPINATO G., 1996. Caratteristiche bioclimatiche della Sicilia. *Giorn. Bot. Ital.*, 130: 177-185.
- DILLENBURG L.R., WHIGHAM D.F., TERAMURA A.H. & FORSETH I.N., 1993. Effects of vine competition on availability of light, water, and nitrogen to a tree host (*Liquidambar styraciflua*). *Am. J. Bot.*, 80: 244-252.
- FIEROTTI G., 1988. Carta dei suoli della Sicilia – scala 1:250 000. Regione Siciliana, Assessorato Territorio e Ambiente, Palermo.

- FRITTS H.C., 1976. *Tree rings and climate*. Academic Press, New York, 357 p.
- GARFÌ G., 2000. Climatic signal in tree ring of *Quercus pubescens* s.l. and *Celtis australis* L. from South-eastern Sicily. *Dendrochronologia*, 18: 41-51.
- GUIOT J. & GOEURY C., 1997. 3PBASE, a software for statistical analysis of paleoecological and paleoclimatological data. *Dendrochronologia*, 14: 1-5.
(see also: <http://www.imep-cnrs.com/pages/3pbases.htm>. Accessed 13 November 2001).
- HOLMES R.L., 1999. Program COFECHA (Crossdating and measurement quality control) – Dendrochronology Program Library. Laboratory of Tree-Ring Research, University of Arizona, Tucson, Arizona, USA.
<http://www.ltrr.arizona.edu/software.html>. Accessed 21 November 2001.
- KENNARD D.K., 1998. Biomechanical properties of tree saplings and free-standing lianas as indicators of susceptibility to logging damage. *Forest Ecol. Manag.* 102: 179-191.
- KOLISHCHUK V.G., 1990. Dendroclimatological study of prostrate woody plants. In: Cook E.R. & Kariutskis L.A. (eds.), *Methods of dendrochronology – Application to the environmental sciences*. Kluwer Acad. Publ., Dordrecht: 51-55.
- NOLA P., 1997. Interactions between *Fagus sylvatica* L. and *Hedera helix* L.: a dendrochronological approach. *Dendrochronologia*, 15: 23-37.
- OKERMAN A., 2000. Combating the “Ivy Desert”: The invasion of *Hedera helix* (English ivy) in the Pacific Northwest United States. *Restoration and Reclamation Rev.*, 6 : Invasive Species & Ecosystem Restoration, 9 p.
<http://www.hort.agri.umn.edu/h5015/00papers/okerman.htm>. Accessed 15 January 2003.
- OLDEMAN R.A.A., 1990. *Forests: Elements of Silvology*. Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg-New York. 624 p.
- QUINN H. & BEST R., 2002. English ivy in Stanley Park: effects of the invasion and implications for management. Environmental Sciences UBC. 133 p.
http://www.science.ubc.ca/envsc/quinn_et_al.pdf. Accessed 14 January 2003.
- RONDEUX J., 1993. *La mesure des arbres et des peuplements forestiers*. Les Presses Agronomiques de Gembloux, Gembloux. 521 p.
- SCHNITZLER A., 1995. Community ecology of arboreal lianas in gallery forests of the Rhine valley, France. *Acta Oecol.*, 16: 219-236.
- SCHNITZER S.A. & BONGERS F., 2002. The ecology of lianas and their role in forests. *Trends Ecol. Evol.*, 17: 223-230.
- STEVENS G.C., 1987. Lianas as structural parasites: the *Bursera simaruba* exemple. *Ecology*, 68: 77-81.
- THOMAS JR. L.K., 1998. Topographic alterations, forest structure and invasion by English ivy (*Hedera helix* L.) in the rock Creek Floodplain, Washington, D.C. *Nat. Area J.*, 18: 164-168.
- TRÉMOLIÈRES M., CARBIENER R., EXINGER A.M. & TURLOT J.C., 1988. Un exemple d'interaction non compétitive entre espèces ligneuses : le cas du lierre arborescent (*Hedera helix* L.) dans la forêt alluviale. *Acta Oecol./Oecol. Plant.*, 9 : 187-209.
- TRÉMOLIÈRES M., SANCHEZ-PÉREZ J.M., SCHNITZLER A. & SCHMITT D., 1998. Impact of river management history on the community structure, species composition and nutrient status in the Rhine alluvial hardwood forest. *Plant Ecol.*, 135: 59-78.
- WHIGHAM D., 1984. The influence of vines on the growth of *Liquidambar styraciflua* L. (sweetgum). *Can. J. For. Res.*, 14: 37-39.

Phenology and growth of *Quercus ilex* L. in different environmental conditions in Sicily (Italy)

Phénologie et croissance du chêne vert (Quercus ilex L.) sous différentes conditions environnementales en Sicile (Italie)

Tommaso La Mantia¹, Sebastiano Cullotta & Giuseppe Garfi

1. Corresponding author. Dipartimento di Colture Arboree, Università degli Studi di Palermo, Viale delle Scienze 11, 90128 Palermo, Italy
tel +39 091 423398, fax +39 091 6521098, email agrofor@unipa.it

Summary

Phenology and growth of Quercus ilex L. in four different sites in Sicily were analysed over a period of two years, with the aims to contribute at the knowledge of ecology and adaptive plasticity of this species. The following aspects were considered: i) sprouting, ii) flowering, iii) fruiting, iv) shoot growth, v) leaf longevity, vi) leaf area. The results showed a variability among the four investigated sites. A precocity for most of the phenological phases, a higher growth and a polycyclic growth were observed only at Mt Pellegrino, the most "oceanic" and hottest site among the investigated ones. Indeed, such features are likely further enhanced by the climatic peculiarities of that site, such as the high atmospheric moisture and the mild autumn. According to our data, Quercus ilex globally exhibits a notable adaptive ability to different environments. In the same time, its response at Mt Pellegrino is consistent with the assumption that this species originated in a tropical-type climate.

Key-words

Ecophysiology, leaf lifespan, leaf area, phenological variability, polycyclic growth, shoot elongation.

Résumé

Pendant deux ans, la phénologie et la croissance du chêne vert (Quercus ilex L.) ont été étudiées dans quatre localités de Sicile, dans le but de contribuer à la connaissance de l'écologie et de la plasticité adaptative de cette espèce. Les aspects suivants ont été considérés : le débournement, la floraison, la fructification, la croissance des pousses, le turn-over des feuilles, et la surface foliaire. Les résultats ont montré une certaine variabilité des réponses parmi les quatre populations étudiées. Une précocité pour la plupart des phases phénologiques, un taux de croissance plus marqué et une croissance polycyclique ont été observés seulement au Mt. Pellegrino, site le plus "océanique" et le plus chaud parmi ceux étudiés. En outre, ces caractères sont vraisemblablement encore plus prononcés en raison d'autres particularités climatiques de ce site, telles que l'humidité atmosphérique très élevée et les automnes doux. D'après nos résultats, le chêne vert montre une capacité adaptative notable face à des environnements très différents. La réponse du chêne vert dans la population du Mt. Pellegrino est assez cohérente avec l'hypothèse d'une origine de l'espèce au sein d'un climat de type tropical.

Mots-clés

Ecophysiology, turn-over foliaire, surface foliaire, variabilité phénologique, variabilité, croissance polycyclique, croissance des pousses.

INTRODUCTION

The adaptation of plants to different microclimatic conditions is expressed by their phenological behaviour that controls shoot growth, flowering, fruiting, leafing, leaf shedding (Chabot & Hicks, 1982; Kikuzawa, 1989). Hence, the study of these features may be an important key to understand the response of plant species to different environmental conditions (Leith, 1974; Kikuzawa, 1995).

Within the sclerophyllous plant communities widespread in the western Mediterranean Basin, holm oak (*Quercus ilex* L.) plays a major role in the vegetation structure and species diversity (e.g. Barbero *et al.*, 1992; Romane & Terradas, 1992; Rodà *et al.*, 1997). The ecological optimum of holm oak lies in the plant communities referred to the Quercetalia ilicis, but it often penetrates in the broad-leaved forests (Querco-Fagetea) at the upper limits, and in the sclerophyllous matorrals (Pistacio-Rhamnetalia) at the lower ones (Barbero *et al.*, 1992; Pasta *et al.*, 2000; La Mantia *et al.*, 2000).

Environmental conditions are very unpredictable in Mediterranean-type ecosystems, especially due to water availability that limit functional activities in individual species, populations or communities (Mooney & Dunn, 1970; Aschmann, 1973). Several aspects of the ecology of holm oak show that this species is well adapted to the Mediterranean climate. A close relationship has been pointed out between the present climatic conditions and phenological and growth features (Gratani *et al.*, 1989; Gratani & Crescente, 1997). However, some physiological aspects, especially concerning reproduction, suggest a tropical atavism (Bernetti, 1995). In fact, holm oak spread in the Mediterranean Region when a tropical-type climate dominated in that area. Indeed, according to some studies, its adaptation to the typical Mediterranean climate can be related to a xero-resistance strategy, rather than to a true xerophilism (Gambi, 1986).

It is likely that this species can show different adaptive behaviours to various microclimatic conditions (Crescente *et al.*, 2002), depending on genetic variability that in Sicily seems to be very high (Michaud *et al.*, 1992; La Mantia, 1999). In the present paper, some phenological aspects of *Quercus ilex* were investigated in four different sites in Sicily. The aim was at contributing to the knowledge of the adaptive plasticity of this species to different environmental conditions through its phenological responses, in terms of flowering timing, leaf lifespan and seasonal leaf area variation.

MATERIALS AND METHODS

Study sites

The investigated sites, namely Mt Pellegrino (Palermo), Mt Carcaci (Sicani Mts), Piano Zucchi (Madonie Mts) and Mt Maletto (Etna), lie in four different mountain massifs, respectively located from West to East, in the northern part of Sicily (fig. 1). Table 1 reports the main geographic and environmental features of the four study sites.

The stands are usually located above 1 100 m a.s.l., except Mt Pellegrino which is about 115 m a.s.l. and is the closest one to the seaside. Climate is typically Mediterranean; following the site, precipitation ranges from about 600 mm to over 1 000 mm/year and mean annual temperature never drops below 9 °C not raises above 19 °C (Regione Siciliana, 1998). According to Rivaz-Martinez (1991), bioclimate is thermo-Mediterranean to supra-Mediterranean. Any-way, it must be added that at Mt Pellegrino, the humid sea streams notably contribute to the total water availability. Geological substratum varies from limestones to volcanites, whereas lithosols and rock outcrop are rather frequent in the soils of all sites.

Vegetation is usually dominated by *Quercus ilex*, which is associated with different species, according to altitudinal vegetation belts (Cullotta, 2003). In coastal and basal belts, characterized by a thermo-Mediterranean bioclimate, the dominant physiognomy type is the maquis, mainly composed by the following woody species: *Quercus coccifera*, *Quercus pubescens*, *Quercus suber*, *Pistacia lentiscus*, *Olea europaea* subsp. *europaea*, *Erica arborea*, *Pyrus amygdaliformis*, *Fraxinus ornus*, *Spartium junceum*, *Prunus* spp., etc. Lauriphilous elements, such as *Viburnum tinus*, are also found at Mt Pellegrino. In more mesophilic conditions with a meso-Mediterranean bioclimate, in submountain and mountain belt, *Quercus ilex* constitutes forest stands mixed with *Quercus pubescens*, *Quercus cerris*, *Acer campestre*, *Sorbus torminalis*, *Fraxinus ornus*, *Castanea sativa*, *Pyrus amygdaliformis*, *Crataegus monogyna*, *Rubus* ssp. and *Prunus* spp. All stands are currently represented by aged coppices that until few decades ago were regularly exploited for fuelwood and charcoal production.

In each study site, a sample area about 5000 m² large was chosen and phenological observations were recorded from February 1988 to October 1999 in three selected trees per area.

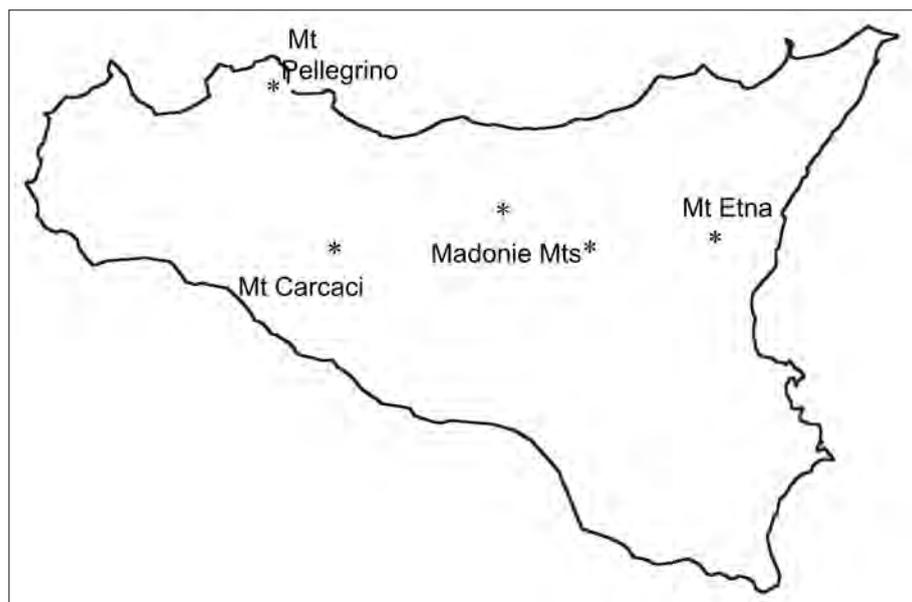


Figure 1. Localisation of the study sites:
 A = Mt Pellegrino;
 B = Mt Carcaci;
 C = Piano Zucchi, Madonie Mts;
 D = Mt Maletto, Etna.

FEATURES		Mt Pellegrino (Palermo-Pa)	Mt Maletto (Mt Etna Maletto-Ct)	Piano Zucchi- Madonie Mts (Isnello-Pa)	Mt Carcaci (Castronovo di Sicilia-Pa)
Geographic position		38°09'35" N 00°54'50" E	37°48'43" N 02°28'00" E	37°54'10" N 01°33'10" E	37°43'20" N 01°3'10" E
Elevation (m a.s.l.)		115	1119	1160	1137
Aspect		E-N/E	N-N/W	W-N/W	S
Distance from the sea (km)		0,6	28	13	35
Mean annual precipitation (mm)		700-800	800-900	1000-1200	800-900
Mean annual temperature (°C)		18-19	12-13	9-10	13-14
Mean max T (°C) of hottest month		30-32	24-26	22-24	25-27
Mean min T (°C) of coldest month		8-10	0-2	4-2	2-4
Annual amplitude (°C)		14-15	18-19	20-21	18-19
Climatic Index	Potential evapotranspiration (mm)	800-900	700-800	500-600	700-800
	Emberger	Sub-humid	Humid	Humid	Humid
	Rivas-Martinez	Thermo-mediterranean sub-humid inferior	Meso-mediterranean sub-humid superior	Supra- mediterranean humid-inferior	Meso-mediterranean sub-humid inferior
Soils (Fao-Unesco) (Fierotti <i>et al.</i> , 1988)		Lithosols Rock outcrop Chromic luvisols	Rock outcrop Lithosols	Lithosols Rock outcrop Eutric cambisols	Lithosols Rock outcrop Eutric regosols
Vegetation (syntaxa)		<i>Rhamno alaterni-Quercetum ilicis</i> , subass. <i>pistacetosum therebinti</i> and <i>viburnetosum tini</i> (Gianguzzi <i>et al.</i> , 1993)	<i>Teucrio siculi- Quercetum ilicis</i> (Poli <i>et al.</i> , 1981)	<i>Aceri campestris- Quercetum ilicis</i> (Brullo, 1983)	<i>Quercion ilicis</i> (mixed <i>Oleo sylvestris- Quercetum virgilianae</i> and <i>Fraxinus orn- Quercetum ilicis</i>) (Gianguzzi <i>et al.</i> , 1995)

Table 1. Geographic, abiotic, biotic and environmental features of the study sites.

Phenology and growth features

Phenology was investigated according to the method of Castro-Diez and Montserra-Martí (1998) and Orshan (1983) (modified). Observations on flowering (FI), shoot elongation (SE), acorn ripening (AR), seed dispersal (SD) and leaf shedding (LS) were carried out on 12 trees, every two weeks. Each phenological phase was considered active when it was observed at least in 5 % of the entire crown of each plant and in 20 % of each studied plant community.

Preliminary observations allowed us to state that the middle external portion of the crown might be considered representative of the entire crown behaviour (Fioravanti, 1998). In each sample area, three plants representative of each population were sampled (table 2) and one branch in each cardinal point was chosen. Therefore, monthly measurement of length and diameter growth were carried out on five sprouts of each branch.

At the end of 1999, the total shoot elongation of the previous two years was measured on 12 plants per site, in the aim to validate data concerning growth processes of the sampled trees.

Leaf expansion process and leaf longevity were also investigated. As for shoot growth, leaves from the middle external portion of the crown were considered representative of the entire crown (Leonardi *et al.*, 1974a, b). Measurements of leaf area (LA) were carried out monthly, from April 1998 to December 1999, on 100 leaves per site. Leaves were collected from the four cardinal points

of the crown and their area was measured by the Delta-T Device. Leaf longevity, defined as the time span from the emergence to the shedding of a leaf, was assessed by the direct observation of leaf presence on shoots.

RESULTS

Phenology

Among the study sites, most of the phenological phases are quite similar if we consider the total lifespan. Only the shoot elongation phase is remarkably shorter at Mt Carcaci and Madonie Mts (fig. 2). The most important differences among the four sites concern the timing of the various phenological events. Sprouting at Mt Pellegrino begins about 45 days earlier than at Mt Etna and Madonie Mts. Shoot elongation usually begins in late winter/early spring and lasts 8-12 weeks. Leaf shedding happens in the same period of vegetative activity. In respect to shooting, flower blossoming is delayed about six weeks. It is followed by acorn ripening until mid-September/end October. Seed dispersal is over before the end of the year, except at Mt Etna and Madonie Mts, where it is prolonged until January of the following year. Only at Mt Pellegrino, the south-eastern facing branches show a second vegetative phase in autumn. .

18
.....

Sites	Tree nb.	N. of stems	DBH (cm)	Height (m)	Shoot growth (cm)				Leaf area (cm ²)			
					Elongation		Diameter		Full expansion		End of the 2 nd year	
					mean	SD	mean	SD	mean	SD	mean	SD
Mt Pellegrino	1	6	18.9	4.3	18.6 ^a	0.88 ^a						
	2	4	15	5	(52.3) ^b	(1.02) ^b	3.4	0.13	7.8	0.12	4.3	0.21
	3	2	13.5	5								
Madonie Mts	1	3	26.1	7	15.9	0.80	3.1	0.13	5.3	0.18	5.5	0.17
	2	6	34.5	10.3								
	3	1	80	11								
Mt Etna	1	2	37	9	11.2	0.51	2.8	0.11	6.3	0.13	5.2	0.14
	2	1	42	7.3								
	3	2	37	9.3								
Mt Carcaci	1	1	36	5	15.8	0.51	2.8	0.18	4.9	0.22	5	0.40
	2	4	13.5	5.3								
	3	1	25	5.3								

a: mean of the four exposures; b: mean of south-east exposures.

Table 2. Main biometric parameters of the sampled trees.

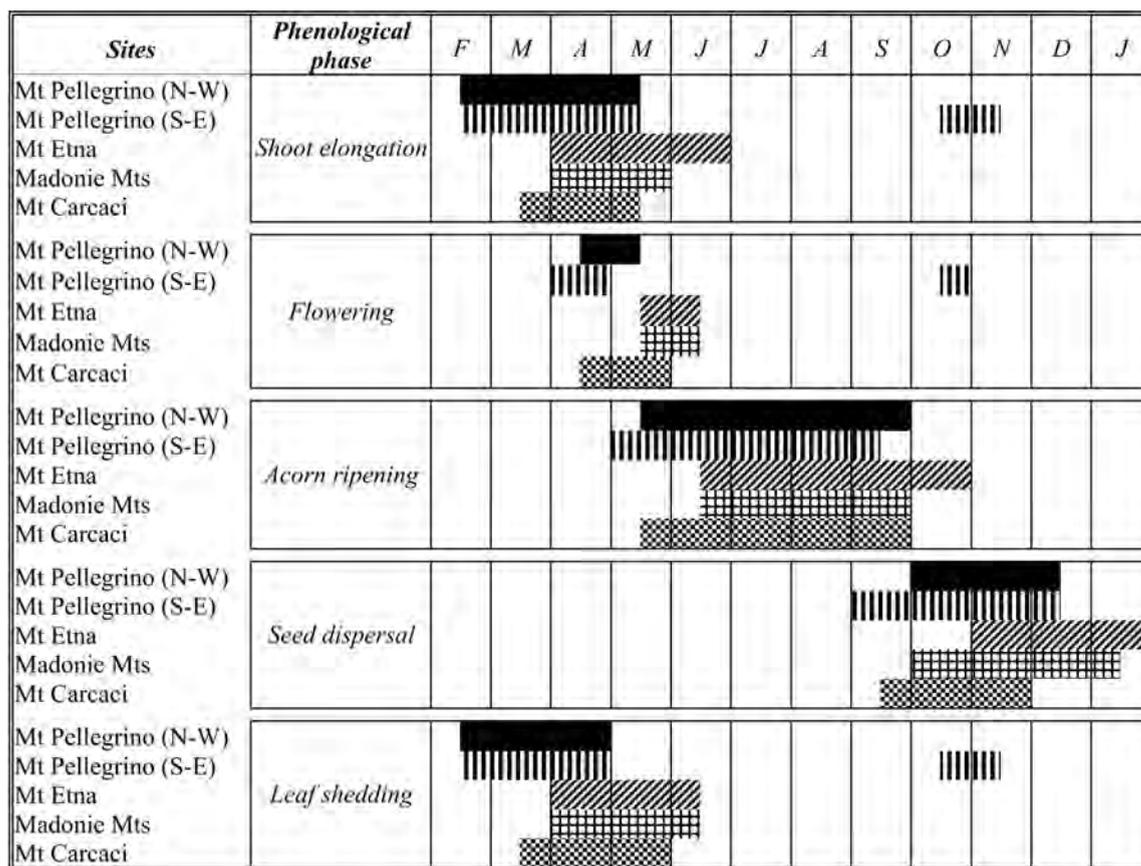


Figure 2. Phenological phases of *Quercus ilex* in the investigated sites.

Shoot elongation

Although the entire apical activity can last up to 12 weeks (fig. 2), the true elongation phase is usually shorter than eight weeks (fig. 3). Mean annual shoot elongation is rather moderate in all sites. It never exceeds 10 cm yr⁻¹, except at Mt Pellegrino (table 2). In that site, a precocious sprouting and a higher elongation rate was observed (fig. 3). In addition, the south-eastern facing branches showed much higher values and a second conspicuous flush in both 1998 and 1999.

Diameter growth

The cambial activity is almost synchronous to sprouting. Growth is more intensive until the end of spring; although strongly reduced, it goes on through the summer and definitively stops in late autumn. As the elongation, it is higher at Mt Pellegrino; furthermore, only in that site, cambial activity seems almost uninterrupted in both the years of observation (fig. 4).

Leaf expansion and leaf longevity

At Mt Pellegrino leaf area at the end of leaf expansion is larger than in all the other sites (7.8 cm² vs. 4.9-6.3 cm²); whereas it is become smaller at the end of the second year of observation (4.3 cm² vs. 5-5.5 cm²) (table 2). The general trend of leaf area variation through time is similar in all sites (fig. 5). A rapid increase of the enlargement rate can be observed in the first 5-7 weeks from sprouting. A second expansion phase was observed in September, at Mt Pellegrino, and in January at Piano Zucchi. Leaf area gradually drops after the end of May of the second year, whereas only at Mt Carcaci leaf growth seems definitively ended at June of the first year. In 1-year-old leaves, leaf area remarkably decreases since June. As regard to turnover, leaf shedding is particularly intensive during spring sprouting (fig. 2). The mean leaf longevity is usually between two and three years; about 50 % of leaves sheds since the second year, whereas the turnover is completed during the third year (fig. 6).

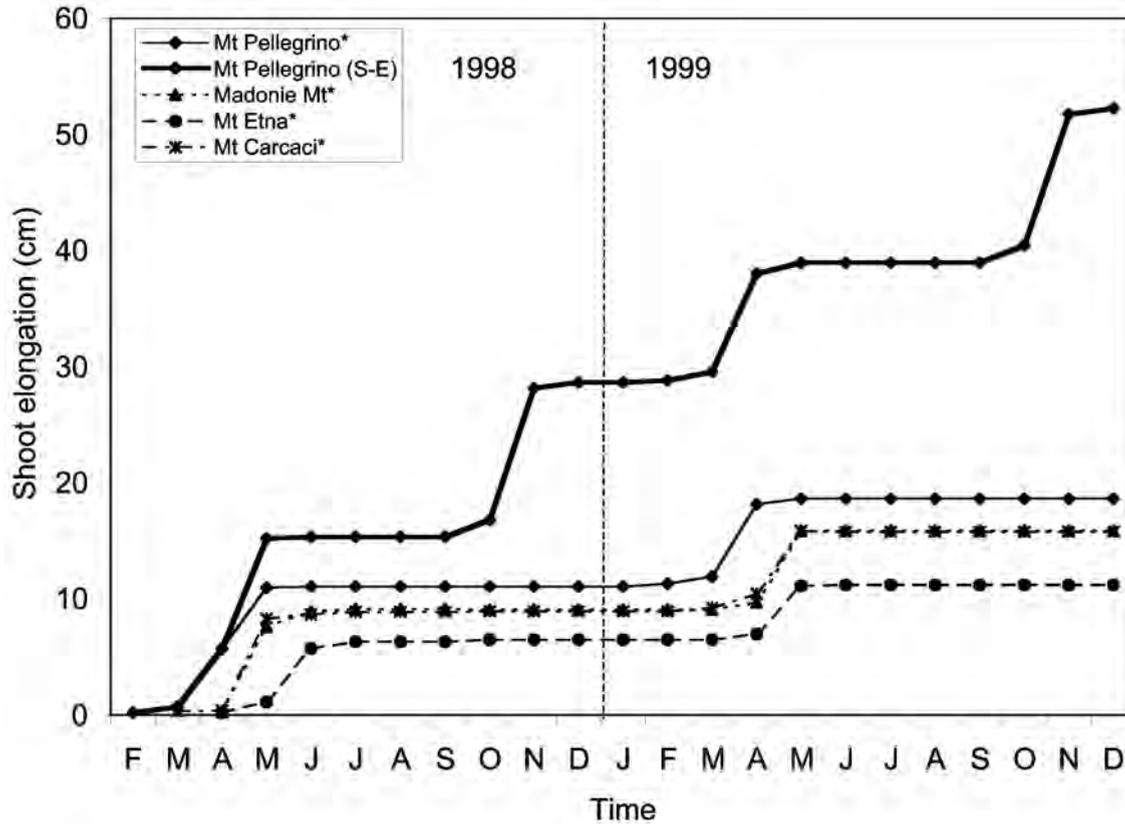


Figure 3. Shoot elongation of *Quercus ilex* in the study sites during 1998 and 1999 (* mean of the four exposures).

At Mt Pellegrino, leaf longevity was one to two years, leaves being totally replaced before the end of the second year. The leaves of the autumn flush, in the south-eastern facing branches, exhibit a quite similar pattern.

DISCUSSION

Several investigations carried out in the Mediterranean area pointed out the important role of temperature in determining the duration of phenological phases (Mitrakos, 1980; Mooney & Kummerow, 1981; Larcher, 1992), while other papers (e.g. Baker *et al.*, 1982; Fitter & Hay, 1993) focused on the effects of water availability on growth patterns. The general behaviour of *Quercus ilex* in Sicily and the differences found within the investigated sites can be related to both temperature and water availability. At Mt Pellegrino, the climatic conditions exhibit a tropical-like feature, to which the phenological behaviour of *Quercus ilex* seems quite well accustomed. The general anticipation of phenology in that site may be due to the early raising of temperature above a critical threshold, as it is especially showed in the sector of the tree

crown facing South and South-East. On the contrary, the early stopping of most phases, in respect to the other investigated sites, is likely depending by the early starting of summer season, involving the progressive reduction of rainfalls and by the insufficient water storage capacity of soils (Fierotti *et al.*, 1988).

The climatic peculiarity of Mt Pellegrino, with special regard to the high air humidity and to autumn mild temperatures, can also be responsible of the higher growth rate as well as of the second autumnal growth flush. In addition, since these features are specially emphasised in the south-eastern facing shoots, this involves a marked asymmetrical development of crowns, as reported in investigations on spatial patterns and structure of vegetation (Cullotta *et al.*, 2000).

Similar phenological trends were evidenced by Gratani *et al.* (1995, 1996) and Gratani and Crescente (1997) in holm oak stands at Castelporziano, and by De Lillis and Fontanella (1992) in Macchia Grande, near Rome. Although a straightforward comparison may not be stretched, due to unknown local climatic data for the specific years of observation in both cases, affinities can be nevertheless noticed in terms of reciprocal timing among the

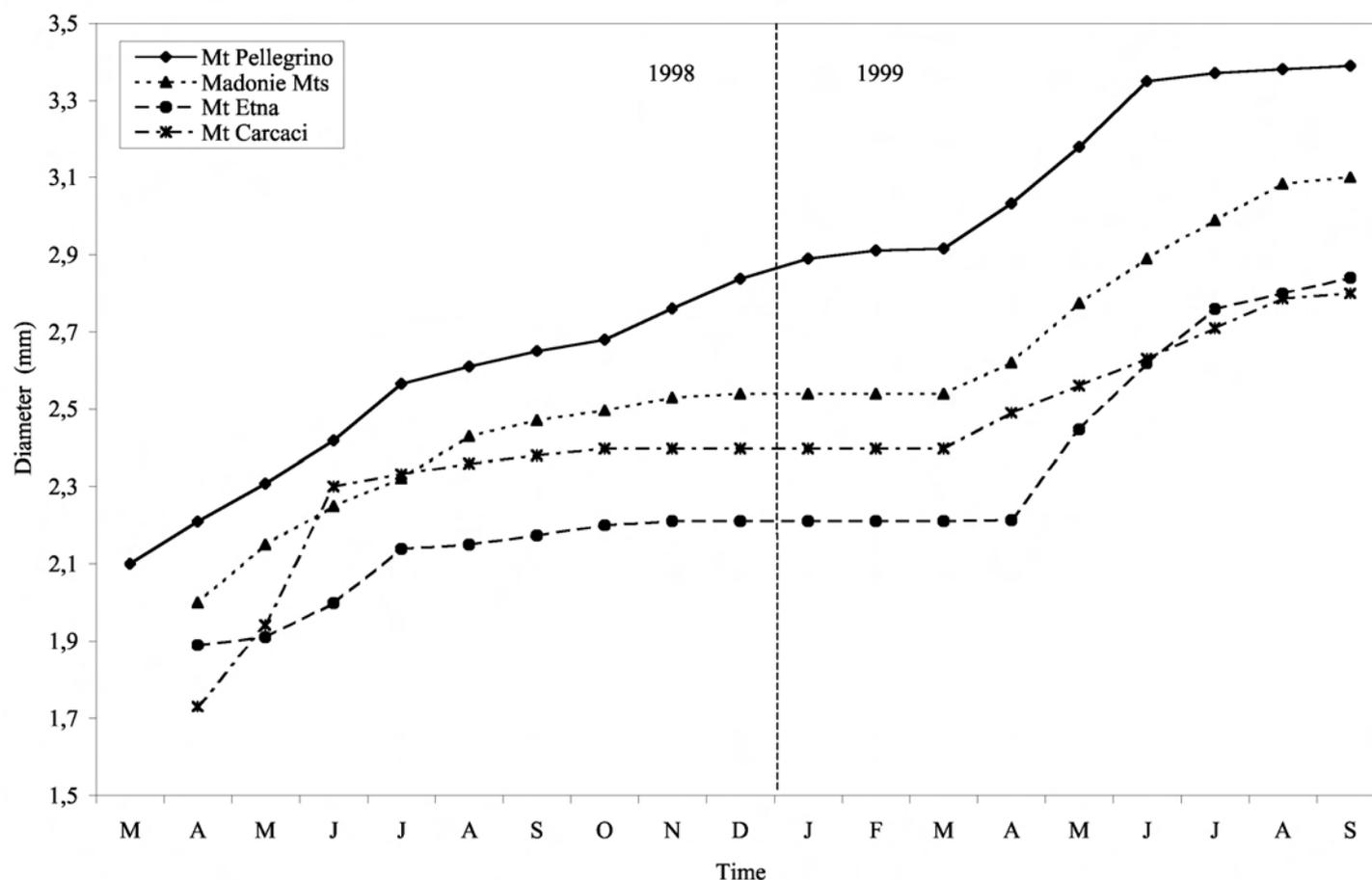


Figure 4. Shoot diameter growth in the investigated sites (mean of the four exposures).

phenological phases; the main differences just concern the total duration of shoot elongation and flowering, that at Castelporziano are almost twice than in the Sicilian populations. This could be related to the less extreme climate at Castelporziano, with regards as to temperature as to the distribution of rainfalls throughout the year.

In all the Sicilian investigated, holm oak populations, the mean annual shoot elongation is 20-30 % higher than that reported for Castelporziano (Fioravanti, 1998). In this respect, the different trends and values of temperatures throughout the year, due to latitude differences, may have a major role; but a lack of climatic data just give a conjectural value to such an assumption. As a matter of fact, it is to be pointed out that, like at Mt Pellegrino, a second growth flush is observed also at Castelporziano and Macchia Grande, but only in holm oaks with shrubby habit (Gratani *et al.*, 1989; De Lillis & Fontanella, 1992; Gratani & Crescente, 1997).

In addition to shooting, the autumnal flowering recorded only at Mt Pellegrino reinforces the hypothesis of noteworthy potentiality of the species to polycyclism. This behaviour often characterises other Mediterranean evergreen oaks, as *Quercus suber*, and *Quercus coccifera*. Also a population of the endemic *Quercus soluntina*, an hybrid between *Quercus ilex* and *Quercus coccifera*, living some 10 km afar from Mt Pellegrino in similar environment, usually exhibits a second autumnal flowering and a complete fruit ripening. Very seldom, even deciduous oaks as *Quercus pubescens*, show autumnal flowering, as observed by Bianco and Scaramuzzi (in Bianco & Schirone, 1982) in 1978 in Apulia (S-E Italy). Such features support the idea that holm oak is a species quite well adapted to the seasonality of the mediterranean climate, but its behavioural peculiarity seems to confirm statements about its origin in a tropical-type climate (Bernetti, 1995).

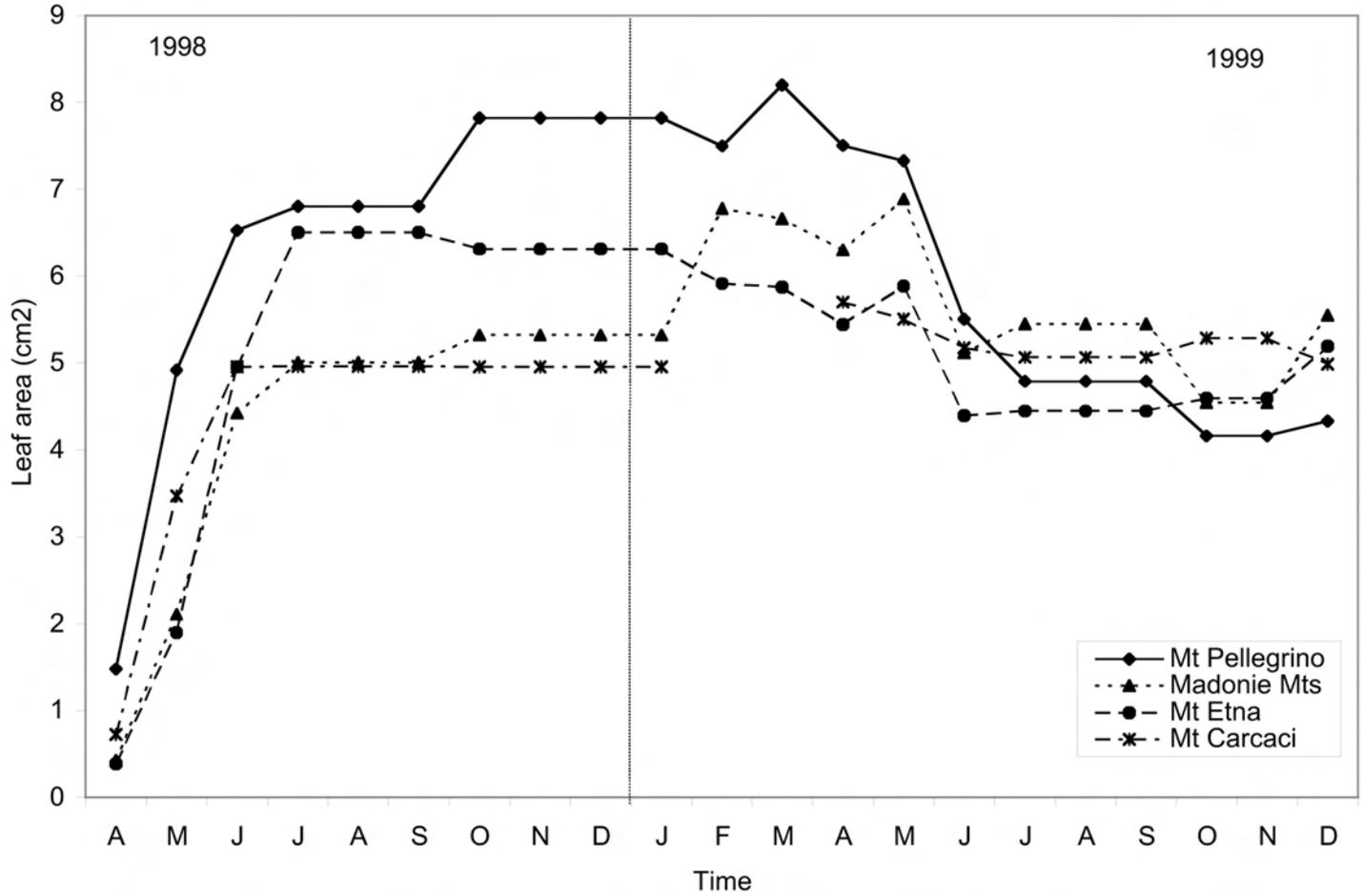


Figure 5. Leaf area (LA) evolution during the period of observation.

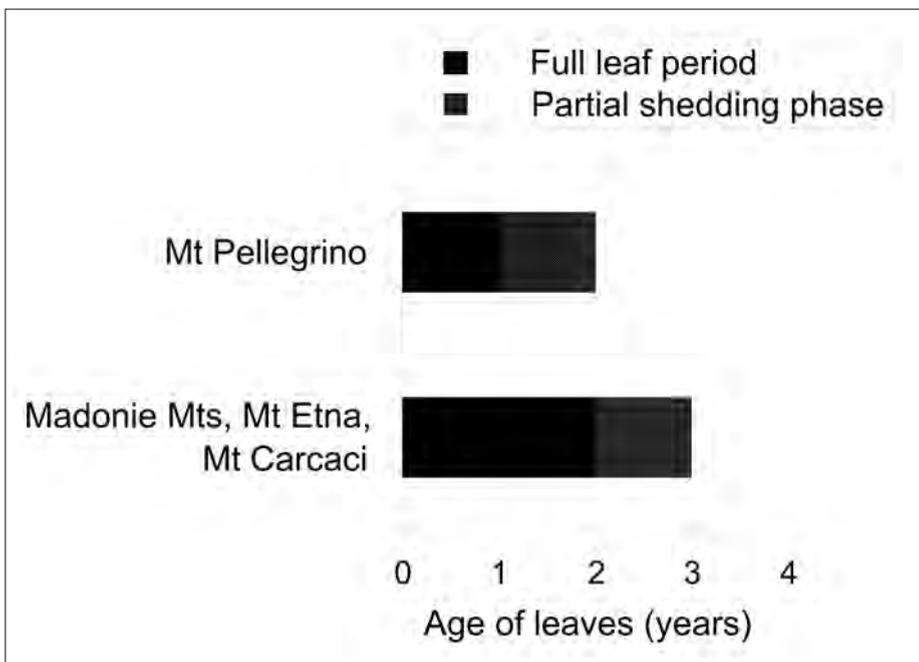


Figure 6. Leaf longevity in the investigated sites.

The former assumptions are consistent with theories assessing that leaf growth dynamics and turn-over depend on climatic and micro-climatic conditions, as like as on the adaptive ability of the species to external factors (Gratani, 1996). Thus, a larger leaf area as observed at Mt Pellegrino (table 2), generally reflects an increase in resource availability. This means that the larger is leaf area, the higher is the photosynthesis rate (Chabot & Hicks, 1982; Jurik, 1986). The relationship between leaf turn-over and the photosynthesis features is strictly related to that. Results of several studies (Reich *et al.*, 1992; Kikuzawa, 1995) indicate that a shorter leaf longevity, i.e. an accelerated turn-over, usually corresponds to a higher photosynthetic rate, rapidly decreasing through time as leaf area decreases. Such a characteristic generally involves a high growth rate.

In the view of general considerations, comparisons can be attempted between the Sicilian stands and other case studies. For instance, very high leaf area values (about 16 cm²) were recorded at Castelporziano (Gratani, 1996). At Supramonte di Orgosolo (Sardinia), mean leaf area is close to values from Mt Pellegrino (Susmel *et al.*, 1976). It must be added that the Supramonte holm oak stands, for their structural features and the mean size of trees, are ascribed among the best examples of *Quercus ilex* forests in the whole Mediterranean area. Finally, data our from Mt Etna confirm the values previously recorded by Poli and Leonardi (1974), Poli *et al.* (1974a, b), and Leonardi (1982) at Mt Minardo (north-western slopes of Mt. Etna), a site just few kilometres afar from the present investigated stand.

In conclusion, holm oak in Sicily shows a varied behaviour according to different environmental conditions. Some peculiar aspects were observed at Mt Pellegrino, the most "oceanic" site among the investigated ones. Moreover, they are specially enhanced in the south-eastern side of the trees crown, where the particular micro-environmental conditions surely play a major role. In that site, polycyclic growth and flowering, global higher growth performance, shorter leaf turn-over and higher leaf area seems to indicate that holm oak is prone to profit of more favourable conditions than those characterising its usual habitat.

General results show that *Quercus ilex* has a certain ecological plasticity, being able to adapt to different environments. This can just reflect a phenotypic characteristic, but the existence of a genotypic blueprint can not be excluded at all. On the other hand, its behaviour in special situations strengthens the idea that *Quercus ilex* has a certain suitability to a tropical-type climate, and this can be very likely a consequence of the atavistic environment where the species originated.

References

- ASCHMANN H., 1973. Distribution and peculiarity of Mediterranean ecosystems. In : Di Cstri F. & Mooney H.A. (eds.). *Mediterranean Type Ecosystems. Ecological Studies*, 7. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg & New-York : 11-19.
- BAKER G.A., RUNDEL P.W. & PARSONS D.J., 1982. Comparative phenology and growth in three chapparal shrubs. *Bot. Gaz.*, 143: 94-100.
- BARBERO M., LOISEL R. & QUÉZEL P., 1992. Biogeography, ecology and history of Mediterranean *Quercus ilex* ecosystems. *Vegetatio*, 99-100: 19-34.
- BERNETTI, G., 1995. *Selvicoltura speciale*. UTET, Torino.
- BIANCO P. & SCHIRONE B., 1982. Nuove osservazioni sul ciclo riproduttivo della quercia spinosa in Puglia. *Ann. Accad. Ital. Sci. Forest.*, 31: 3-52.
- BRULLO S., 1983. Contributo alla conoscenza della vegetazione delle Madonie (Sicilia settentrionale). *Boll. Accad. Gioenia Sci. Nat. Catania*, 16: 351-420.
- CASTRO-DIEZ P. & MONTSERRA-MARTÌ G., 1998. Phenological pattern of fifteen Mediterranean phanaerophytes from *Quercus ilex* communities of NE-Spain. *Plant Ecol.*, 139: 103-112.
- CHABOT B.F. & HICKS D.J., 1982. The ecology of leaf life spans. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 13: 229-259.
- CRESCENTE M.F., GRATANI L. & LARCHER W., 2002. Shoot growth efficiency and production of *Quercus ilex* L. in different climates. *Flora*, 197: 2-9.
- CULLOTTA S., 2003. *Forest and pre-forest types of Sicily (Italy): nomenclature, distribution, ecology and management*. Ph.D. Thesis, Mendel University of Agriculture and Forestry, Brno, Czech Republic, in press.
- CULLOTTA S., GARFÌ G., LA MANTIA T., MARCHETTI M. & PASTA S., 2000. Preliminary notes on the ecology, distribution and structure of sicilian maquis and brushwood formations. Abstract, *IX International Conference on Mediterranean-Type Ecosystem (MEDECOS 2000)*, Stellenbosch, South Africa, 11-15 Settembre, 2000.
- DE LILLIS M. & FONTANELLA A., 1992. Comparative phenology and growth in different species of the Mediterranean maquis of central Italy. *Vegetatio*, 99-100: 83-96.
- FIEROTTI G., DAZZI C. & RAIMONDI S., 1988. *Commento alla carta dei suoli della Sicilia*. Regione Siciliana, Ass. Terr. e Amb., Palermo.
- FIORAVANTI R., 1998. Produttività ed allocazione della biomassa in una lecceta della Tenuta Presidenziale di Castelporziano. Tesi di Laurea. Università degli Studi della Tuscia, Viterbo.
- FITTER A.H. & HAY R.K.M., 1993. Plant growth. In: Fitter H.A. & Hay R.K.M. (eds). *Environmental Physiology of plants*. Academic Press, London.

- GAMBI G., 1986. Le leccete ; autoecologia delle leccete. *Monti e Boschi*, 1: I-XII.
- GIANGUZZI L., ILARDI V. & RAIMONDO F.M., 1993. La vegetazione del promontorio di Monte Pellegrino (Palermo). *Quad. Bot. Ambientale Appl.*, 4: 79-137.
- GIANGUZZI V., ILARDI V. & RAIMONDO F.M., 1995. The vegetation of Mount Carcaci Natural Reserve (NW Sicily). *Giorn. Bot. It.*, 129: 273.
- GRATANI L., 1996. Leaf and shoot growth dynamics of *Quercus ilex* L. *Acta Oecol.*, 17: 17-27.
- 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 shoot elongation. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.*, 122: 189-196.
- GRATANI L., CRESCENTE M.F., LATTANZI E. & GUERRINI A., 1995. Attività vegetativa delle sclerofille del bosco sempreverde a *Quercus ilex* L. *Atti III Workshop Progetto Strategico clima, Ambiente e Territorio nel Mezzogiorno. Potenza 26-29 novembre 1990*, tomo I: 351-366.
- GRATANI L., TISI F., CRESCENTE M.F., PESOLI P. & LARCHER W., 1996. Phenology, leaf morphology and trends in CO₂ uptake of *Quercus ilex* L. in the climax area and at its northern distribution limit in Italy. *Arch. Geobot.*, 2: 13-18.
- GRATANI L. & CRESCENTE M.F., 1997. Phenology and leaf adaptive strategies of Mediterranean maquis plants. *Ecol. Medit.*, 23: 11-19.
- JURIK T.W., 1986. Seasonal patterns of leaf photosynthetic capacity in successional northern hardwood tree species. *Am. J. Bot.*, 73: 131-138.
- KIKUZAWA K., 1989. Ecology and evolution of phenological pattern, leaf longevity and leaf habitat. *Evol. Trends Pl.*, 3: 105-110.
- KIKUZAWA K., 1995. The basis for variation in leaf longevity of plants. *Vegetatio*, 121: 89-100.
- LA MANTIA T., 1999. Risposte ecofisiologiche del leccio (*Quercus ilex*) in diverse stazioni della Sicilia. Tesi di Dottorato di Ricerca. Università Degli Studi di Reggio Calabria, 103 p.
- LA MANTIA T., MARCHETTI M., CULLOTTA S. & PASTA S., 2000. Materiali conoscitivi per una classificazione dei tipi forestali e preforestali della Sicilia. I parte: Metodologia ed inquadramento generale. *L'Italia Forestale e Montana*, 5: 307-326.
- LARCHER W., 1992. Effetti delle basse temperature invernali sulle piante sempreverdi mediterranee. *L'Italia Forestale e Montana*, 46: 1-14.
- LEITH H. (ED.), 1974. *Phenology and seasonality modelling. Ecological Studies*, 8. Springer-Verlag, New York, Heidelberg, Tokyo, Berlin: 444 p.
- LEONARDI S., 1982. Produttività primaria della lecceta di Monte Minardo (Etna). *Arch. Bot. Biogeogr.*, 58: 1-54.
- LEONARDI S., LUCIANI F. & POLI E., 1974a. Superficie fogliare del Leccio nella stazione di Monte Minardo (Etna). *Boll. Accad. Gioenia Sci. Nat. Catania*, s. IV, 12: 809-813.
- LEONARDI S., LUCIANI F. & POLI E., 1974b. Superficie fotosinteticamente attiva del *Quercus ilex* L. nella lecceta di Monte Minardo (Etna). *Arch. Bot. Biogeogr.*, 19: 107-120.
- MICHAUD H., LUMARET R. & ROMANE F., 1992. Variation in the genetic structure and reproductive biology of holm oak populations. *Vegetatio*, 99-100: 107-113.
- MITRAKOS K., 1980. A theory for Mediterranean plant life. *Acta Oecol./Oecol. Plant.*, 1: 245-252.
- MOONEY H.A. & DUNN E.L., 1970. Convergent evolution of Mediterranean climate evergreen sclerophyll shrubs. *Evolution*, 24: 292-303.
- MOONEY H.A. & KUMMEROW J., 1981. Phenological development of plants in Mediterranean-climate regions. In: Di Castri F. & Goodall D.W. (eds.). *Mediterranean-type shrublands. Ecosystems of the world* 11. Elsevier Scientific Publishing, Amsterdam: 303-307.
- ORSHAN G., 1983. Approaches to the definition of Mediterranean growth forms. In: Kruger F.J., Mitchell D.T. & Jarvis J.U.M. (eds.). *Mediterranean-Type Ecosystems, the role of nutrients*. Springer-Verlag, Berlin: 86-100.
- PASTA S., CULLOTTA S., LA MANTIA T., 2000. Ecogeografia e ruolo fisionomico-strutturale delle querce sempreverdi in Sicilia. *Atti II Congresso SISEF Applicazioni e Prospettive per la ricerca Forestale Italiana*, Bologna: 65-71.
- POLI E. & LEONARDI S., 1974. Osservazioni fitofenologiche sul versante occidentale dell'Etna. *Boll. Accad. Gioenia Sci. Nat. Catania*, 12: 729-739.
- POLI E., LEONARDI S. & BELLA R., 1974. Produzione di lettiera nella lecceta di M. Minardo (Etna) nel periodo Settembre 1970 - Giugno 1974. *Arch. Bot. Biogeogr.*, 19: 87-106.
- POLI E., MAUGERI G. & RONISVALLE G., 1981. Note illustrative della carta della vegetazione dell'Etna. CNR-Programma finalizzato Promozione della qualità dell'ambiente, s. AQ/1/131, Roma: 29 p.
- POLI E., S. LEONARDI AND R. BELLA, 1974 - Produzione di lettiera nella lecceta di M. Minardo (Etna) nel periodo Settembre 1970 - Giugno 1974. *Arch. Bot. Biog. Ital.* Vol. L, °4 serie. Vol XIX, Fasc. III-IV: 87-106.
- REGIONE SICILIANA, Assessorato Agricoltura e Foreste-Gruppo IV Servizi allo Sviluppo, Unità di Agrometeorologia 1988. *Climatologia della Sicilia*. Assessorato Agricoltura e Foreste-Gruppo IV Servizi allo Sviluppo, Unità di Agrometeorologia, Palermo, 4 vol.
- REICH P.B., WALTER M.B. & ELLSWORTH D.S., 1992. Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecol. Monogr.*, 62: 365-392.
- RIVAS-MARTÍNEZ S., BASCONES J.C., DIAZ T.E., FERNANDEZ-GONZALEZ F. & LOIDI J., 1991. Vegetación del Pirineo occidental y Navarra. *Itinera Geobot.*, 5: 5-456.
- RODÀ F., RETANA J., GARCIA C.A. & BELLOT J. (EDS.), 1997. *Ecology of Mediterranean evergreen oak forest*. Springer, Berlin.

ROMANE F. & TERRADAS J. (EDS.), 1992. *Quercus ilex L. ecosystems: function, dynamics and management*. Kluwer Academic Publisher. Dordrecht, Boston & London: 377 p.

SUSMEL L., VIOLA F. & BASSATO G., 1976. Ecologia della lecceta del Supramonte di Orgosolo (Sardegna centro-orientale). III contributo: Produzione primaria, produzione secondaria (erbivori), condizioni attuali e possibilità di conservazioni. *Annali del Centro di Economia Montana delle Venezie*, 10: 3-251.

Caractérisation climatique et bioclimatique de l'aire de répartition du pin d'Alep (*Pinus halepensis* Mill.) en Grèce ; l'action du climat sur la dynamique de ses populations

Climatic and bioclimatic characterization of the distribution area of Aleppo pine (Pinus halepensis Mill.) in Greece; climate effect on its population dynamic

Andreas Papadopoulos¹, Marcel Barbéro² & Pierre Quézel²

1. Technological Education Institute of Lamia, Department of Forestry, GR-36100 Karpenissi, Grèce.

2. Institut Méditerranéen d'Ecologie et de Paléocologie (IMEP, UMR CNRS 6116), Université Aix-Marseille III, Faculté des Sciences de Saint-Jérôme, case 461, F-13397 Marseille Cedex 20, France.

27

Résumé

La caractérisation de l'aire de répartition du pin d'Alep (*Pinus halepensis* Mill.) en Grèce, au point de vue climatique et bioclimatique et la description de la dynamique de ses populations en fonction du climat régional, ont été réalisées en utilisant les données de 26 stations météorologiques qui couvrent correctement l'aire de ces pinèdes. Les résultats montrent que, dans l'aire de cette espèce, la pluviosité annuelle varie de 364 à 1 097 mm et se caractérise par un régime mensuel différent suivant les zones géographiques. La moyenne des minima du mois le plus froid (*m*), qui varie entre 3,3 à 7,1 °C, l'amplitude thermique (*M-m*), qui varie de 22,8 à 30,2 °C, la durée de la période de sécheresse qui varie de 3,5 à 6 mois et le type de bioclimat (du semi-aride jusqu'à l'humide), constituent des facteurs qui peuvent expliquer, pour une grande partie, les limites de l'aire de répartition du pin d'Alep en Grèce. Le croisement de ces paramètres climatiques et bioclimatiques permet de subdiviser cette aire en quatre ensembles (sous-régions). Dans ces sous-régions, la dynamique de ces forêts peut être interprétée en grande partie en fonction de ces critères climatiques.

Mots-clés

Bioclimatologie, autécologie, pin d'Alep, Grèce.

Abstract

In this study, the distribution area of Aleppo pine (*Pinus halepensis* Mill.) in Greece is characterized from a climatic and bioclimatic point of view. Furthermore, population dynamics according to the local climate are described. The data were derived from a 26 meteorological stations network covering the distribution area of the species. Based on the results it may be suggested that, the annual precipitation ranges from 364 to 1 097 mm and is characterized by a monthly regime that varies according to the geographical area. The factors that can explain the distribution of Aleppo pine in Greece are the mean minimum temperature of the coldest month (*m*) which varies from 3.3 to 7.1 °C, the temperature range (*M-m*) which varies from 22.8 to 30.2 °C, the dry period which varies from 3.5 to 6 months and the bioclimate type (semiarid to humid). By intercrossing these climatic parameters, the species' distribution may be divided into four units (sub-regions). The climate may explain the population dynamics within these sub-regions.

Key-words

Bioclimatology, autecology, Aleppo pine, Greece.

INTRODUCTION

Les forêts de pin d'Alep couvrent actuellement en Grèce une superficie supérieure à 360 000 ha soit 14 % de la superficie forestière du pays (ministère de l'Agriculture de Grèce, 1992). La plupart de ces forêts se localise dans la zone littorale, de 0 à 800 m d'altitude en Grèce continentale, Eubée, Sporades et îles Ioniennes (fig. 1). Vers le nord et l'est (Thrace, île de Thassos, et îles orientales de la mer Egée) et en Crète, le pin d'Alep cède la place au pin brutia (fig. 1). Les forêts les plus importantes de pin d'Alep se localisent dans l'Attique, à l'ouest et au nord-ouest du Péloponnèse, en Eubée septentrionale et au sud de la Chalcidique.

Actuellement, en Grèce, s'observent, dans l'aire de ces pinèdes, d'importantes modifications, liées essentiellement à l'abandon progressif, durant les dernières décennies, de certaines utilisations traditionnelles des terres. Le phénomène de déprise rurale, bien étudié et plus ancien en Méditerranée nord-occidentale (ex. Barbero *et al.*, 1990), constitue un bon exemple pour prévoir en Grèce les nouvelles structures préforestières et forestières qui risquent de se mettre en place. Ces transformations liées essentiellement à l'exode rural et l'abandon des cultures, mais aussi à l'action anthropique directe (incendies, dépérissement de forêts, pollution...) s'effectueront en fonction de plusieurs facteurs : conditions climatiques et édaphiques, particularités biolo-

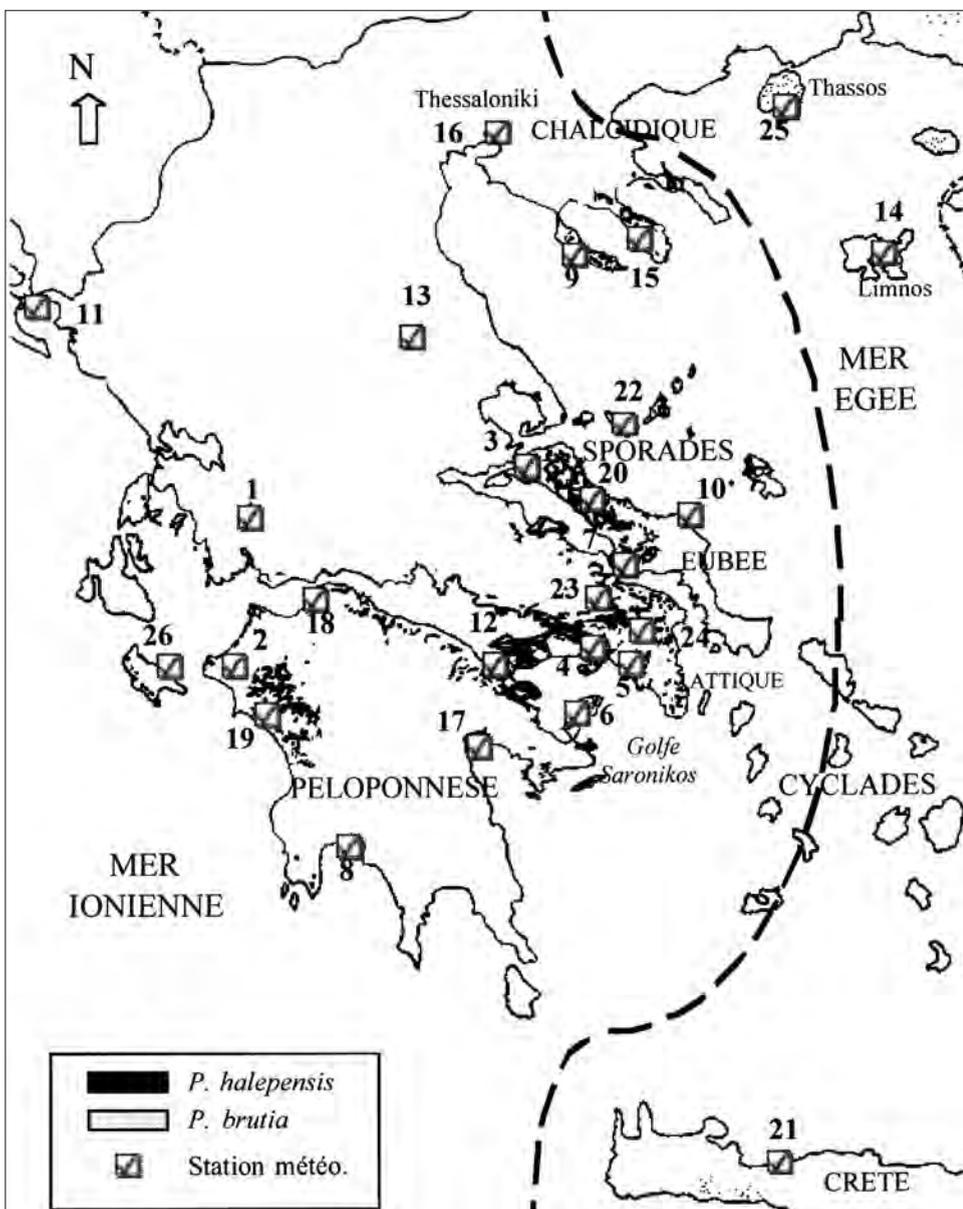


Figure 1. Carte de répartition des forêts de pin d'Alep en Grèce (d'après la carte forestière de Grèce, échelle 1/500 000) et localisation des stations météorologiques analysées :

1. Agrinio,
2. Andravida,
3. Edipsos,
4. Elefsina,
5. Elliniko (Athina),
6. Egina,
7. Chalkida,
8. Kalamata,
9. Kassandra,
10. Kimi,
11. Kerkira,
12. Korinthos,
13. Larissa,
14. Limnos,
15. Marmaras,
16. Mikra (Thessaloniki),
17. Nafplio,
18. Patra,
19. Pirgos,
20. Prokopi,
21. Rethimno,
22. Skopelos,
23. Tanagra,
24. Tatoi,
25. Thassos,
26. Zakynthos.

giques, caractéristiques socio-historiques locales et éventuels changements climatiques.

Parmi ces facteurs, le climat, par son action majeure sur la répartition et l'écologie de la végétation forestière (Barnes *et al.*, 1998), peut être un élément de base pour prévoir la dynamique du pin d'Alep dans les différentes régions géographiques de Grèce. Par ailleurs, la définition des exigences climatiques et bioclimatiques de cette espèce a fait l'objet de plusieurs synthèses à l'échelon méditerranéen (Nahal, 1962 ; Quézel & Barbero, 1992 ; Barbero *et al.*, 1998). En fonction de ces études, et en tenant compte de l'absence d'informations précises dans ce domaine sur l'ensemble de l'aire du pin d'Alep en Grèce, il nous a paru possible et souhaitable d'analyser ses peuplements du point de vue climatique et bioclimatique, et de chercher à établir les relations possibles existant entre le climat et leur dynamique.

MÉTHODES ET DONNÉES

La caractérisation climatique de l'aire du pin d'Alep a été entreprise selon deux démarches analytiques. La première est basée sur l'étude classique des données et des indices climatiques et bioclimatiques, calculés à partir des valeurs moyennes sur la période étudiée. La seconde fait appel à une analyse en composantes principales (A.C.P.) des variables mises en évidence dans la première analyse, dans l'optique de dégager des ensembles (sous-régions) globalement homogènes du point de vue climatique.

Les données climatiques utilisées proviennent d'un réseau de 26 stations météorologiques situées pour la plupart, à l'intérieur ou à proximité de l'aire du pin d'Alep (fig. 1). Certains postes localisés hors de l'aire de ces pinèdes ont toutefois été retenus, afin d'établir des comparaisons significatives et d'élargir nos informations sur la variabilité climatique. La plupart des données climatologiques disponibles concernent une période récente, soit entre 1955 et 1997 (Hellenic National Meteorological Service, 1999).

Les paramètres climatiques utilisés sont : les précipitations moyennes annuelles et mensuelles, la moyenne des minima du mois le plus froid (m), la moyenne des maxima du mois le plus chaud (M), les températures minimales absolues, les températures maximales absolues et l'amplitude thermique ($M-m$). Suivant les travaux classiques relatifs à la bioclimatologie méditerranéenne (Emberger, 1943 ; Bagnouls & Gaussen, 1953, 1957 ; Daget, 1977a,b), la pluviosité annuelle et surtout

la répartition des précipitations tout au long de l'année permettent d'évaluer la quantité d'eau disponible pour la végétation ; les températures minimales et surtout la moyenne des minima du mois le plus froid permettent très généralement d'interpréter les limites d'extension d'une espèce en région méditerranéenne ; les températures maximales interviennent dans l'évapotranspiration et par conséquent, dans le cycle hydrologique ; l'amplitude thermique enfin, permet de définir le degré de continentalité d'une région, et plus ($M-m$) est élevé plus la continentalité est forte.

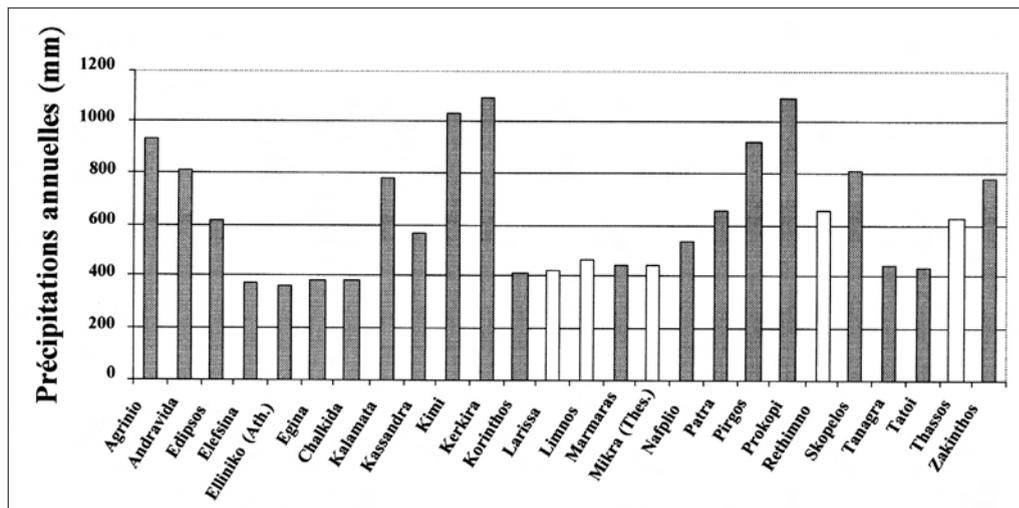
Parmi les nombreuses formules ou indices bioclimatiques (Bagnouls & Gaussen, 1953; Daget, 1977a, b), utilisées pour la description du bioclimat méditerranéen et son impact sur la végétation (Quézel, 1976 ; Mavrommatis, 1980 ; Rivas-Martinez & Armaiz, 1984 ; Aussenac, 1984 ; Quézel & Barbero, 1985), citons en particulier : le diagramme ombrothermique et l'indice xérothermique (X), (Bagnouls & Gaussen, 1953), le quotient pluviométrique (Q_2) et le climagramme d'Emberger (Daget, 1977b). Le diagramme ombrothermique, bien adaptée pour la région méditerranéenne, met en évidence la longueur de la période sèche. L'indice xérothermique permet de définir le nombre de jours ou de mois que l'on peut considérer comme secs du point de vue biologique (Bagnouls & Gaussen, 1953). Le quotient pluviométrique d'Emberger permet de distinguer divers types de bioclimats (Daget, 1977b), alors que les valeurs de (m), définissent les variantes thermiques, répondant aux étages altitudinaux de végétation.

Pour l'analyse en composantes principales ont été utilisées comme variables 19 paramètres climatiques et bioclimatiques : les précipitations annuelles (P), les précipitations moyennes mensuelles (P_{Jan} à P_{Dec}), la moyenne des minima du mois le plus froid (m), la moyenne des maxima du mois le plus chaud (M), le quotient pluviométrique (Q_2), l'amplitude thermique ($M-m$), le nombre moyen de mois secs par an ($msec$) et l'indice xérothermique (X). Les observations proviennent des 20 stations météorologiques qui se situent à l'intérieur des forêts du pin d'Alep. Le traitement des données a été fait à l'aide du Programme PPPHALOS (Guiot, 1990).

RÉSULTATS

Dans les régions occupées par les forêts de pin d'Alep en Grèce, les précipitations annuelles varient entre 364 et 1 097 mm (fig. 2).

Figure 2. Précipitations moyennes annuelles des stations météorologiques analysées en Grèce. Les histogrammes en blanc correspondent aux stations situées hors de l'aire du pin d'Alep.



En fonction de la pluviosité annuelle on peut diviser ces pinèdes en trois catégories :

— les pinèdes relativement sèches de la zone littorale sud-est de la Grèce continentale (région comprise entre Chalkida, Attique et Elefsina) et des îles du golfe de Saronikos (Egina, Salamina et Poros) où la pluviosité annuelle est de l'ordre de 350 à 400 mm (transition entre les bioclimats aride et semi-aride) ;

— les pinèdes moyennement arrosées de Chalcidique, du nord et nord-ouest de l'Attique et celles de nord-est du Péloponnèse avec 400 à 600 mm de précipitations (bioclimats semi-aride et subhumide) ;

— les pinèdes relativement bien arrosées de l'ouest de la Grèce, du nord-ouest du Péloponnèse, de l'Eubée septentrionale et centrale et des îles Sporades avec 600 à 1 100 mm (bioclimats sub-humide et humide).

En tenant compte l'allure des courbes de précipitations moyennes mensuelles, on peut distinguer quatre types de régimes pluviométriques pour l'aire du pin d'Alep en Grèce (fig. 3) :

— le type 1 où le maximum de précipitations s'observe en novembre. Il caractérise les stations situées dans la portion occidentale de l'aire du pin d'Alep ;

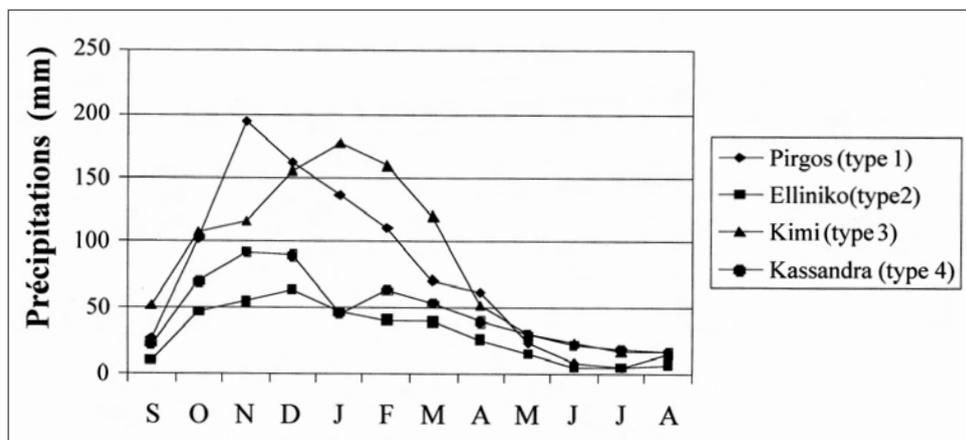
— le type 2 où le maximum de précipitations se situe en décembre. Il apparaît dans l'aire des pinèdes au sud-est de la Grèce continentale et des îles du golfe de Saronikos ;

— le type 3 où la pluviosité maximale s'observe en janvier. Il caractérise les populations de pin d'Alep de l'Eubée et des îles Sporades ;

— le type 4 où la pluviosité est maximale en novembre, mais aussi avec un maximum secondaire en février. Il se rencontre dans l'aire des pinèdes de Chalcidique.

Pour toutes les stations, le minimum des précipitations s'observe durant la période estivale, ce qui est caractéristique du climat méditerranéen. Toutefois, pour les pinèdes de la région de Chalcidique, d'Eubée et des Sporades, la pluviosité estivale est un peu plus élevée que dans les autres groupes.

Figure 3. Courbes des précipitations moyennes mensuelles pour quatre stations météorologiques représentatives des régions avec un régime pluviométrique différent.



Pour les stations situées dans l'aire du pin d'Alep en Grèce, la moyenne des minima du mois le plus froid (m) varie entre 3,3 °C et 7,1 °C (tableau 1). Le mois le plus froid de l'année est janvier. Les stations les plus froides sont localisées en Chalcidique et dans les zones relativement élevées. Les stations les plus chaudes sont celles de la région littorale d'Attique et des îles du golfe de Saronikos. La moyenne des maxima du mois le plus chaud (M) varie entre 27,6 °C et 33,6 °C (table 1). Le mois le plus chaud est juillet ou août. Les valeurs les plus basses de (M) s'enregistrent dans les îles Sporades, l'Eubée et la Chalcidique, et les plus élevées dans la région d'Agrinio, sur le littoral d'Attique et les îles du golfe de Saronikos.

Les valeurs des températures minimales absolues enregistrées varient de -1 °C à -16,6 °C (tableau 1). Les valeurs des températures minimales absolues les plus faibles sont enregistrées dans la partie est et nord-est de l'aire du pin d'Alep. Les valeurs des températures maximales absolues varient de 38,8 °C à 48 °C (tableau 1). Les plus hautes ont été relevées en Attique et dans la région d'Agrinio.

Dans l'aire grecque du pin d'Alep, l'amplitude thermique moyenne annuelle (M-m) varie entre 22,8 °C et 30,2 °C (tableau 1). Les valeurs les plus basses de (M-m) s'enregistrent dans la portion sud-orientale de ces pinèdes et les plus élevées dans le nord et les régions éloignées de la mer.

Station météorologique	Code	m (°C)	M (°C)	Abs min (°C)	Abs max (°C)	Q ₂ Emberger	M-m (°C)	Nb mois secs	Indice xéroth. (X)
Agrinio	1	3,4	33,6	-7,8	44,8	105,71	30,20	4,0	83,2
Andravida	2	5,1	31,0	-5,0	39,8	106,72	25,90	4,5	96,8
Edipsos	3	6,9	31,1	-7,6	39,2	86,70	24,20	5,0	114,7
Elefsina	4	5,4	32,9	-5,0	48,0	46,38	27,50	5,0	131,1
Elliniko (Ath.)	5	7,0	31,8	-3,2	42,0	50,27	24,80	6,0	142,6
Egina	6	7,1	32,9	-1,0	41,2	50,35	25,80	6,0	145,2
Chalkida	7	5,1	27,6	-8,4	45,0	59,89	22,50	6,0	142
Kalamata	8	5,7	31,3	-5,0	42,6	104,49	25,60	5,0	119
Kassandra	9	4,7	30,1	-	-	77,22	25,40	4,5	-
Kimi	10	5,2	28,0	-5,6	40,1	156,17	22,80	3,5	88,6
Kerkira	11	5,1	31,3	-4,6	42,4	143,73	26,20	3,5	64,2
Korinthos	12	7,0	30,8	-1,4	38,8	58,92	23,80	6,0	141,4
Larissa *	13	0,7	33,1	-21,6	45,2	45,02	32,40	4,0	86,4
Limnos*	14	4,2	29,0	-6,0	39,4	64,96	24,80	5,5	112,9
Marmaras	15	4,2	29,2	-	-	61,26	25,00	5,0	-
Mikra (Thes.)*	16	1,3	31,5	-14,0	42,0	51,30	30,20	4,5	94,8
Nafplio	17	6,0	31,6	-4,0	40,6	71,93	25,60	4,5	123,1
Patra	18	6,1	30,9	-4,5	41,3	91,61	24,80	4,5	90,1
Pirgos	19	4,8	31,7	-5,8	42,4	117,46	26,90	4,0	78,1
Prokopi	20	-	-	-	-	-	-	-	-
Rethimno*	21	9,4	29,9	0,8	41,4	110,24	20,50	5,5	124,1
Skopelos	22	5,0	28,8	-6,8	42,4	118,06	23,80	4	86,4
Tanagra	23	3,3	31,9	-16,6	46,0	54,28	28,60	5,5	127,1
Tatoi	24	3,3	31,8	-8,8	48,0	51,90	28,50	5,5	132,9
Thassos*	25	2,1	29,6	-14,0	39,4	79,56	27,50	4,5	100,2
Zakinthos	26	6,2	31,9	-4,0	42,2	103,05	25,70	4,5	98,7

*Hors de l'aire du pin d'Alep.

Table 1. Données climatiques et bioclimatiques des 26 stations météorologiques analysées.

La période de sécheresse dure entre trois mois et demi et six mois selon la région (tableau 1). La plus longue période de sécheresse s'observe dans la zone littorale comprise entre Chalkida et Korinthos avec une durée de six mois (début à mi-avril jusqu'au début à mi-octobre). La plus courte s'observe dans les îles nord-ioniennes et la région centro-orientale de l'Eubée, avec une durée de trois mois et demi (mi-mai jusqu'à fin août - début septembre).

L'indice xérothermique (X) varie de 64,2 à 145,2 (tableau 1). La région la plus aride est celle comprise entre Chalkida-Korinthos-Nafplio et des îles du golfe de Saronikos (étage thermo-méditerranéen : $100 < X < 150$). Les pinèdes situées plus au nord et à l'ouest de la Grèce se trouvent dans des conditions moins sèches (étage mésoméditerranéen : $40 < X < 100$).

Les valeurs de Q_2 pour le climagramme d'Emberger (fig. 4) varient entre 50,27 et 156,17. La position des stations analysées permet de situer les forêts du pin d'Alep dans les ensembles bioclimatiques suivants :

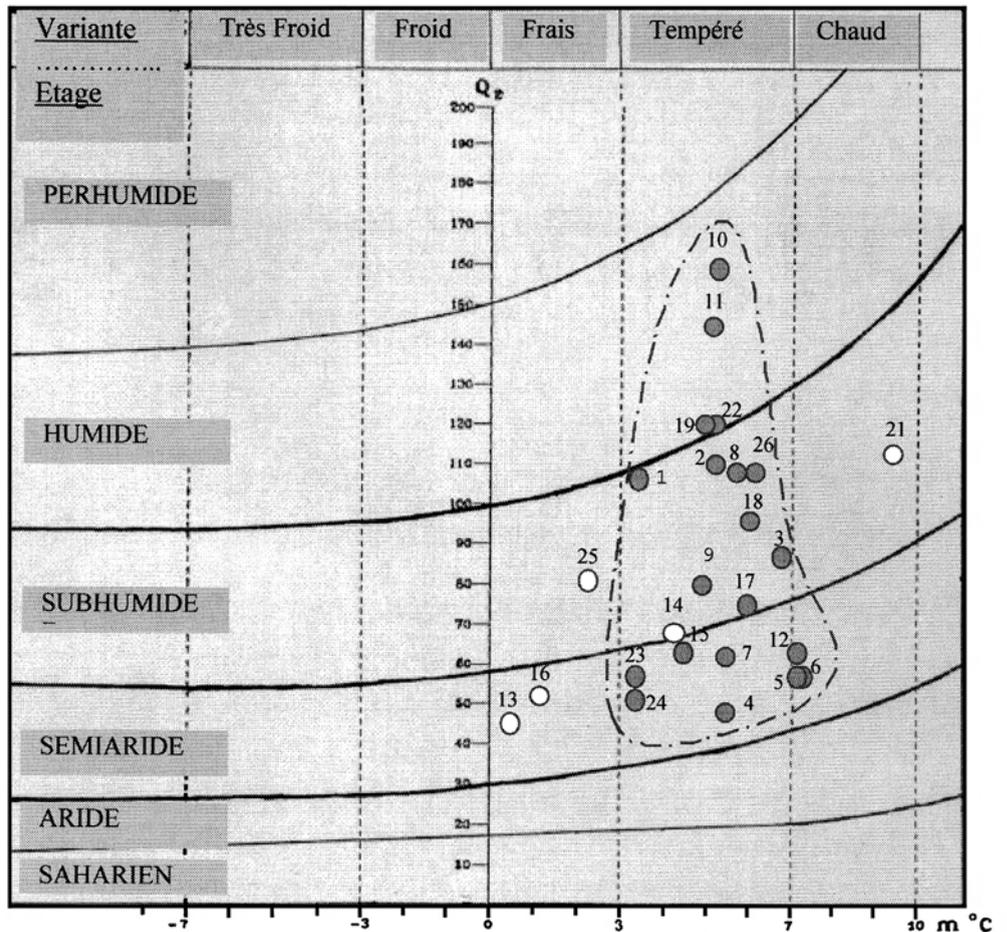
— semi-aride, tempéré dans les régions compris entre Chalkida et Korinthos et localement à Marmaras et chaud dans les îles du golfe de Saronikos ;

— sub-humide tempéré dans le nord, le nord-ouest et le sud du Péloponnèse, les îles sud-ioniennes le nord de l'Eubée et en Chalcidique ;

— humide tempéré dans la région centro-orientale de l'Eubée (Kimi), les îles Sporades, les îles nord-ioniennes, et localement dans certaines régions de l'ouest du Péloponnèse.

De l'analyse en composantes principales (A.C.P) ont été retenus les deux axes factoriels qui expliquent 77 % de la variance. Sur le plan factoriel 1-2 on peut distinguer quatre groupes de stations présentant des paramètres climatiques et bioclimatiques différents (fig. 5). En analysant les projections des variables sur le plan 1-2 (fig. 6), on constate que la composante principale 1 (61 % de la variance) discrimine sur la partie positive les précipitations surtout hivernales et le coefficient Q_2 , alors que dans la partie négative les paramètres de la sécheresse. La composante principale 2 (17 % de la variance) permet de distinguer sur la partie positive les paramètres thermiques et sur la partie négative les précipitations estivales. En tenant compte de la projection des stations météorologiques (fig. 5) et de la projection des variables climatiques et bio-

Figure 4. Climagramme d'Emberger modifié par Gounot et Le Houérou (Daget, 1977b) des 25 stations météorologiques analysées :
 1. Agrinio, 2. Andravida, 3. Edipsos, 4. Elefsina, 5. Elliniko (Athina), 6. Egina, 7. Chalkida, 8. Kalamata, 9. Cassandra, 10. Kimi, 11. Kerkira, 12. Korinthos, 13. Larissa, 14. Limnos, 15. Marmaras, 16. Mikra (Thessaloniki), 17. Nafplio, 18. Patra, 19. Pirgos, 21. Rethimmo, 22. Skopelos, 23. Tanagra, 24. Tatoi, 25. Thassos, 26. Zakynthos.
 La surface en ligne discontinue définit l'aire bioclimatique du pin d'Alep en Grèce ; les stations symbolisées par des points blancs se situent hors de l'aire du pin d'Alep.



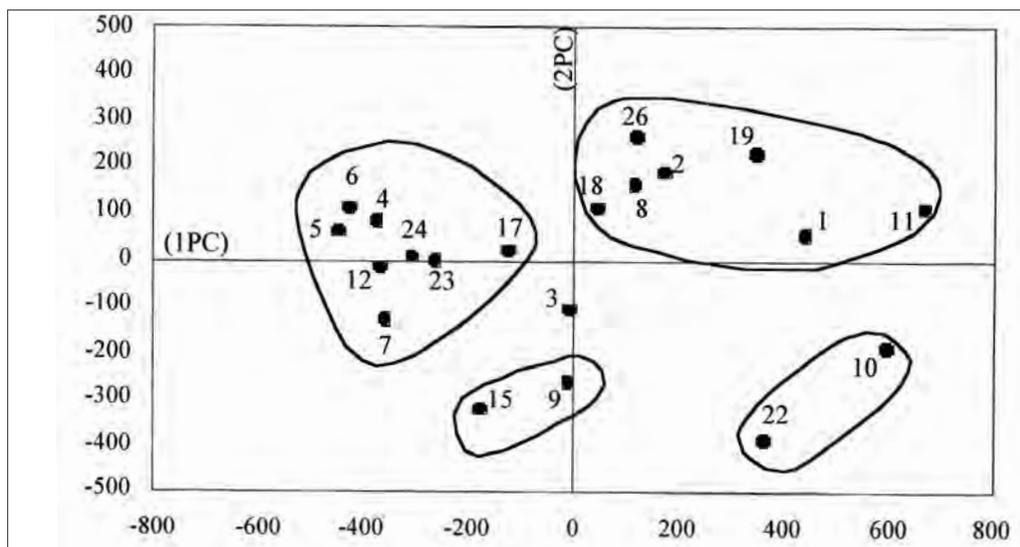
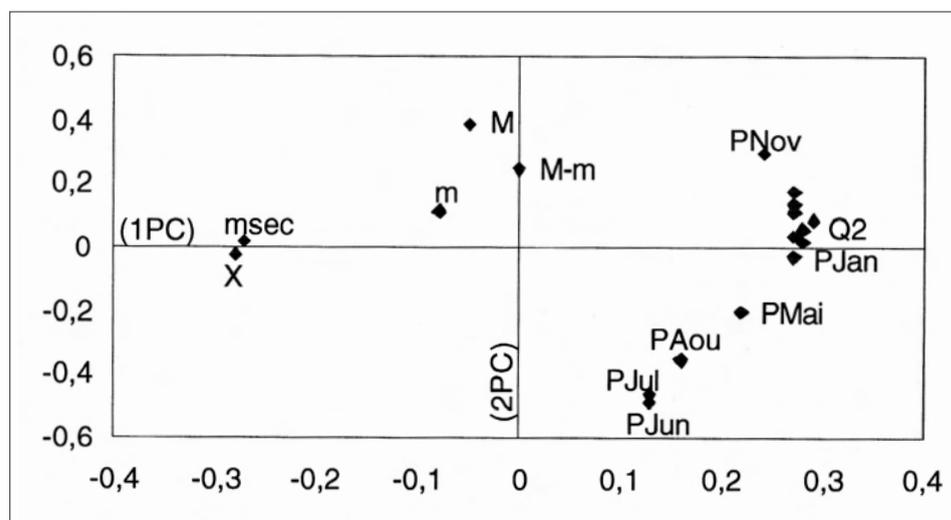


Figure 5. Analyse en composantes principales (A.C.P., axes 1 et 2) correspondant aux 20 stations météorologiques de l'aire du pin d'Alep en Grèce, en fonction des variables climatiques et bioclimatiques. 1. Agrinio, 2. Andravida, 3. Edipsos, 4. Elefsina, 5. Elliniko (Athina), 6. Egina, 7. Chalkida, 8. Kalamata, 9. Kassandra, 10. Kimi, 11. Kerkira, 12. Korinthos, 15. Marmaras, 17. Nafplio, 18. Patra, 19. Pirgos, 22. Skopelos, 23. Tanagra, 24. Tatoi, 26. Zakynthos.

Figure 6. Analyse en composantes principales (A.C.P., axes 1 et 2) des 19 variables climatiques et bioclimatiques : précipitations annuelles (P), précipitations moyennes mensuelles (P_{Jan} à P_{Dec}), moyenne des minima du mois le plus froid (m), moyenne des maxima du mois le plus chaud (M), quotient pluviothermique (Q₂), amplitude thermique (M-m), nombre de mois secs (msec) et indice xérothermique (X).



climatiques (fig. 6) sur le plan factoriel 1-2 on peut donner des interprétations suivantes :

— le groupe A, constitué par les stations situées dans la portion occidentale de l'aire du pin d'Alep, se discrimine surtout par la forte pluviosité annuelle et les précipitations élevées en novembre ;

— le groupe B, formé par les stations présentes dans l'aire des pinèdes au sud-est de la Grèce continentale et des îles du golfe de Saronikos, où la pluviosité est faible, les températures élevées et le phénomène de sécheresse intense ;

— le groupe C, caractérisé par les stations de la portion centro-orientale de l'Eubée et des Sporades, où la pluviosité hivernale et estivale est élevée ;

— le groupe D, composé des stations de Chalcidique où la pluviosité estivale est élevée.

La station 3 située parmi les groupes B et D fait partie d'une zone de transition entre ces deux groupes.

DISCUSSION

L'analyse des résultats a permis de caractériser les forêts grecques de pin d'Alep sur la base des indices et des formules climatiques et bioclimatiques classiques en région méditerranéenne et de mieux cerner l'influence du climat sur la répartition naturelle et le développement de cette espèce en Grèce.

Les précipitations annuelles ne sont pas un facteur limitant l'extension du pin d'Alep en Grèce. En effet, selon Quézel (1986), ce pin se situe à l'échelle circum-méditerranéenne dans des zones où les précipitations sont comprises entre 200 mm et moins de 1 500 mm ; son développement optimal correspondant à la fourchette comprise entre 350 et 700 mm. La grande majorité des pinèdes grecques se trouve donc dans des régions où la pluviosité annuelle est optimale. En fonction des précipi-

tations mensuelles, l'aire du pin d'Alep peut se diviser en quatre zones géographiques caractérisées par des régimes différents. Parmi celles-ci, la région C, qui comprend les forêts de pin d'Alep d'Eubée et des îles Sporades, présente le régime le plus favorable à leur développement. En effet, ces pinèdes très arrosées au début de la période d'activité cambiale, profitent pour leur croissance, des conditions pluviométriques les plus favorables de toute l'aire grecque du pin d'Alep.

Parmi les paramètres thermiques analysés, la moyenne des minima du mois le plus froid (m) et l'amplitude thermique ($M-m$) peuvent également être utilisées pour définir l'extension du pin d'Alep en Grèce. Pour des valeurs de (m) proches ou inférieures à 3 °C, cette espèce commence à être remplacée par des essences plus résistantes au froid : en altitude par le pin de Pallas (*Pinus nigra* subsp. *pallasiana*) et le sapin de Céphalonie (*Abies cephalonica*), et vers le nord et nord-est par le pin brutia (*Pinus brutia*) et les chênes sclérophylles et caducifoliés. Il s'avère donc possible d'interpréter la limite vers le nord et le nord-est de l'aire du pin d'Alep, puisque dans la région de Thessaloniki ($m = 1,3$ °C) et de l'île de Thassos ($m = 2,1$ °C), cette espèce est remplacée par des forêts de pin brutia. Même dans le nord-est de la Chalcidique, où ces deux pins son localement en contact, le pin d'Alep est confiné dans la partie méridionale.

Par contre, la limite est et sud-est du pin d'Alep ne peut pas être expliquée par les seules valeurs de (m) ; effectivement, l'absence de cette espèce et son remplacement par le pin brutia, dans les îles est et sud-est de la mer Egée ne répond pas à ces conditions (Limnos, $m = 4,2$ °C, Rethimno $m = 9,4$ °C). D'autres explications, moins évidentes, doivent être proposées et essentiellement le rôle des facteurs historiques. Rappelons que pour Quézel (1986), le pin d'Alep se rencontre à l'échelle circum-méditerranéenne pour des valeurs de (m) comprises entre -3 et 10 °C, et qu'une telle tolérance, d'ailleurs variable suivant les régions géographiques, doit probablement être interprétée par le polymorphisme génétique que présente cette espèce à l'échelle biogéographique (ex. Calamassi, 1986 ; Boulli *et al.*, 2001). L'examen des températures minimales absolues montrent que pin d'Alep peut supporter, dans certaines conditions, des gelées exceptionnelles (jusqu'à -16 °C) et de courte durée. Mais s'il s'agit de gelées plus longues, des dégâts importants peuvent être causés à cette espèce. En ce qui concerne les températures maximales absolues, ces pinèdes supportent, sans problèmes, des températures supérieures à 40 °C.

Un autre paramètre climatique permettant d'interpréter la limite sud-orientale du pin d'Alep est la conti-

neutralité thermique, liée à l'amplitude thermique ($M-m$). D'après Quézel (1980), cette espèce est favorisée par la continentalité, et la partie occidentale de la mer Egée présente un caractère thermique plus continental que celui de la partie sud-orientale. Enfin, Quézel et Barbero (1992) indiquent que l'absence quasi-totale du pin d'Alep en Méditerranée orientale peut être interprétée comme étant liée à une adaptation moins efficace de cette espèce aux climats locaux (continentalité plus faible, précipitations surtout printanières).

Pour la sécheresse estivale, un prolongement de la période sèche au-delà de cinq à six mois par an n'est pas un facteur limitant l'extension des forêts du pin d'Alep en Grèce. En revanche, une durée inférieure à trois mois et demi, limite son extension surtout en raison de la concurrence des espèces sclérophylles et caducifoliées. Dans ce cas, le pin d'Alep ne subsiste que dans des conditions édaphiques extrêmes : substrats rocheux, calcaires marneux sur fortes pentes, substrats métamorphiques ou calcaires compacts non fissurés. Ceci peut expliquer la diminution de la présence de ces pinèdes dans la région littorale et insulaire du nord-ouest de la Grèce et dans la portion centro-orientale de l'Eubée. Dans ces régions, le pin d'Alep est rare et pratiquement remplacé par les chênes sclérophylles et le maquis haut ; il n'existe qu'en tâches isolées dans les zones les moins favorables au développement des autres espèces. En tenant compte des caractères du bioclimat méditerranéen en fonction de l'indice xérothermique (X), les forêts de pin d'Alep en Grèce entrent dans le thermo- et méso-méditerranéen. D'après Barbero et Quézel (1976), Quézel (1980, 1986), et Quézel et Barbero (1985), les peuplements thermo-méditerranéens du pin d'Alep, au moins sur substrats meubles (marnes et calcaires marneux), doivent être considérés comme climaciques. Par contre, les peuplements méso-méditerranéens de ces pinèdes, sur substrats plus ou moins compacts en particulier au niveau supérieur du *Quercion ilicis*, constituent des groupements paraclimaciques pré-ludant à l'installation des chênes sclérophylles.

La majorité de l'aire bioclimatique de ces pinèdes se partage entre les ensembles semi-aride et sub-humide à variante thermique tempérée. Une partie très limitée de cette aire concerne le bioclimat humide tempéré (fig. 7). Dans le semi-aride, le pin d'Alep constitue la principale essence forestière, et Nahal (1986) le considère d'ailleurs comme une espèce privilégiée de ce bioclimat à l'échelle circum-méditerranéenne. Cependant, du point de vue la production ligneuse, son optimum de développement se trouve dans le bioclimat sub-humide tempéré (Quézel, 1980, 1986 ; Nahal, 1986). Dans les régions à bioclimat

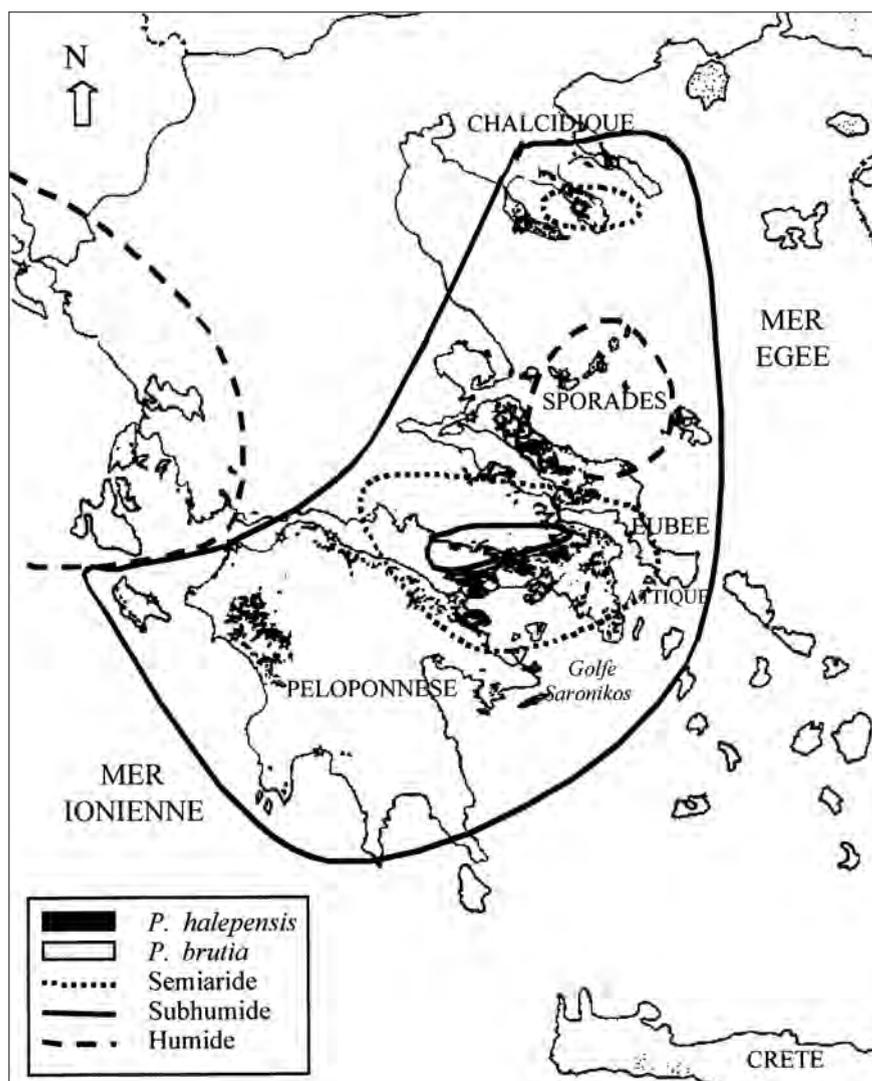


Figure 7. Carte de localisation des ensembles bioclimatiques définis dans l'aire du pin d'Alep en Grèce.

humide, quand la pluviosité est très élevée ($Q_2 > 140$) et dans de bonnes conditions édaphiques, l'extension du pin d'Alep est limitée, en raison de la très forte concurrence des espèces sclérophylles et feuillues. Ces régions, comme il a été déjà discuté précédemment, présentent une période de sécheresse inférieure de 3,5 mois.

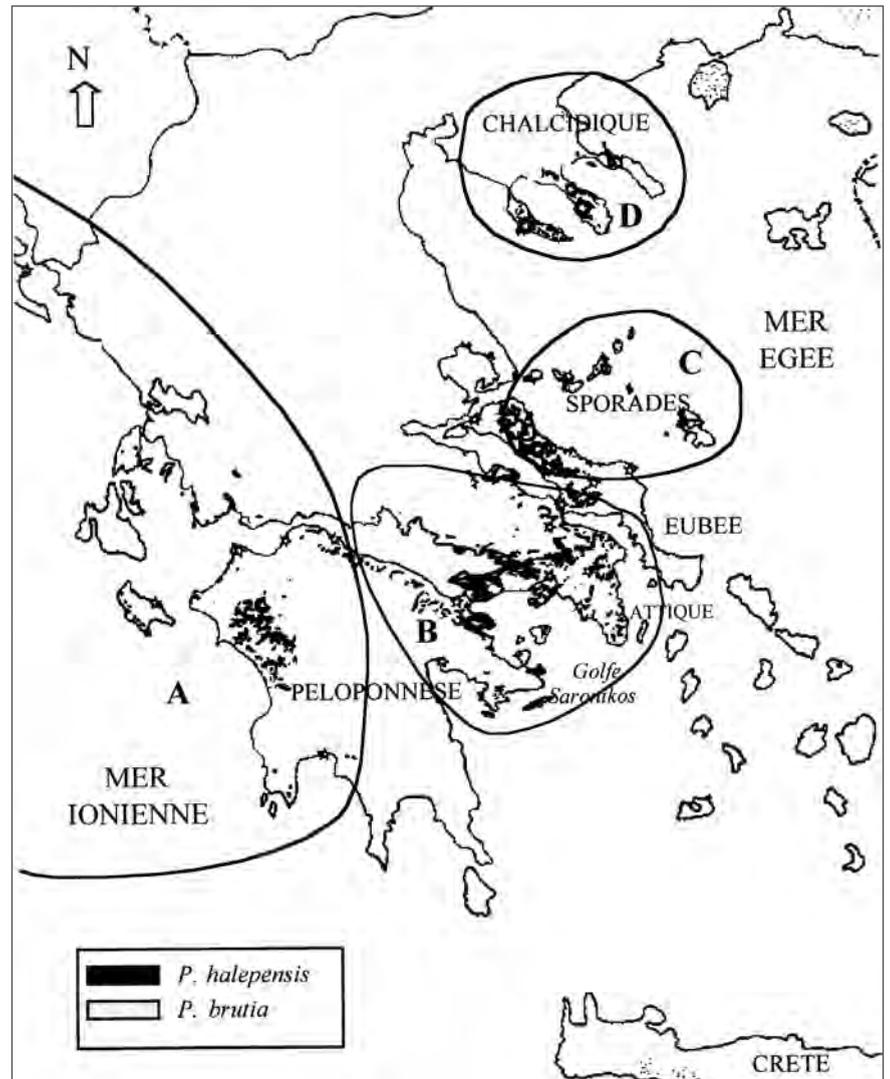
La synthèse des différents résultats par l'analyse en composantes principales permet de subdiviser l'aire globale du pin d'Alep en Grèce, en quatre régions géographiques caractérisées par des paramètres climatiques et bioclimatiques différents : A) l'ouest de la Grèce ; B) le sud-est de la Grèce continentale et les îles du golfe de Saronikos, C) l'est de l'Eubée septentrionale et centrale et les îles Sporades, D) la Chalcidique (fig. 8). Ces zones correspondent à celles définies par l'analyse de la variabilité interannuelle des précipitations et des températures mensuelles de la période 1960-1989. Ces résultats ont été obtenus en utilisant un réseau de 37 stations météorolo-

giques situées à l'intérieure ou à proximité des forêts du pin d'Alep en Grèce (Papadopoulos, 1992). Dans ces quatre ensembles, la réponse de la croissance radiale annuelle du pin d'Alep au climat est différente (Papadopoulos, 2001), ce qui montre une action climatique diversifiée en fonction de l'aire de cette espèce.

CONCLUSION

Le climat représente sans doute l'un des facteurs principaux pour interpréter l'extension et la dynamique du pin d'Alep en Grèce. L'analyse classique des indices et des formules climatiques nous a permis de distinguer les paramètres climatiques et bioclimatiques qui correspondent à l'aire de répartition et au développement du pin d'Alep en Grèce. La synthèse de ces facteurs a mis en

Figure 8. Carte de localisation des quatre régions géographiques (A, B, C et D) pour les forêts de pin d'Alep en Grèce.



évidence des gradients géographiques liés à la variabilité du climat qui ont permis de distinguer, quatre unités caractéristiques des climats régionaux. La caractérisation climatique et bioclimatique de cette espèce au niveau de l'ensemble de son aire de répartition, constitue un élément indispensable pour assurer une gestion optimale de ces forêts qui représentent une valeur sylvigénétique loin d'être négligeable en Grèce.

Cette interprétation peut être plus détaillée si on arrive à intégrer à la fois les facteurs édaphiques et historiques qui rendent compte de la répartition actuelle du pin d'Alep. En effet, la séparation géographique des peuplements de pin d'Alep et de pin brutia à l'est de la mer Égée ne peut pas être seulement expliquée par l'action du climat actuel. Selon Panetsos (1986), la répartition actuelle de deux espèces est le résultat de changements géomorphologiques, orogéniques et climatiques intervenus durant le Tertiaire et le Quaternaire. La formation de la mer Égée

a joué probablement un rôle déterminant dans l'isolement des peuplements du pin d'Alep.

Bibliographie

- AUSSENAC G., 1984. Le cèdre, essai d'interprétation bioclimatique et écophysologique. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 131, *Actual. Bot.*, 2/3/4 : 385-398.
- BAGNOULS F. & GAUSSEN H., 1953. Saison sèche et indice xérothermique. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, 33 : 193-239.
- BAGNOULS F. & GAUSSEN H., 1957. Les climats biologiques et leur classification. *Ann. Géogr.*, 335 : 193-220.
- BARNES B., ZAK D., DENTON S. & SPURR S., 1998. *Forest ecology*, 4th Edition. John Wiley & Sons, 774 p.
- BARBERO M. & QUÉZEL P., 1976. Les groupements forestiers de Grèce centro-méridionale. *Ecol. Médit.*, 2 : 3-86.

- BARBERO M., QUÉZEL P. & LOISEL R., 1990. Les apports de la phytoécologie dans l'interprétation des changements et perturbations induites par l'homme sur les écosystèmes forestiers méditerranéens. *Forêt médit.*, 12 : 194-215.
- BARBERO M., LOISEL R., QUÉZEL P., RICHARDSON D.M. & ROMANE F., 1998. Pines of the Mediterranean basin. In: Richardson, D.M. (ed.), *Ecology and biogeography of Pinus*. Cambridge Univ. Press, New York: 153-170.
- BOULLI A., BAAZILZ M. & M'HIRIT O., 2001. Polymorphism of natural populations of *Pinus halepensis* Mill. in Morocco as revealed by morphological characters. *Euphytica*, 119: 309-316.
- CALAMASSI R., 1986. Caractérisation de quelques provenances de *Pinus halepensis* Mill. sur la base de la structure anatomique et morphologique des aiguilles. *Ann. Sci. For.*, 43 : 281-298.
- DAGET P., 1977a. Le bioclimat méditerranéen : caractères généraux, modes de caractérisation. *Végétatio*, 34 : 1-20.
- DAGET P., 1977b. Le bioclimat méditerranéen : analyse des formes climatiques par le système d'Emberger. *Végétatio*, 34 : 87-103.
- EMBERGER L., 1943. Les limites de l'aire de végétation méditerranéenne en France. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, 78 : 159-180.
- GUIOT J., 1990. Methods and programs of statistics for paleoclimatology and paleoecology. Quantification des changements climatiques : méthodes et programmes. *Monographie n° 1*, INSU, PNEDC, 253 p.
- HELLENIC NATIONAL METEOROLOGICAL SERVICE, 1999. *Climatic data from the meteorological stations operated by the Hellenic Meteorological Service (Period 1955-1997)*. Volume A and B. 260 p.
- MAVROMMATIS G., 1980. *Le bioclimat de la Grèce. Relations entre le climat et la végétation naturelle. Cartes bioclimatiques*. Dassiki Erevna 1. Inst. Rech. For. d'Athènes, 63 p. (en grec).
- MINISTÈRE DE L'AGRICULTURE DE GRÈCE, 1992. *Résultat du premier inventaire national des forêts*. Athènes, 134 p. (en grec)
- NAHAL I., 1962. Le pin d'Alep (*Pinus halepensis* Mill.) : étude taxonomique, phytogéographique, écologique et sylvicole. *Ann. Ecol. Nat. Eaux et Forêts*, Nancy, 19 : 485-685.
- NAHAL I., 1986. Taxonomie et aire géographique des pins du groupe *Halepensis*. In : Options méditerranéennes, CIHEAM I. *Le pin d'Alep et le pin brutia dans la sylviculture méditerranéenne* : 1-9.
- PANETSOS K., 1986. Genetics and breeding in group *halepensis*. *Forêt médit.*, 8 : 5-12.
- PAPADOPOULOS A., 1992. Contribution à l'étude écologique et dendroclimatologique du pin d'Alep (*Pinus halepensis* Mill.) en Grèce. Thèse doct. Sci. Univ. Aix-Marseille III, Marseille, 189 p.
- PAPADOPOULOS A., 2001. Tree ring to climate relationships of Aleppo pine (*Pinus halepensis* Mill.) in Greece. *Ecol. Medit.*, 27: 89-98.
- QUÉZEL P., 1976. Les forêts du pourtour méditerranéen. Notes techniques du MAB 2. In : *Forêts et maquis méditerranéens écologie, conservation et aménagement*. Unesco, Paris : 9-33.
- QUÉZEL P., 1980. Biogéographie et écologie des conifères sur le pourtour méditerranéen. In : Pesson P. (ed.), *Actualités d'Écologie Forestière*. Gauthiers-Villars, Paris : 205-256.
- QUÉZEL P., 1986. Les pins du groupe "*halepensis*", écologie, végétation, écophysologie. In : *Options méditerranéennes*, CIHEAM I. *Le pin d'Alep et le pin brutia dans la sylviculture méditerranéenne* : 11-23.
- QUÉZEL P. & BARBÉRO M., 1985. *Carte de la végétation potentielle de la région méditerranéenne. Feuille n° 1 : Méditerranée orientale*. CNRS, Paris, 69 p. + 1 carte h.-t.
- QUÉZEL P. & BARBÉRO M., 1992. Le pin d'Alep et les espèces voisines : répartition et caractères écologiques généraux ; sa dynamique récente en France méditerranéenne. *Forêt médit.* 13 : 158-170
- RIVAS-MARTINEZ S. & ARMAIZ C., 1984. Bioclimatología y vegetación en la Peninsula Iberica. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 131, *Actual. Bot.*, 2/3/4 : 111-120.

Size structure and dynamics of the common shrubs in Omayed Biosphere Reserve in the western Mediterranean coast of Egypt

Structure et dynamique d'arbustes communs de la Réserve de Biosphère d'Omayed, côte méditerranéenne occidentale de l'Égypte

Yassin M. Al-Sodany

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

Abstract

The population structure of 15 common shrubby species of the Omayed Biosphere Reserve (Egypt) was evaluated in terms of size distribution. These species are 3 phanerophytes (*Lycium europaeum*, *Phlomis floccosa* and *Thymelaea hirsuta*) and 12 chamaephytes (*Anabasis articulata*, *Artemisia herba-alba*, *Artemisia monosperma*, *Arthrocnemum macrostachyum*, *Deverra tortuosa*, *Echiochilon fruticosum*, *Gymnocarpos decander*, *Halocnemum strobilaceum*, *Helianthemum lippii*, *Limoniastrum monopetalum*, *Noaea mucronata* and *Suaeda vera*). The size estimations were used to classify the population of each species into 9 size classes: the first and second classes were chosen to represent the seedling and juvenile stages. The absolute and relative frequency of individuals and mean height, diameter and height to diameter ratio per individual in each size class were also determined. The present study indicated the size structures of the investigated species were belonged to 6 types of size distributions: more or less inverse J-shaped distribution (e.g. *Halocnemum strobilaceum*, *Echiochilon fruticosum* and *Helianthemum lippii*), positively skewed distributions towards the small (i.e. young) individuals (e.g. *Lycium europaeum*, *Arthrocnemum macrostachyum* and *Anabasis articulata*), more or less J-shaped distribution (e.g. *Noaea mucronata* and *Artemisia monosperma*), approximately symmetrical (i.e. bell shaped) distribution (*Phlomis floccosa*), bimodal size distribution (e.g. *Thymelaea hirsuta*, *Limoniastrum monopetalum* and *Suaeda vera*) and more or less stationary size distribution (e.g. *Gymnocarpos decander*, *Deverra tortuosa* and *Artemisia herba-alba*).

Key-words

Population dynamic, population structure, distribution types, desert, juvenile, competition, regeneration.

Résumé

La structure des populations de 15 arbustes communs de la Réserve de Biosphère d'Omayed (Égypte) a été évaluée en terme de distribution de taille. Les espèces étudiées sont 3 phanérophytes (*Lycium europaeum*, *Phlomis floccosa* et *Thymelaea hirsuta*) et 12 chamaephytes (*Anabasis articulata*, *Artemisia herba-alba*, *Artemisia monosperma*, *Arthrocnemum macrostachyum*, *Deverra tortuosa*, *Echiochilon fruticosum*, *Gymnocarpos decander*, *Halocnemum strobilaceum*, *Helianthemum lippii*, *Limoniastrum monopetalum*, *Noaea mucronata* et *Suaeda vera*). Les estimations de taille ont permis de classer les populations de chaque espèce dans 9 classes de taille ; les première et deuxième classes ont été choisies pour représenter les plantules et les étapes juvéniles de ces arbustes. La fréquence absolue et relative des individus et de leur taille ainsi que leur diamètre et le rapport de la taille moyenne sur le diamètre par individu ont été également déterminés dans chaque classe de taille. Cette étude a permis de mettre en évidence différentes structures de taille appartenant à 6 types de distributions : (i) proche d'une distribution "J" inverse (par exemple *Halocnemum strobilaceum*, *Echiochilon fruticosum* et *Helianthemum lippii*), (ii) distribution modifiée comparativement à une distribution "J" formée d'individus juvéniles (par exemple *Lycium europaeum*, *Arthrocnemum macrostachyum* et *Anabasis articulata*), (iii) proche d'une distribution symétrique (par exemple *Noaea mucronata* et *Artemisia monosperma*), (iv) distribution "en cloche" (par exemple *Phlomis floccosa*), (v) distribution bimodale (par exemple *Thymelaea hirsuta*, *Limoniastrum monopetalum* et *Suaeda vera*) et (vi) proche d'une distribution stationnaire (par exemple *Gymnocarpos decander*, *Deverra tortuosa* et *Artemisia herba-alba*).

Mots-clés

Dynamique des populations, structure des populations, types de distribution, désert, juvéniles, compétition, régénération.

INTRODUCTION

The natural vegetation in the desert has to adapt to growth conditions which are characterized by high summer temperature that coincides with shortage of water with the alternation of more humid winter period (El-Kenany, 1995). Desert communities are especially sensitive to natural and human interventions. Many shrubs and trees are of structural and economic importance in the arid regions (Crisp & Lange, 1976). They play an important role in soil protection and stabilization against movement by wind or water, provide a source of forage for animals and fuel for local inhabitants, and have medicinal and potential industrial values (Thalen, 1979).

The structure of a population of plants can be described in terms of ages, sizes and forms of the individuals that compose it (Harper & White, 1974). Since the fecundity and survival of plants is often much more closely related to size than to age (Harper, 1977; Watkinson & White, 1985; Caswell, 1986; Weiner, 1986; Shaltout & Ayyad, 1988), some authors (e.g. Werner & Caswell, 1977; Kirkpatrick, 1984; Caswell, 1986) argued that it is better to classify the life history of plants by size rather than age which is the most widely used classification for unitary organisms. Size differences may be caused directly or through differences in growth rates due to age differences, genetic variation, heterogeneity of resources, herbivory, and competition (Weiner, 1985).

The studies of Ayyad (1976), Abdel Razik (1976), Shaltout (1983), Abdel Razik (1988), Shaltout (1985), Shaltout and Ayyad (1994), and Ayyad and Fakhry (1996) are examples for the studies dealt with the vegetation analysis and species diversity of the western Mediterranean desert in general, and the Omayed Biosphere Reserve in particular. The studies like that of El-Kady (1980), Ayyad and El-Kady (1982), Shaltout and El-Ghareeb (1985) and Abdel Razik *et al.* (1988a, b) dealt with the effect of protection and controlled grazing on the primary productivity of the ecosystem of non-saline depressions in this region. Other studies dealt with the vegetation and landuse using aerial photographs (e.g. Ayyad & Le Floc'h, 1983; Hammouda, 1988) or remote sensing (e.g. Salem, 1989; El-Kenany, 1995).

Little studies has been carried out on the size structure of the shrubby populations in Egypt, in general, and in the western Mediterranean desert, in particular. The study of Shaltout and Ayyad (1988) on the structure and standing crop of Egyptian *Thymelaea hirsuta* populations could be considered the pilot study in this domain. The present study aims at studying the size structure and dynamics of 15 common shrubby populations, in terms of

height, diameter, volume and density, in different habitats in Omayed Biosphere Reserve in the western Mediterranean desert of Egypt. These species are: 3 phanerophytes (*Lycium europaeum*, *Phlomis floccosa* and *Thymelaea hirsuta*) and 12 chamaephytes (*Anabasis articulata*, *Artemisia herba-alba*, *Artemisia monosperma*, *Arthrocnemum macrostachyum*, *Deverra tortuosa*, *Echiochilon fruticosum*, *Gymnocarpos decander*, *Halocnemum strobilaceum*, *Helianthemum lippii*, *Limoniastrum monopetalum* and *Noaea mucronata* and *Suaeda vera*).

STUDY AREA

The study area, the Omayed Biosphere Reserve, is located in the western Mediterranean coastal region of Egypt, 80 km west of Alexandria. Its N-S landscape is differentiated into a northern coastal plain and a southern inland plateau. The coastal plain is characterized by alternating ridges and depressions running parallel to the coast in E-W direction. This physiographic variation leads to the distinction of six types of habitats. These habitats are more or less arranged in the same sequence from the northern Mediterranean coast to the south as follows (fig. 1): coastal ridge which composed mainly of snow-white oolitic calcareous rocks, and overlain by dunes; saline depressions with brackish water and saline calcareous deposits (i.e. salt marshes); non-saline depressions with a mixture of calcareous and siliceous deposits of deep loess; inland ridges which formed of limestone with a hard crystallized crust, and less calcareous than the coastal ridge; inland plateau that characterized by an extensive flat rocky surface and shallow soil; and inland siliceous deposits, sporadically distributed on the inland plateau and occasionally forming dunes, specially in more inland sites.

Climate of this region belongs to the warm coastal desert climate (Meigs, 1973): the warmest summer month (August) has a mean temperature less than 30 °C, and the coldest winter month (January) has a mean temperature above 10 °C; occasional short rainstorms occur mainly in winter (see also Daget, 1977). The ratio of annual precipitation to annual evaporation is between 0.03 and 0.2 (UNESCO, 1977). The comparison of meteorological records in two stations, one near the Mediterranean coast (Burg El-Arab) and the other about 40 km to the south (Dammanhur), demonstrates the N-S climatic gradient in this region (fig. 2). These records indicate the increase in environmental aridity and thermal continentality from the north to the south.

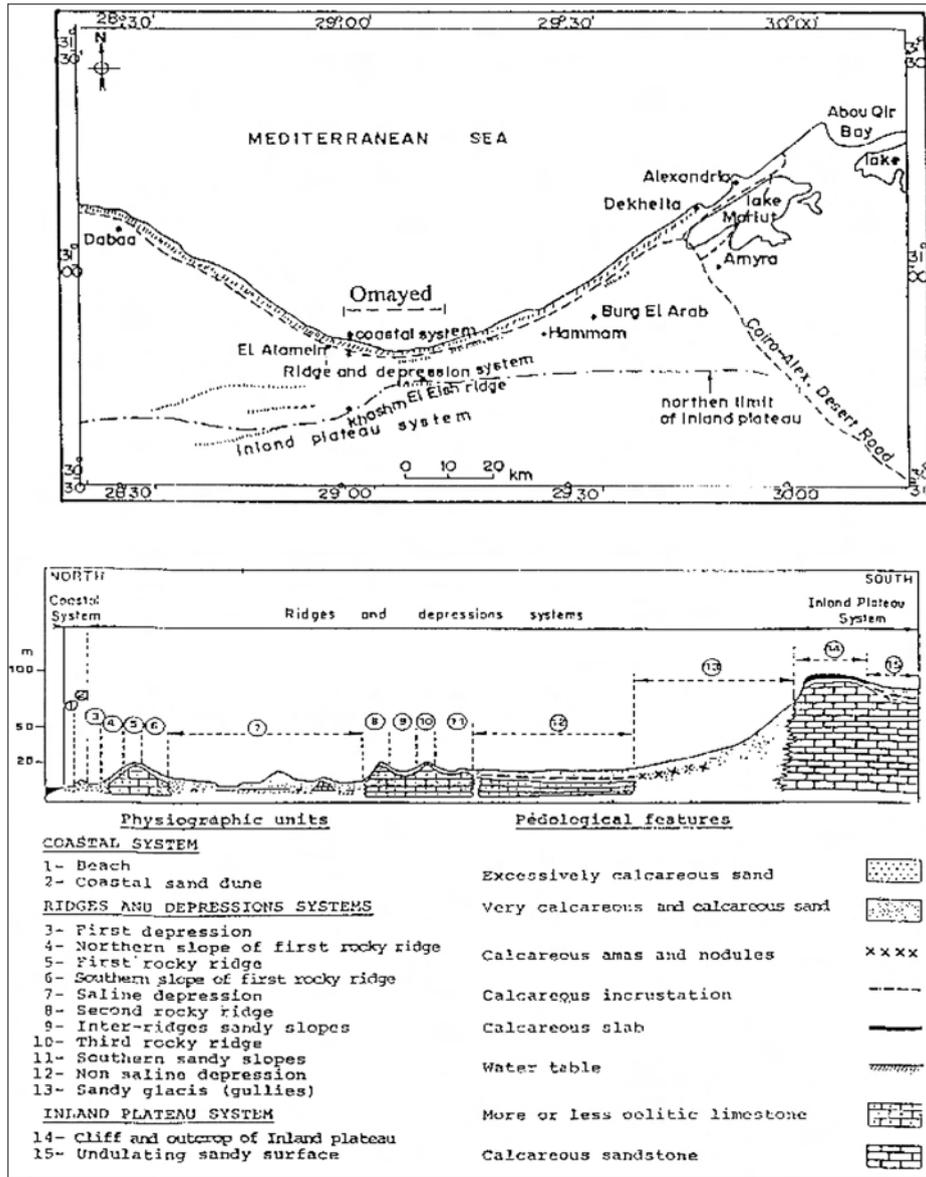


Fig. 1. Physiographic systems of Omayed Biosphere Reserve (Egypt).

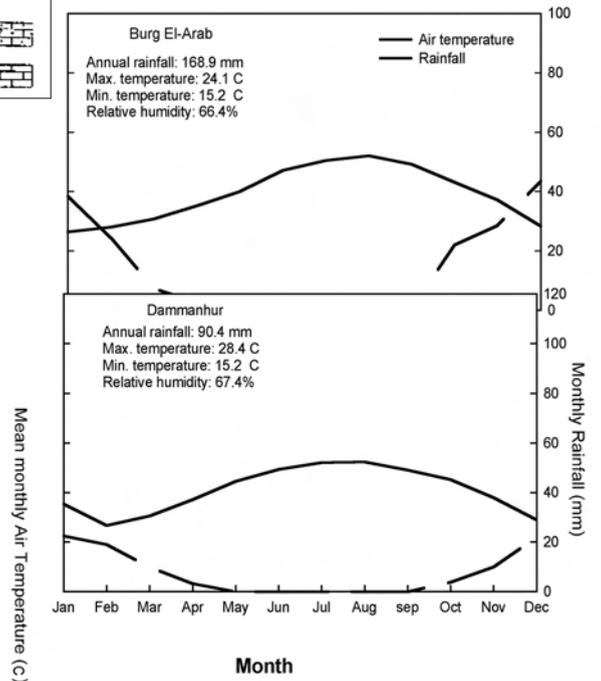


Fig 2. Climate diagram of Burg El-Arab and Dammanhur meteorological stations (after Anonymous 1980).

METHODS

Eleven stands each of 100 x 200 m were selected along N-S transect in the study area to represent the environmental variations of five major habitats that associated with the distribution of 15 common shrubby species (table 1). These species are: 3 phanerophytes (*Lycium europaeum*, *Phlomis floccosa* and *Thymelaea hirsuta*) and 12 chamaephytes (*Anabasis articulata*, *Artemisia herba-alba*, *Artemisia monosperma*, *Arthrocnemum macrostachyum*, *Deverra tortuosa*, *Echiochilon fruticosum*, *Gymnocarpus decander*, *Halocnemum strobilaceum*, *Helianthemum lippii*, *Limoniastrum monopetalum* and *Noaea mucronata* and *Suaeda vera*). The population structure of these species was evaluated in terms of size distribution. For achieving this, the height and mean crown diameter of each individual in the whole stand was measured (based on 2-4 diameter measurements / ind.) and its volume was calculated as a cylinder. The volume estimates were then used to classify population into 9 size classes: the first (<1dm³ for shrubs and < 0.4 dm³ for shrublets) and second (1-10 dm³ for shrubs and 0.4-0.8 dm³ for shrublets) classes were chosen to represent the seedling and juvenile

stages. The size index of each individual was calculated as the average of its height and diameter $\{(H+D)/2\}$. The absolute and relative frequency of individuals and mean height, diameter and height to diameter ratio per individual in each size class were then determined (Shaltout & Ayyad, 1988).

RESULTS

The relationships between the individual heights and diameters of the 15 studied species are simple linear with r values range between 0.173 for *Arthrocnemum macrostachyum* and 0.883 for *Thymelaea hirsuta*. On the other hand, the mean of height to diameter ratio varies between 0.3 for *Suaeda vera* and 1.3 for *Thymelaea hirsuta* (table 2). With regard to the density of individuals, the population of *Artemisia monosperma* has the highest density in the habitat of inland siliceous deposits and non-saline depressions (40,000 and 20,320 ind./ha, respectively), while the population of *Phlomis floccosa* had the lowest density in the habitat of inland ridges (59 ind./ha) (table 3).

Species	Family	Life form	Floristic category	Uses
<i>Lycium europaeum</i> L.	Solanaceae	Ph	ME	FU, HF
<i>Phlomis floccosa</i> D, Don	Labiatae	Ph	ME	ME
<i>Thymelaea hirsuta</i> (L.) Endl.	Thymelaeaceae	Ph	ME+SA	GR, FU, ME, OT
<i>Anabasis articulata</i> (Frossk.) Moq.	Chenopodiaceae	Ch	SA+IT	GR, FU, OT
<i>Artemisia herba-alba</i> Asso	Compositae	Ch	IT	GR, FU, ME, HF
<i>Artemisia monosperma</i> Delile	Compositae	Ch	ME+SA	GR, ME, OT
<i>Arthrocnemum macrostachyum</i> (Moric.) K. Koch	Chenopodiaceae	Ch	ME+SA	GR, FU, OT
<i>Deverra tortuosa</i> (Desf.) DC.	Umbelliferae	Ch	SA	GR, ME, HF, OT
<i>Echiochilon fruticosum</i> Desf.	Boraginaceae	Ch	SA	GR, FU
<i>Gymnocarpus decander</i> Forssk.	Caryophyllaceae	Ch	SA	GR, FU
<i>Halocnemum strobilaceum</i> (Pall.) M. Bieb.	Chenopodiaceae	Ch	ME+SA+IT	GR, FU, OT
<i>Helianthemum lippii</i> (L.) Dum. Cours.	Cistaceae	Ch	SA+SU	GR
<i>Limoniastrum monopetalum</i> (L.) Bioss.	Plumbaginaceae	Ch	ME	
<i>Noaea mucronata</i> (Forssk.) Asch. & Schweinf.	Chenopodiaceae	Ch	ME+IT	
<i>Suaeda vera</i> Forssk. ex J.F. Gmel.	Chenopodiaceae	Ch	ME+SA+ES	GR, OT

Table 1. Characteristics of the sampled species. Life forms are: Ph: phanerophytes and Ch: chamaephytes. The floristic categories are: ME: Mediterranean, SA: Saharabian, SU: Sudanian, ES: Euro-Sibarian, and IT: Irano-Turanian. The uses are: GR: grazing, FU: fuel, ME: medicinal use, HF: human food and OT: other uses.

Species	N	H (cm)	D (cm)	H:D	Size index (cm)	r	Volume (dm ³)
<i>Lycium europaeum</i>	111	21.3 13.7	53.6 52.7	0.6 0.5	37.5 31.6	0.712	171.3 575.7
<i>Phlomis floccosa</i>	118	44.0 19.7	69.0 38.1	0.8 0.4	56.5 27.5	0.779	287.7 442.2
<i>Thymelaea hirsuta</i>	322	46.0 34.1	50.7 49.5	1.3 0.7	48.4 40.6	0.883	372.5 990.1
<i>Anabasis articulata</i>	453	18.7 11.1	38.0 33.6	0.7 0.5	28.3 21.5	0.786	69.2 251.0
<i>Artemisia herba-alba</i>	145	14.7 7.7	18.3 9.3	0.9 0.4	16.5 7.8	0.692	6.4 8.5
<i>Artemisia monosperma</i>	814	21.2 11.5	28.3 21.3	1.0 0.8	24.7 15.5	0.776	32.7 72.2
<i>Arthrocnemum macrostachyum</i>	97	10.9 4.2	22.3 21.3	0.7 0.5	16.6 11.2	0.173	8.9 26.4
<i>Deverra tortuosa</i>	309	12.3 7.5	19.9 12.4	0.7 0.3	16.1 9.4	0.767	8.8 20.5
<i>Echiochilon fruticosum</i>	73	8.1 4.2	11.9 5.2	0.7 0.4	10.9 4.6	0.267	1.2 0.1
<i>Gymnocarpos decander</i>	319	13.1 6.6	20.0 13.3	0.8 0.5	16.6 9.1	0.627	8.2 15.2
<i>Halocnemum strobilaceum</i>	207	16.1 7.2	61.9 60.1	0.8 1.0	39.0 32.5	0.656	127.3 237.5
<i>Helianthemum lippii</i>	94	3.9 2.6	6.7 10.3	0.8 0.5	6.2 11.1	0.582	0.2 0.3
<i>Limoniastrum monopetalum</i>	172	19.1 10.8	109.2 115.7	0.5 0.6	64.1 61.1	0.568	574.6 1520
<i>Noaea mucronata</i>	213	17.9 9.4	32.9 27.8	0.9 0.9	25.4 17.0	0.569	35.5 69.6
<i>Suaeda vera</i>	94	15.1 8.7	66.8 38.3	0.3 0.2	40.9 22.1	0.622	97.9 171.9

Table 2. Mean (the first line) and standard deviation (the second line) of the dimensions of the 15 common shrubs in Omayed Biosphere Reserve. N: number of individuals, H: height, D: diameter, r: simple linear regression coefficient between height and diameter.

Species	SM	SD	ND	IR	IP	IS	Mean
<i>Lycium europaeum</i>		263		150	975		463 ± 447
<i>Phlomis floccosa</i>				59			59
<i>Thymelaea hirsuta</i>		250		419	1 332	550	717 ± 739
<i>Anabasis articulata</i>				638	2 232	1 125	1 557 ± 1 256
<i>Artemisia herba-alba</i>				775	263		604 ± 305
<i>Artemisia monosperma</i>			20 320			40 000	20 320 ± 11 633
<i>Arthrocnemum macrostachyum</i>	2 425						2 425
<i>Deverra tortuosa</i>				494	1 494		994 ± 1 200
<i>Echiochilon fruticosum</i>					613	600	607 ± 9
<i>Gymnocarpos decander</i>				919	1 075		997 ± 451
<i>Halocnemum strobilaceum</i>	5 175						5 175
<i>Helianthemum lippii</i>				100	538		392 ± 264
<i>Limoniastrum monopetalum</i>		2 150					2 150
<i>Noaea mucronata</i>				225	1 219		888 ± 696
<i>Suaeda vera</i>	2 350						2 350

Table 3. Density (ind./ha.) of the 15 common shrubs in Omayed Biosphere Reserve. The habitats are: SM: salt marshes, SD: saline depressions, NS: non-saline depressions, IR: inland ridges, IP: inland plateau and IS: inland siliceous deposits.

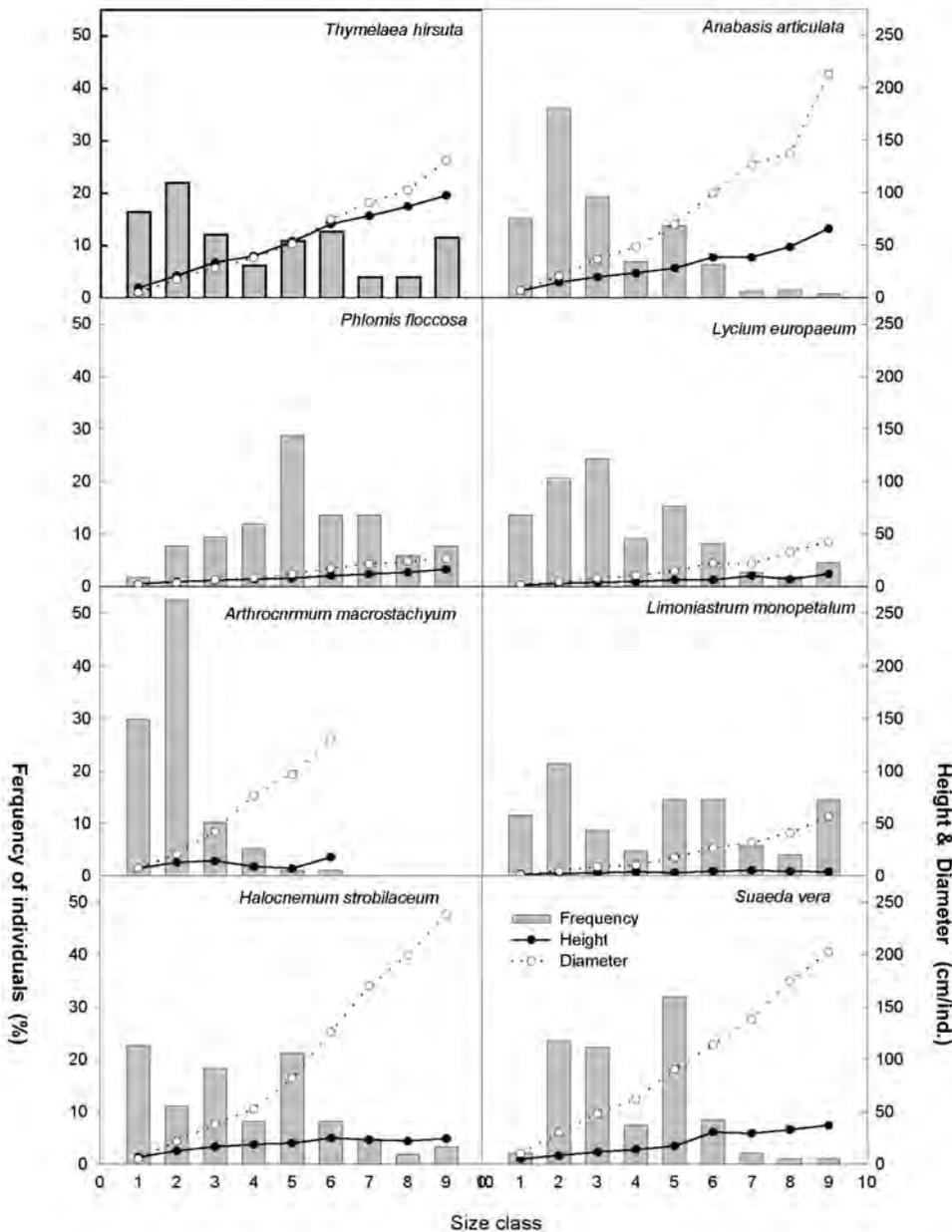


Fig 3a. Size-frequency distribution for the populations of 8 shrubby species in Omayed Biosphere Reserve. The ranges of size classes are: 1: <1; 2: 1-10; 3: 10-30; 4: 30-50; 5: 50-200; 6: 200-400; 7: 400-600; 8: 600-800 and 9: >800 dm³.

The diagrams illustrating the size distribution of the 15 examined species approximate one of the following size distributions (fig. 3 a and b):

1. More or less inverse J-shaped distribution (*Halo-cnemum strobilaceum*, *Echiochilon fruticosum* and *Helianthemum lippii*);
2. Positively skewed distribution towards the small (i.e. young) individuals (*Lycium europaeum*, *Arthrocnemum macrostachyum* and *Anabasis articulata*);
3. More or less J-shaped distribution (*Noaea mucronata* and *Artemisia monosperma*);
4. Approximately symmetrical (i.e. bell shaped) distribution (*Phlomis floccosa*);

5. Bimodal size distribution (*Thymelaea hirsuta*, *Limoniastrum monopetalum* and *Suaeda vera*);
6. More or less stationary size distribution (*Gymnocarpus decander*, *Deverra tortuosa* and *Artemisia herba-alba*).

DISCUSSION

The volume is particularly convenient measure for the size of shrubby species in the deserts, but it is important to measure a wide range of volumes that represent the

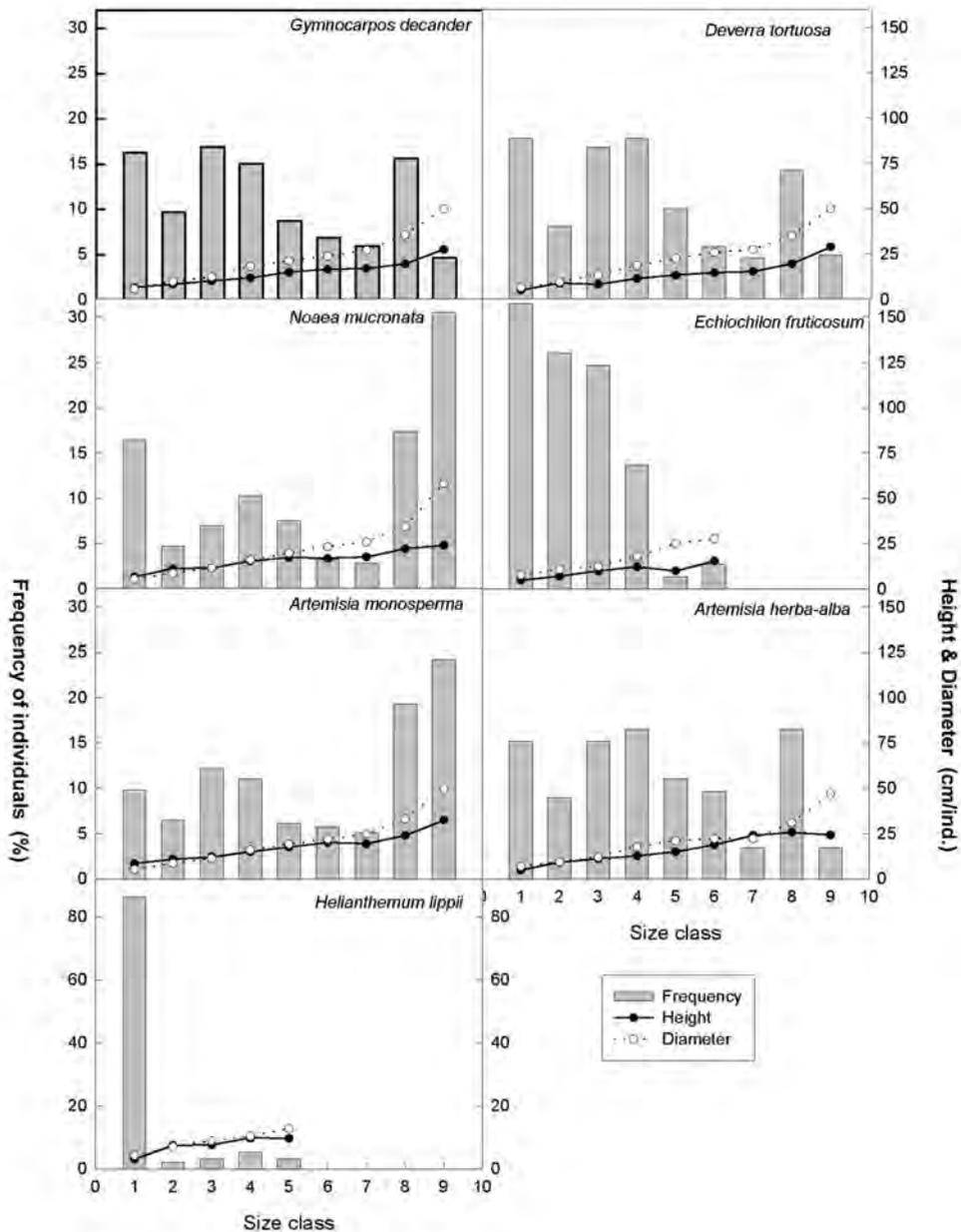


Fig 3b. Size-frequency distribution for the populations of 7 shrublets in Omayed Biosphere Reserve. The ranges of size classes are: 1: <0.4; 2: 0.4-0.8; 3: 0.8-2; 4: 2-4; 5: 4-6; 6: 6-8; 7: 8-10; 8: 10-30 and 9: >30 dm^3 .

size structure of the sampled species in order to avoid extrapolation. As many woodlands are heterogenous, misleading results may be obtained if small samples are measured (Shaltout & El-Ghareeb, 1985; Shaltout & Ayyad, 1990).

Size differences in plant populations may be caused directly or through differences in growth rates due to age difference, genetic variation, heterogeneity of resources, herbivory, and competition (Weiner, 1985). In the present study, some species had inverse J-shaped distribution (*Halocnemum strobilaceum*, *Echiochilon fruticosum* and *Helianthemum lippii*) or positively skewed (*Lycium euro-*

paeum, *Arthrocnemum macrostachyum* and *Anabasis articulata*) size distributions towards the small (i.e. young) individuals. These may represent rapidly growing populations with high reproductive capacity. Such distributions may indicate also a high juvenile mortality (Harper, 1977), but nevertheless, they seem to represent long-term stability, since in most stable populations one would expect an excess of juvenile over mature individuals (Crisp & Lange, 1976; Goldberg & Turner, 1986; Shaltout & Ayyad, 1988). Moreover, some of these species (*Echiochilon fruticosum* and *Helianthemum lippii*) were indicated as the most palatable in the study area, where *Helianthemum lippii* contri-

buted 19 % and *Echiochilon fruticosum* 13 % to the diet of grazing animals (Abed-Razik *et al.* 1988a, b). The cumulative effect of grazing is evidenced by signs such as pale unnatural color of herbage, reduced height of growth and reduced volume and biomass of individual plant and plant life per unit area. Furthermore, Gray (1975) reported that the positively skewed distribution is indicative of a self-perpetuating species, with markedly more frequency of the smaller (younger) size classes. Similar conclusion was made by Shaltout and Ayyad (1988).

The bell-shaped size distribution of *Phlomis floccosa* indicated comparable representation of the juvenile and mature individuals. If current situation continues, a reduction in population size of this species is expected in the future. Similar results were reported by Shaltout and Mady (1993) in their study on the size distribution of *Lycium shawii* in Central Saudi Arabia. The J-shaped distribution of *Noaea mucronata* and *Artemisia monosperma* indicated the dominance of mature individuals over the juvenile ones. This distribution characterizes a declining populations, because the population has a large proportion of larger individuals than smaller ones (i.e. limited regeneration capacity). This may indicate that the recruitment of this species is rare which may be related to hyperaridity and low fertility. Also the soil of the inland plateau and inland siliceous deposits, in which these species are dominant, had the lowest contents of almost soil variables (Shaltout, 1983).

Bimodal size distribution may result from initially unimodal size distribution when there is discontinuous variation in exponential growth rates among individuals. Normally distributed variation in exponential growth rates will not produce bimodality. Sources of discontinuous variation may be genetic and/or environmental heterogeneity, or dominance-and- suppression competition. Such competition may be considered asymmetric because the resulting negative effects are experienced only by the smaller plants (Huston, 1986). In the present study, three species had a bimodal size distribution (*Thymelaea hirsuta*, *Limoniastrum monopetalum* and *Suaeda vera*). These species contribute more than 77 % of the total plant cover in this area (Shaltout & El-Ghareeb, 1992) which leads to dominance- and- suppression competition among individuals in which large plants preempt resources such as water in deserts and suppress the growth of small plants. Also, Shaltout and Ayyad (1988) described a discontinuous plant size distribution in *Thymelaea hirsuta* and attributed this to the annual variability of precipitation, which may cause variable input of new seedling to the population each year. as a further support for this, El-

Keblawy *et al.* (1997) reported that the population growth rates of this species varied significantly by habitat and over time.

The height/diameter ratio gives an idea about the growth habit of the plant. In the present study, this ratio is less than unity for most species which means that the individual diameter exceeds, in average, its height and hence individuals of these species tends to expand horizontally rather than vertically. This may be a strategy of the desert trees and shrubs in order to provide safe sites for their self-regeneration, as the horizontal expansion usually provides shade, which leads to decrease the severe heating effect and increase the soil moisture (Shaltout & Mady, 1993). Such conclusion needs further verification on several desert woody populations in different regions.

Artemisia monosperma in the area of the present study has the highest average density than the other species. Although this species was recorded in the earlier studies in this region (Abel-Razik, 1976; Shaltout, 1983), but it was not so dominant as in the present days. It usually inhabits the deep semi-stabilized sand that has been accumulated in the study area due to some natural and man-made activities. The recent man-made activities in this region include the digging of new canal which lead to move a huge amount of sand that become a fresh start for the population of *Artemisia monosperma* in this region. Other activities include the annual multinational maneuver which lead to disturb the stabilized sandy formations in the study area.

CONCLUSION

In Omayed Biosphere Reserve, the population of *Artemisia monosperma* has the highest density in the habitat of inland siliceous deposits and non-saline depressions, while the population of *Phlomis floccosa* had the lowest density in the habitat of inland ridges. Six types of size distributions of the investigated species were indicated in the present study: more or less inverse J-shaped, positively skewed distributions towards the small (i.e. young) individuals, more or less J-shaped, approximately symmetrical (i.e. bell shaped), bimodal and more or less stationary size distributions. The study area needs further studies for assessing the regeneration capacity of the populations of some noteworthy, rare and threatened species in terms of natality, mortality, survival and growth rates.

ACKNOWLEDGMENTS

This study was carried out within the framework of the ROSELT/OSS programs Project (Long Term Ecological Monitoring Observatories Network). The author wishes to thank Prof. Dr. M. Abdel-Razik, the project principal investigator of this program in Egypt for his help. The author wishes also to thank Prof. Dr. K.H. Shaltout for kindly support, encouragement and reviewing the manuscript and Mr. E.M. Eid for his helping in the field work.

References

ABDEL RAZIK, M.S., 1976. *A study on the vegetation composition, productivity and phenology in a Mediterranean desert ecosystem*. M.Sc. Thesis, Alex. Univ. 89 p.

ABDEL RAZIK, M., 1988. Preference of grazing mammals for forage species and their nutritive value in a Mediterranean desert ecosystem (Egypt). *J. Arid Envir.*, 15: 297-305.

ABDEL RAZIK, M., AYYAD, M. & HENEIDY, S., 1988a. Phytomass and mineral composition in range biomass of a Mediterranean ecosystem (Egypt). *Acta Oecol. Oecol. Plant.*, 9: 359-370.

ABDEL RAZIK, M., AYYAD, M. & HENEIDY, S., 1988b. Preference of grazing mammals for forage species and their nutritive value in a Mediterranean desert ecosystem (Egypt). *J. Arid Envir.*, 15: 297-305.

ALLEN, S.E., GRIMSHAW, H.M., PARKINSON, J.A. & QUARMBY, C., 1974. *Chemical analysis of ecological materials*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 565 p.

ANONYMOUS, 1980. *Climatic normals for the Arab Republic of Egypt up to 1975*. Ministry of Civil Aviation, Meteorological Authority, General Organization for Governmental printing Offices, Cairo, 433 p.

AYYAD, M.A., 1976. Vegetation and environment of the western Mediterranean coastal land of Egypt. IV: The habitat of non-saline depressions. *J. Ecol.*, 64: 713-722.

AYYAD, M.A. & EL-KADY, H.F., 1982. Effect of protection and controlled grazing on the vegetation of a Mediterranean desert ecosystem in Northern Egypt. *Végétatio*, 4: 129-139.

AYYAD, M.A. & LE FLOCH, E., 1983. *An ecological assessment of renewable resources for natural agricultural development in the western Mediterranean coastal region of Egypt*. Case study: El-Omayed Test Area. Academy of Scientific Research and Technology, Cairo & CNRS-CEPE, Montpellier, 104 p.

AYYAD, M.A. & FAKHRY, M., 1996. Plant biodiversity in the western Mediterranean desert of Egypt. *Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie*, 25: 65-76.

CASWELL, H., 1986. Life cycle models for plants. *Lectures on Mathematics in the Life Sciences*, 18: 171-233.

CRISP, M.D. & LANGE, R.T., 1976. Age structure, distribution and survival under grazing of the arid-zone shrub *Acacia burkitii*. *Oikos*, 27: 86-92.

DAGET, P., 1977. Le bioclimat méditerranéen: analyse des formes climatiques par le système d'Emberger. *Végétatio*, 34: 87-103.

EL-KADY, H.F., 1980. *Effect of grazing pressure and certain ecological parameters on some fodder plants of the Mediterranean coast of Egypt*. M.Sc. Thesis, Fac. Sci., Tanta Univ., Tanta, 97 p.

EL-KEBLAWY, A., SHALTOUT, K.H., LOVETT-DOUST, J & RAMADAN, A., 1997. Population dynamics of an Egyptian desert shrub, *Thymelaea hirsuta*. *Can. J. Bot.*, 75: 2027-2037.

EL-KENANY, I.T., 1995. *A study on the vegetation and land-use in Omayed Biosphere Reserve*. Thesis, M.Sc. Fac. Sc., Alex Univ., 113 p.

GOLDBERG, D.E. & TURNER, R.M., 1986. Vegetation change and plant demography in permanent plots in the Sonoran desert. *Ecology*, 67: 695-712.

GRAY, B., 1975. Size-composition and regeneration of *Araucaria* stands in New Guinea. *J. Ecol.*, 63: 273-289.

HAMMOUDA, S.A.K. 1988. *A study of vegetation and land-use in the western Mediterranean desert of Egypt*. Ph.D., Thesis, Alex Univ., 194 p.

HARPER, J.L., 1977. *Population biology of plants*. Academic Press, London, 892 p.

HARPER, J.L. & WHITE, J., 1974. The demography of plants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 5: 419-463.

HUSTON, M., 1986. Size bimodality in plant populations: an alternative hypothesis. *Ecology*, 67: 265-269.

JACKSON, M.L., 1962. *Soil chemical analysis*. Constable and Co. Ltd, London, 498 p.

KIRKPATRICK, M. 1984. Demographic models based on size, not age, for organisms with indeterminate growth. *Ecology*, 65: 1874-1884.

MEIGS, P., 1973. World distribution of coastal deserts. In: David, H.K. & Wiloon A.Z. (eds.), *Costal deserts: their natural and human environment*. Univ. of Arizona Press, Tucson: pp. 3-13.

SALEM, B., 1989. *Remote sensing of vegetation and land-use in the north western desert of Egypt*. Ph.D., Alex Univ., 245 p.

SHALTOUT, K.H., 1983. *An ecological study of Thymelaea hirsuta (L.) Endl. in Egypt*. Ph.D. Thesis, Fac. Sci. Tanta Univ., 165 p.

SHALTOUT, K.H., 1985. On the diversity of the vegetation in the western Mediterranean coastal region of Egypt. *Proc. Egypt. Bot. Soc.*, 4: 1355-1376.

SHALTOUT, K.H. & EL-GHAREEB, R. 1985. Effect of protection on the phytomass and primary production of ecosystems of western Mediterranean desert of Egypt. In: *Ecosystem of non-saline depressions*. *Bull. Fac. Sci. Univ. Alex.*, 25: 109-131.

SHALTOUT, K.H. & AYYAD, M.A., 1988. Structure and standing crop of Egyptian *Thymelaea hirsuta* populations. *Végétatio*, 74: 137-142.

- SHALTOUT, K.H. & AYYAD, M.A., 1990. Size-phytomass relationships of *Thymelaea hirsuta* (L.) Endl. in Egypt. *Egypt. J. Bot.*, 33: 133-140.
- SHALTOUT, K.H. & EL-GHAREEB, R., 1992. Diversity of the salt marsh plant communities in the western Mediterranean region of Egypt. *J. Univ. Kuwait (Sci.)*, 19: 75-83.
- SHALTOUT, K.H. & MADY, M.A., 1993. Current situation of the raudha's woody plant populations in the Central Saudi Arabia. *Feddes Repertorium*, 104: 503-509.
- SHALTOUT, K.H. & AYYAD, M.A., 1994. Phytosociological behavior of *Thymelaea hirsuta* (L.) Endl. in Egypt. *Flora*, 189: 193-199.
- THALEN, D.C.P., 1979. *Ecology and utilization of desert shrub rangelands in Iraq*. Junk Publishers, The Hague.
- UNESCO, 1977. Map of the world distribution of arid regions. *MAB Technical Notes*, 7, Paris.
- WATKINSON, A.R. & WHITE, J., 1985. Some life history consequences of modular construction in plants. *Phil. Trans. R. Soc. London B*, 313: 31-51.
- WEINER, J., 1985. Size hierarchies in experimental populations of annual plants. *Ecology*, 66: 743-752.
- WEINER, J., 1986. How competition for light and nutrients affects size variability in *Ipomoea tricolor* populations. *Ecology*, 67: 1425-1427.
- WERNER, P.A. & CASWELL, H., 1977. Population growth rates and age vs. stage distribution models for teasel (*Dipsacus sylvestris* Huds.) *Ecology*, 58: 1103-1111.
- WRIGHT, G.H., 1939. *Soil analysis*. Marby Co., London.

Phytostructural analysis of the vegetation in an agroecosystem of the north of Portugal

I. A resistance and resilience approach

Analyse phytostructurale de la végétation dans un agroécosystème du nord du Portugal

I. Considérations sur la résistance et la résilience

A. L. Crespi¹, M. Santos¹, A. Monzón², A. Castro¹, C. P. Fernandes¹, A. Pereira¹,
M. J. Fernandes³, S. Bernardos & F. Amich⁴

1. Herbarium/Botanic Garden, Departamento de Engenharia Biológica e Ambiental, Universidade de Trás-os-Montes e Alto Douro, ap.1013, 5001-911 Vila Real (Portugal), E-mail: acrespi@utad.pt

2. Departamento de Florestal, Universidade de Trás-os-Montes e Alto Douro, ap.1013, 5001-911 Vila Real (Portugal)

3. Departamento de Protecção de Plantas, Universidade de Trás-os-Montes e Alto Douro, ap.202, 5001-911 Vila Real (Portugal)

4. Departamento de Botánica, Universidad de Salamanca, 37007 Salamanca (Spain)

Abstract

This study discusses the application of a phytostructural methodology to characterize the structure of the vegetation in the area of Vila Real (Northern Portugal). With this objective, eight different types of plant communities representative of the apparent states of the successional process present in this area were selected.

The phytostructural methodology was elaborated from three types of structural basic matrices: diversity, abundance and cover. The data obtained were collected in a contingency matrix, which was the object of a statistical multivariate analysis. Three structural tendencies emerged from this analysis. With the aim of characterizing the stability of their respective structures, the results are discussed in terms of resistance and resilience, according to the Highest Expressive Amplitude (HEA) concept and using the intra- and inter-communitary structural dynamic as the structural parameters.

Key-words

Structure of vegetation, expressive capacity, multivariate analysis, academic instruction.

Résumé

L'analyse phytostructurale est la méthodologie utilisée dans le cours de Phytogéographie et Phytosociologie de la 3^e année du cours de Génie de l'Environnement de l'Université de Trás-os-Montes e Alto Douro (Vila Real, Portugal). Ce travail est un exemple de la méthodologie créée par les étudiants pendant deux années académiques (1999-2000 et 2000-2001) destinée à caractériser la structure de la végétation qui se développe autour de la ville de Vila Real (nord du Portugal). Dans ce but, huit types différents de communautés végétales représentatives du processus de succession d'états apparents de cette zone ont été choisis.

La méthodologie phytostructurale a été élaborée en considérant trois matrices de base correspondant à la diversité, la quantité et la couverture. Les données obtenues ont été rassemblées dans une matrice de contingence, qui a fait l'objet d'une analyse statistique multivariée. Finalement les résultats obtenus ont été discutés selon l'approche de l'"amplitude expressive la plus élevée" et en considérant la dynamique intra- et intercommunautaire comme étant les paramètres structuraux nécessaires pour décrire les combinaisons floristiques de la végétation étudiée.

L'objectif de ce travail a été de vérifier la possibilité d'utiliser la méthodologie phytostructurale dans les classes pratiques et, en même temps, de discuter les résultats obtenus de façon à pouvoir établir un schéma de gestion pour la zone analysée.

Mots-clé

Structure de la végétation, capacité expressive, analyse multivariée, formation académique technique.

INTRODUCTION

The debate about the importance of specific diversity in the control of the stability of plant communities (Bender *et al.*, 1998; Grime, 1998; Harrison, 1999; Lavorel, 1999; Petraitis, 1999; McCann, 2000; Chapin III *et al.*, 2000; Fonseca & Ganade, 2001) involves the structural characterization of vegetation. Two different perspectives can be applied regardless of the structural behaviour of the vegetation: the deterministic and the individualistic perspectives. The theoretical foundation of the latter methodology is based on the analysis of the floristic combination from a continuous point of view (Austin, 1990; Bazzaz, 1990; Nicolson, 1990; Stone & Ezrati, 1996). According to this approach, the vegetal structures are the result of different floristic combinations derived from the competitive capacities of the individuals involved and organized in their respective populations (Crawley, 1989; Nicolson, 1990). Consequently, in terms of a metapopulational perspective, the behaviour of each individual must be considered with respect to the response of its population and the environmental conditions under which it is developing (Levin, 1969; Husband, 1996; Bender, 1998; Hanski, 1999; Maccarthy, 1999). In fact, the inclusion of the metapopulational concept was recently considered in modelling landscapes analyses (Moilanen, 1998; Holyoak & Ray, 1999; Maccarthy, 1999; Hiebeler, 2000; Hanski *et al.*, 2000), as « an assemblage of local populations inhabiting spatially distinct habitat patches » (Moilanen, 1998). Based on these arguments, the floristic combinations are defined according to the differential behaviours of the respective metapopulations, which determine a chaotic set of possible combinations.

The individualistic approach of the vegetation involves the “chaotic” organization of their elements – individuals – (Tilman & Wedin, 1991; Keddy *et al.*, 1994; Stone & Ezrati, 1996; Dunnett *et al.*, 1998; Ives & Jansen, 1998; Pascual & Levin, 1999; Vandermeer & Yodzis, 1999), according to their respective competitive capacities. Thus, because of the chaos related to the structural organization of the vegetation, the successional process of the structural dynamic of the vegetation will contain a percentage of non-linearity, which takes into account the percentage of chaos derived from this dynamical process.

However the non-linearity characteristic of the successional process may also be understood in terms of duality, i.e., as including different percentages of non-linearity and linearity. This intermediate point of view has already been discussed previously (May, 1977; Stone, 1993). The possibility of this dualistic perspective will be considered in the present work.

In any dynamic process there are two very important issues, which are correlated with the stability of the communities (De Leo & Levin, 1997; Clarke & Warwick, 1998; Ehrlich, 1998; Collins & Hawtin, 1999; Gunderson, 1999; Pianka, 2000; McCann, 2000; Eriksson, 2000). These aspects are the resistance and resilience of the vegetation (Ludwig *et al.*, 1997; Batabyal, 1998; Whitford *et al.*, 1999; Collins & Hawtin, 1999) and the type of the diversity involved (Andrén, 1994). The resilience of the vegetation is defined as the capacity of the system to maintain its own set of multifaceted structural manifestations (different from the “return time”, or the period of time required to return to a particular configuration following disturbance: Carpenter & Cottingham, 1997). This response by the vegetation to maintain structures is a function of the diversity across the different communities of the landscape, which has traditionally been analysed on the basis of the quality of the diversity, the so-called *beta diversity* (Whittaker, 1960)– diversity is characterized by the generalist species, and so the quality of the structural-floristic combinations will be correlated with the percentage of this type of diversity in the agroecosystem. However, from a structural point of view, the existence of generalist species has no direct implication for the stability and the sustainability of the vegetation, in contrast with their structural combinations. This phenomenon is quantified by functional redundancy (Clarke & Warwick, 1998; Ehrlich, 1998; Fonseca & Ganade, 2001; Wellnitz & Poff, 2001), i.e., by the species that play equivalent roles in different functional groups. This type of study will be carried out in a future program.

In the area analysed the fragmentation of the agroecosystem is notorious. In fact, the location of the city of Vila Real within the area studied leads to the existence of a multifaceted agroecosystem.

Ecosystem integrity (De Leo, 1997) is correlated with the variability and intensity of environmental factors and with the structural-floristic capacity to respond to environmental factors. Consequently, the interaction between the environment and the resilience of the vegetation will exhibit apparent states of equilibrium in the structural organization of the vegetation (Connell & Sousa, 1983).

In order to describe the structural behaviour of the vegetation, the phytostructural methodology presented in this paper will indicate the existence of apparent stable tendencies, in this particular case in terms of their resistance and resilience.

METHODOLOGY

The area selected in this work is located in the municipality of Vila Real (northern of Portugal) (fig.1). The landscape developed here is essentially an example of an urbanistic pression of a middle-sized provincial town, developing in an old agroecosystem containing small horticultural plots and pastures based on a siliceous soil. This type of landscape has created an heterogeneous and fragmented geosystem of vegetal communities, with a characteristic system of sucesional processes for the structure of the vegetation: from pioneer tilled or burned areas to forest communities, through different intermediate structural situations.

The area studied belongs to a transitional zone of climatic conditions in the supra- and meso-mediterranean gradient (Costa *et al.*, 1999; Crespi *et al.*, 2001a), strongly influenced by the geomorphologic variation. The area is bordered in the west side by a chain of mountains, which give rise to a progressive continentalization of the weather in a west-east direction (limitation of precipitation and extension of the dry season).

Because of the environmental gradation referred to above, apparent changes in the vegetation are observed from a phytosociological point of view: in the highest fresh altitudes (1400-500 m) the oak (*Quercus pyrenaica* Willd.) is the characteristic specie of the climacic state and, at the lowest and warm altitudes (50-500 m) the climacic state is dominated by the cork oak (*Quercus suber* L.).

Based on this vegetational differentiation and on the sucesional process from pioneer states to climacic ones,

eight types of communities were selected. On the richest soils or those associated with altered areas are the weeds, tilled and ruderal communities (*Stellarietea mediae* Tüxen, Lohmeyer & Preising in Tüxen 1950), followed by the shrubby communities and, finally, by the forest communities (riparian, at the edges of rivers, or groves).

Regarding the shrubby communities, four different types of formations are observed – *Cytisetea scopario-striati* Rivas-Martínez 1974 –: upon abandoned agricultural areas (with rich and deep soils – *Adenocarpo-Cytisetum* –) a pioneer shrubby community dominated by the presence of *Adenocarpus complicatus* (L.) Gay (which will henceforth be designated as fallow community) has developed; on the poor soils, a low shrubby community, dominated by *Agrostis truncatula* and *Halimium lasyanthum* subsp. *alysoides* (designated as state 1) first develops, and is replaced by a higher shrubby community characterized by *Cytisus multiflorus* (L'Hér) Sweet (state 2); finally, the state 2 shrubby formations are transformed into a more complex structural community (with one herbaceous and two shrubby layers) dominated by the presence of *Cytisus striatus* (Hill) Rothm. in the higher shrubby layer (state 3).

The forest communities are also classed according to their ecologies and dominant species: the riverside forest galleries, characterized by the dominant presence of *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. and *Fraxinus angustifolius* L. (riparian communities – *Populion albae* Br.-Bl. ex Tchou 1948 –); the fresh and highland forest, with the constant presence of *Quercus pyrenaica* Willd. (*Quercion robori-pyrenaicae* (Br.-Bl., P. Silva, Rozeira & Fontes 1956) Rivas-Martínez 1975), and also with *Quercus robur* (oak groves);

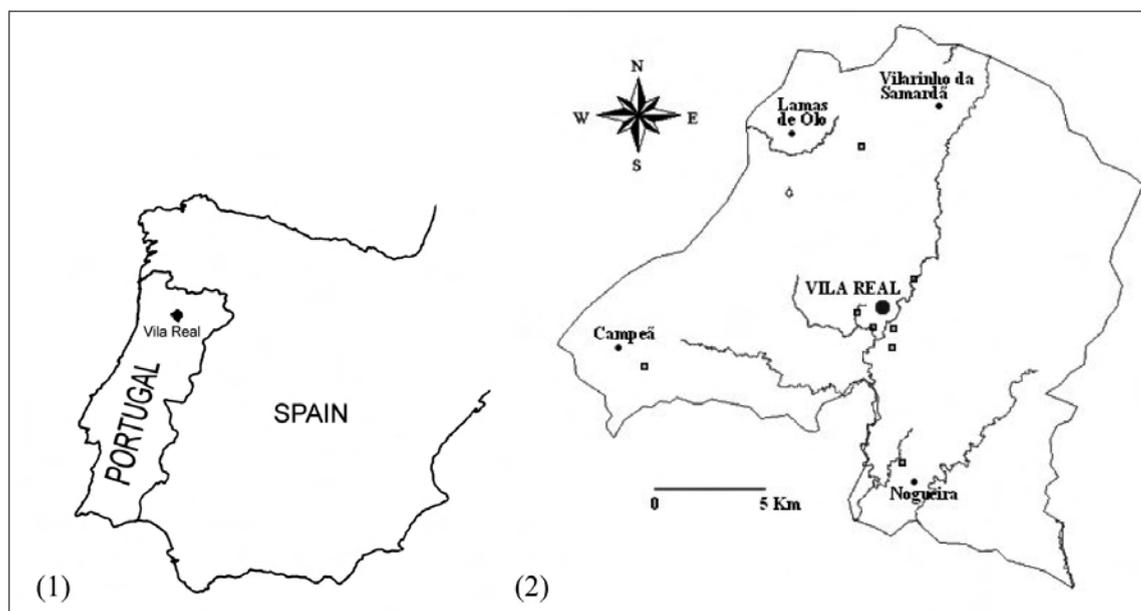


Fig. 1. Location of the area analysed (the municipality of Vila Real in the North of Portugal) (1) and of the sample stations (2).



Fig. 2. Schematic representation of the different types of the vegetal communities analysed: tilled-ruderal (A), fallow (B), shrubs (C) and forest vegetation – riparian (D), cork oak (E) and oak (F) groves.

and, finally, the warm Mediterranean forest, dominated by *Quercus suber* L. (cork oak groves) – *Quercetalia ilicis* Br.-Bl. ex Molinier 1934 em. Rivas-Martínez 1975 –. The successional scheme for the classification of the vegetation mentioned above is given in fig.2.

The distribution of the 46 sample stations per apparent type of community is as follows, according to their apparent structural heterogeneity: 8 tilled-ruderal (combination of tilled and ruderal communities); 4 fallows; 4 shrubs, state 1; 5 shrubs, state 2; 6 shrubs, state 3; 7 cork oak groves; 6 oak groves and 6 riparian.

The analytical process employed implies the construction of three different types of basic structural matrices applied in a representative sample area per sample station: the diversity, the abundance and the cover matrices. The diversity matrix indicates the presence (1)/absence (0) of the specie; the abundance matrix represents the number of individuals per square meter (transformed into an abundance scale) and the cover matrix denotes the percentage of vertical projection of the specie in the sample area (in a centesimal scale).

The surface of each sample area was about 75 m², which was considered to be of a representative size to describe the structure of the sample stations. However, the sample area was modified according to the structural heterogeneity of the community (more specially in state 3 shrubs and in groves and riparian situations).

A transformation was performed on the diversity and in the abundance matrices: in the diversity matrix, the presence value (1) was replaced by the mean of the respective specie (according to Crespi *et al.*, 2001b); in the abundance matrix the alfa-numeric index used (see Crespi *et al.*, 2001b) was replaced by numeric values.

The three matrices were then standardized, in order to obtain continuous matrices, and the information of each basic structural matrix was joined in a contingency matrix to analyse the information derived from the different basic structural matrices. Hence, the variables used in the contingency matrix describe the variability condensed in the original basic structural matrices. In the present case 34 contingency variables were proposed (table 1), based on the growth forms of plants as indicators of adaptation to environmental factors (Crawley, 1986).

The physiognomic characterization was obtained using Raunkier's tipification (Polunin, 1967). We should point out that the helophytes were also included in the physiognomic type of the hydrophytes.

According to this typification, the characterization can be specified under two different headings: the shrubby-arboreous and the herbaceous. In the former case the

1 average diversity of phanerophytes	18 average cover of camephytes
2 average diversity of camephytes	19 average cover of geophytes
3 average diversity of geophytes	20 average cover of hemicriptophytes
4 average diversity of hemicriptophytes	21 average cover of therophytes
5 average diversity of therophytes	22 average cover of hydrophytes
6 average diversity of hydrophytes	23 average cover of the woody species
7 average diversity of woody species	24 average cover of herbaceous species
8 average diversity of herbaceous species	25 average number of phanerophytes
9 average abundance of fanerophytes	26 average number of camephytes
10 average abundance of camephytes	27 average number of geophytes
11 average abundance of geophytes	28 average number of hemicriptophytes
12 average abundance of hemicriptophytes	29 average number of therophytes
13 average abundance of therophytes	30 average number of hydrophytes
14 average abundance of hydrophytes	31 cover of the herbaceous layer
15 average abundance of woody species	32 cover of the shrubby layer
16 average abundance of herbaceous species	33 cover of the tree layer
17 average coverture of phanerophytes	34 total cover

Tab. 1. Variables used in the contingency matrix.

structural parameters considered correspond to the phanerophytes; the latter includes the remaining physiognomic types.

The statistical analysis of the contingency matrix, carried out using the STATISTICA Version 6.0 and SPSS Version 8.0, was built on the basis of the multivariate methodology proposed by Crespí *et al.* (2001b; 2001c), involving the hierarchical log-linear model (Sokal & Sneath, 1963; Sokal, 1986), which relies on: (1) the application of clusters through city-block distances; (2) the analysis of correlation elaborated with Pearson's correlation matrices and, afterwards, with Principal Components Analysis (PCA); (3) the characterization of the most discriminant variables by means of Discriminant Canonical Analysis (DCA). The results obtained were discussed using the Highest Expressive Amplitude (HEA) parameter (i.e., the highest difference between the highest and the smallest value of the set of the structural parameters studied) and the intra- and inter-communitary structural dynamic concepts, used to describe the expressive capacity of the vegetation (Crespí *et al.*, 2001b; 2001c).

RESULTS

Two hundred and ninety-one different species were detected in the present characterization, distributed into

67 families; 35 % of these species made up of the following: 12 % of Leguminosae, 12 % of Compositae and 11 % Gramineae. Of the remaining 65 %, 5 % belong to Caryophyllaceae, whereas the other families (60 %) have a representation of less than 5 %. The highest relative diversity was detected in the riparian (130 species) and tilled-ruderal (137 species). In other vegetal formations fewer than 100 species for the specific diversity were detected: 42 for shrub-1, 45 for shrub-2, 96 for shrub-3, 80 species for cork oaks, 64 for oaks.

The cluster analysis performed on the average values of the contingency matrix demonstrates that the shrub communities have a very close structural behaviour (fig. 3-1 and 2).

The structural behaviour provides conclusive evidence that three different tendencies for the various types of communities occur: two extreme tendencies, characterized by the tilled communities and the riparian tendencies and an intermediate tendency between the shrub-forest communities and the other two tendencies. In order to study this structural behaviour, and to take into account the similarities observed, the three different types of shrub communities were joined into a single one, called the shrub community (M).

The correlation analysis depicted in the PCA plot for the different sample areas of the contingency matrix (86 % of variance analysed) confirms the results obtained above, showing very close correlation between the shrub-forest

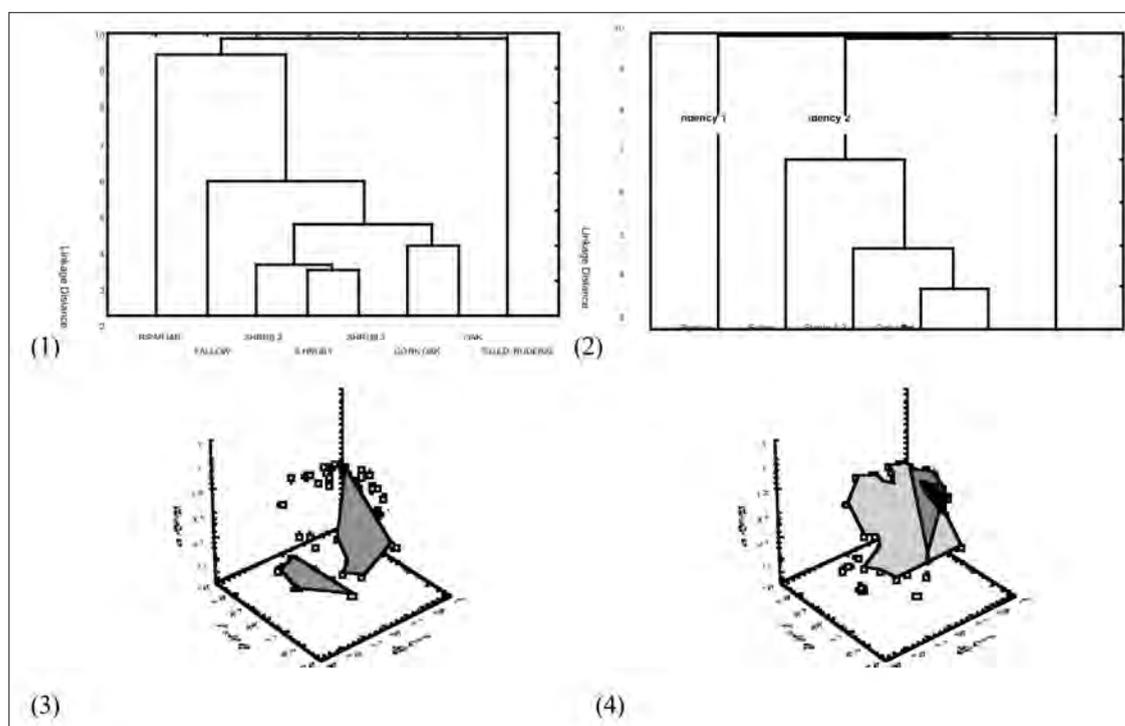


Fig. 3. Dendrographic representations of the cluster analysis on the average values of the contingency matrix for the different types of communities (1) and for the three apparent tendencies (2); graphic representation of the PCA for the contingency matrix with the indication of the correlation areas for (3) riparian and tilled-ruderal and (4) for shrubs and forest communities.

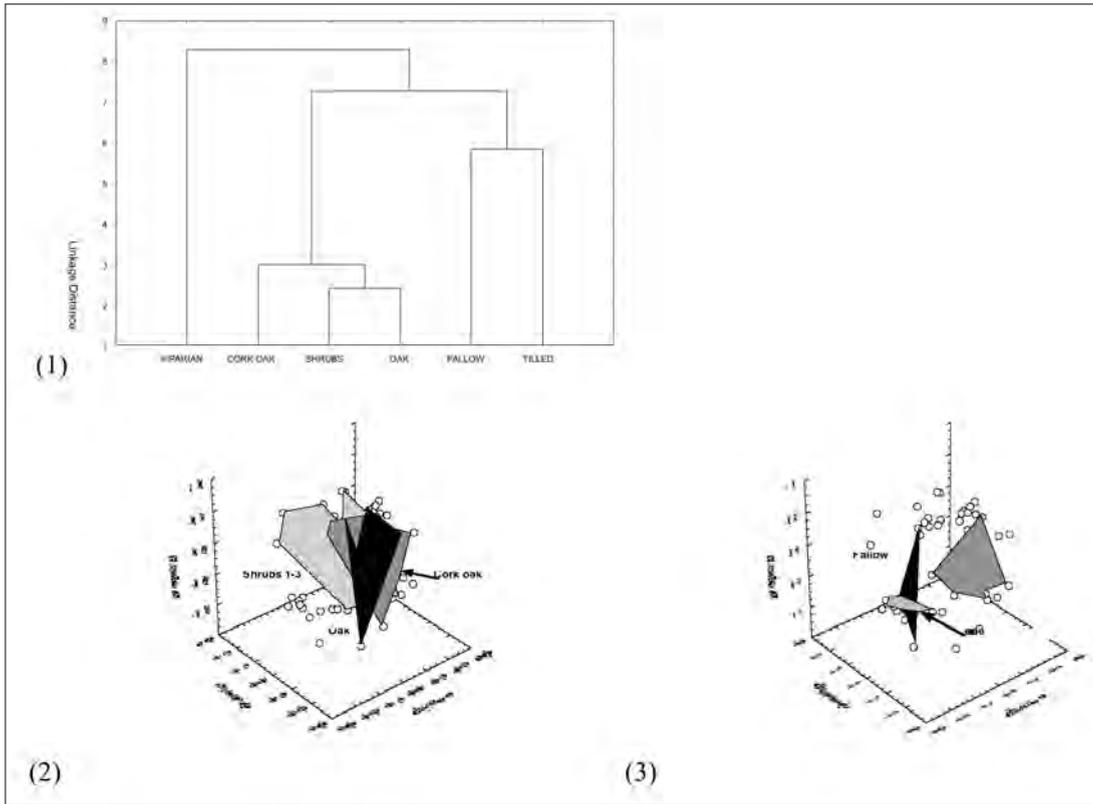


Fig. 4. Dendrogrammatic representation of the cluster analysis for the average values of the structural parameter of the herbaceous vegetation (1) and graphic representation of the correlation areas from the contingency matrix (herbaceous canopy) per type of community (2) and (3).

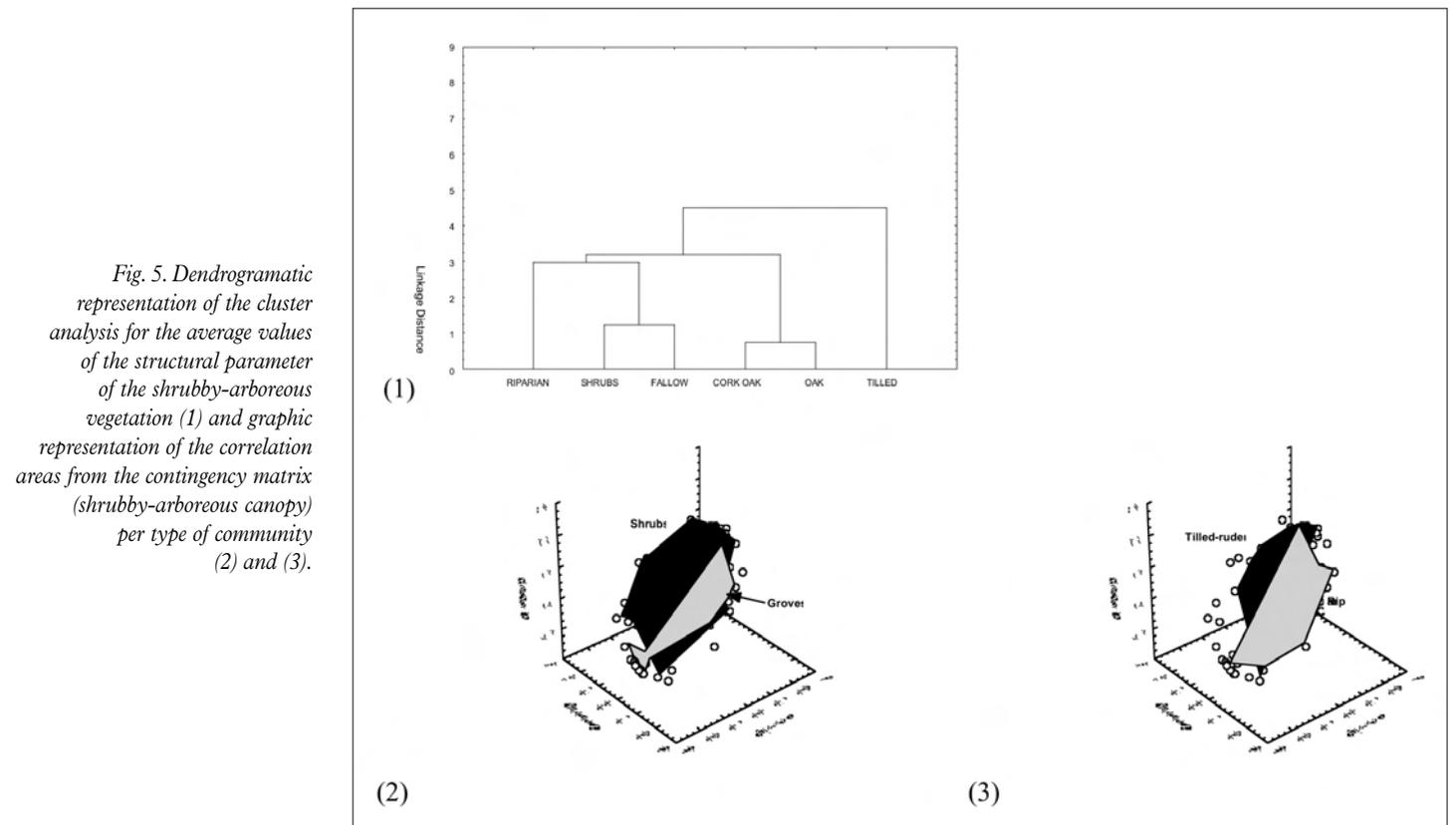


Fig. 5. Dendrogrammatic representation of the cluster analysis for the average values of the structural parameter of the shrubby-arboreal vegetation (1) and graphic representation of the correlation areas from the contingency matrix (shrubby-arboreal canopy) per type of community (2) and (3).

types of communities and no overlapping between the other two extreme types of communities (i.e., the riparian and tilled-ruderal) (fig. 3-3 and 4).

The structural analysis of the herbaceous group exhibits very similar results. The cluster analysis and the variation of the average herbaceous parameters display the same general behaviour, although with less discrimination than with the data obtained from the whole contingency matrix. The dendrogrammatic representation of the cluster analysis (fig. 4-1) and the PCA results (fig. 4-3 and 4) offer again very similar results compared with the structural parameters obtained from the contingency matrix: three overlapping behaviours (shrub-forest communities) and the remaining communities (tilled and riparian).

Again the data obtained for the shrubby-arboreous canopy are very similar to the structural disposition of the communities observed above. In this case the structural behaviour of the shrubby communities and tilled-communities, on the one hand, and the grove communities, on the other, is more evident than the structural behaviour detected for the herbaceous canopy (fig. 5-1).

However, the capacity for discrimination based on the shrubby-arboreous characterization is very low, when compared with the herbaceous group. This suggests that the structural behaviour deduced from the

cluster analysis is more limited. The correlation analysis shown in the PCA plots (fig. 5-2 and 3) shows, not only the overlap between the oak grove and the shrub communities, but also the differentiation between the other three types of communities. Once again, the shrubs (including the fallows) and the oak grove communities (oaks and cork oaks) present a large overlap in terms of structural behaviour, in contrast with the riparian and the tilled-ruderal communities (fig. 6-1), according to the results obtained by the DCA for all the types of communities (merging the three shrub states into only one group – designated shrub M –, independent of the fallow communities)

The most discriminant factor is the cover of phanerophytes ($F=38,8$ units). In fig. 6-2 the means of cover of phanerophytes for the communities noted above are represented, showing the forest communities (oak groves and riparian communities) surrounding the smallest values and the tilled-ruderal the highest ones.

The results of HEA demonstrate that the highest values are attained in the tilled communities (fallow and tilled-ruderal) and in the most developed structural state of the shrub ones (shrub 3), in contrast with the forest communities (the two types of oak groves and the riparian communities) and with the pioneer structural state of shrub communities (shrub 1) (fig. 7-1).

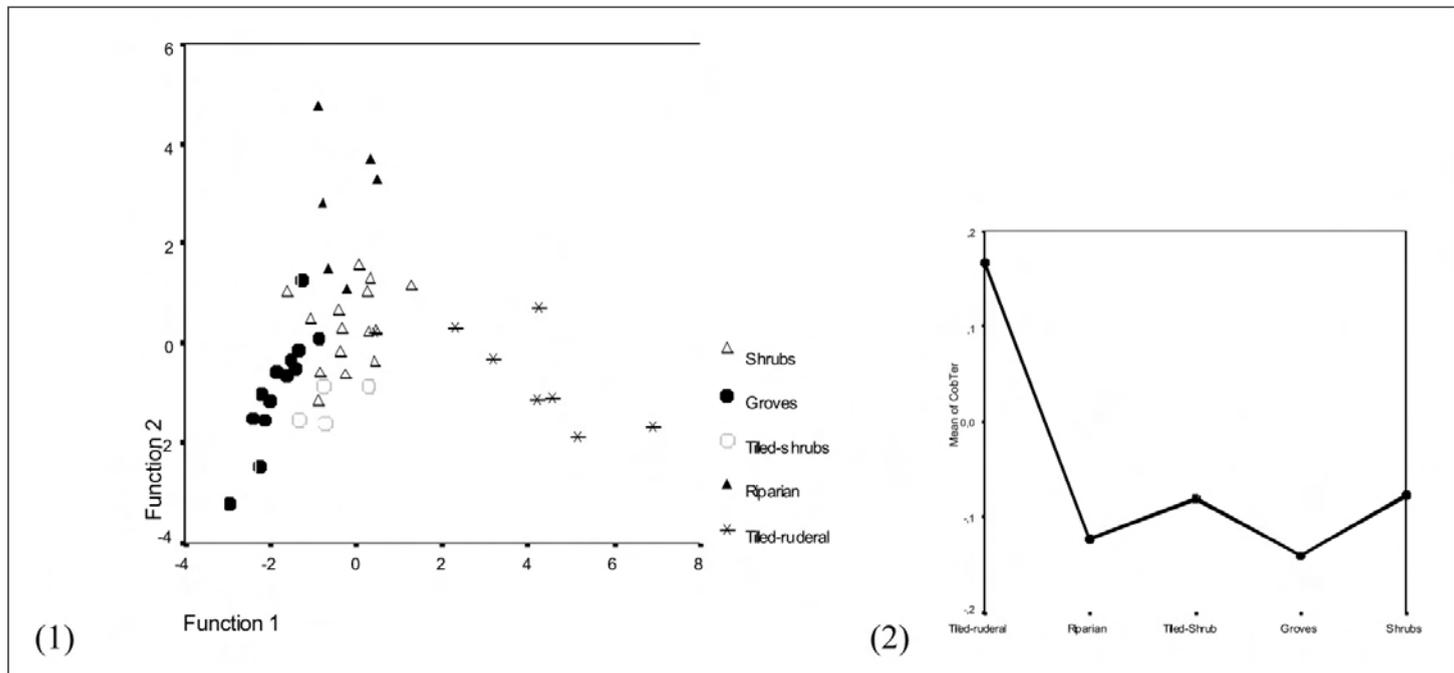


Fig. 6. Graphic representations of the DCA for the contingency matrix per type of community (1) and for the average values of the most discriminant structural parameter -coverture of phanerophytes- (2).

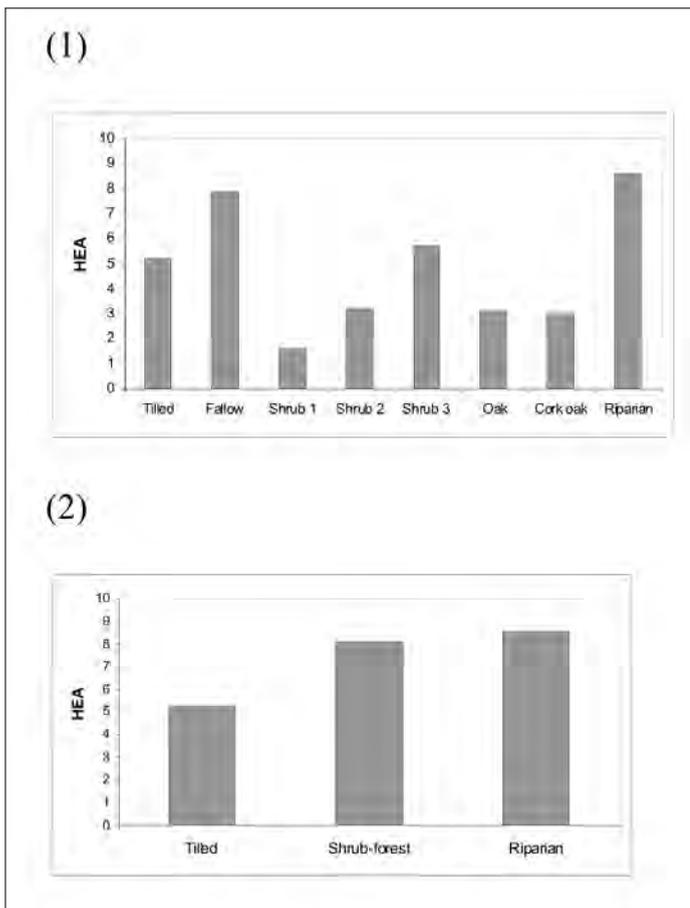


Fig. 7. Histograms for the HEA values in each type of community (1) and each structural behaviour tendency (2).

The HEA for the three tendencies observed in the PCA characterization confirms the highest values for the shrub-forest (six types of different communities) tendency, compared with the limited HEA registered for the riparian tendency (fig. 7-2).

DISCUSSION

A clear concentration around three families (Leguminosae, Compositae and Graminae) is observed for the taxonomic composition, a result which is very usual in Mediterranean agroecosystems (Naveh & Dan, 1973).

The high specific richness observed in the area investigated in the present work is correlated with the heterogeneity of the agroecosystem, on the basis of the diversification of the environmental factors (Naveh, 1994; Huston, 1995; Forman, 1997; Bender, 1998; Pollock et al., 1998; Hiebeler, 2000): the highest number of species

is concentrated in the communities with the richest and deepest soils (tilled-ruderal and riparian communities). The groves are developed on uncultivated soils (around the plains), they are narrower and without the addition of mineral fertilizers, so the specific richness is consequently lower.

The results derived from the multivariate analysis proposed in the present work lead to the following conclusions: (1) the existence of three structural tendencies (shrub-forest, riparian and tilled-ruderal); and (2) the complexity of the shrub-forest tendency, which includes, at the same time, three different structural behaviours (the fallow, the shrub states in development and two types of oak groves).

The structural analysis determines three basic structural tendencies: the shrub-forest communities (fallows, shrubs, cork oak and oak groves), the agricultural communities (tilled-ruderal communities) and the riparian communities. The DCA data confirm the importance of the herbaceous layer in the differentiation of the structural behaviour of the vegetation studied, distinguishing the three structural tendencies: shrub-forest, riparian and tilled-ruderal. Furthermore, the city-block distances and the PCA results for the community of the former tendency suggest the structural differentiation of the fallow in contrast with the other two tendencies.

From the individualistic point of view, the metapopulation approach (Levins, 1969; Husband, 1996; Hanski, 1999) could explain the apparent structural behaviour of the vegetation when considering the competitive capacities of each individual as a function of the variability of the ecological factors, i.e., differential responses for each specie. Consequently, the response of different populations exposed to different environmental pressures gives rise to a differentiation in the floristic-structural combinations. In fact, each type of community develops a set of floristic-structural combinations, which define its structural behaviour.

The results obtained by means of the HEA analysis support the applicability of this structural parameter, as it represents the highest capacity of the floristic-structural combinations. According to the principle of the chaotic organization of the structure of the vegetation (Stone, 1993; Stone & Ezrati, 1996), the most heterogeneous communities will be associated with higher values of HEA, in contrast with the most homogeneous ones. In the present case, the communities with higher diversity develop higher HEA (riparian, fallow, the shrub 3 and the tilled communities), in contrast with the communities with lower diversity, which have lower values of HEA (the two

types of forest and the two first stages of shrubs). We may thus conclude that the structural chaos will be stimulated by the increase of specific diversity.

In terms of structural dynamic, the results obtained indicate a very important inter-communitary dynamic between the shrub and grove communities, in contrast with the riparian and the tilled-ruderal communities. In other words, the results reported may be interpreted from a "landscape connectivity" point of view (Keitt *et al.*, 1997), which proposes that the structural dynamic may be considered as the capacity of connectivity among the different types of communities and within each of them. In the present case this connectivity is more intensive between the fallow-shrub communities and the forest ones. The low connectivity between the tilled-ruderal and the shrub-forest communities implies an important adaptation of these two types of communities to environmental conditions (the metapopulations involved will show different adaptation strategies depending on the environmental factors and the competitiveness of their individuals).

Once again, the sustainability of diversity in the agroecosystems may be considered in terms of heterogeneity of land management (Loucks, 1977; Collins & Hawtin, 1999), improving the richness of floristic-structural combinations in the vegetation. Nevertheless, these floristic-structural combinations will be significantly based on the generalist species, according to the heterogeneous undivided habitat effect (Addicot *et al.*, 1987 – in Andr en, 1994 –): the access of the generalist species will improve floristic-structural combinations in the shrub-forest and tilled-ruderal communities. The opposite situation is found in the riparian communities, where the ecological restrictions limit the richness of these combinations.

On the basis of these results, and in the light of the structural stability principle, we may state that the vegetation analysed exhibits three different levels of adaptation, which depend on the environmental factors involved. Therefore, considering resilience and resistance as indicators of the structural stability (Okey, 1996; De Leo & Levin, 1997; Collins & Hawtin, 1999; Gunderson, 1999; Pianka, 2000), the floristic-structural combinations of each behaviour will have developed a resistance and resilience mechanism to respond to the respective structural dynamic (Rapport & Whitford, 1999; Margules & Pressey, 2000) and as a response to periodic alterations.

The application of the resilience concept (according to Batabyal, 1998; Whitford *et al.*, 1999; Collins & Hawtin, 1999) is controversial, specially in the integration of ecological-socioeconomic resource use systems (Walker,

1998). In this work, this concept was employed to describe the structural behaviour of the vegetation, in the intervals which assume the integrity and immunity of the ecosystem studied (De Leo, 1997; Ludwig *et al.*, 1997; Janssen, 2001; Allen, 2001; Levin, 2001), in order to determine models for the management of the agricultural landscapes.

The differentiation between the herbaceous and the shrubby-arboreous group is also decisive when explaining the behaviour of the structure of this vegetation. As expected, the herbaceous group characterization gives rise to the most differentially correlated behaviours, which may be considered as the main reservoir of beta diversity, in contrast with the shrubby-arboreous species. The herbaceous group presents a higher number of species that will develop considerably more floristic-structural combinations and, consequently, will separate the different types of communities more significantly than the shrubby-arboreous species. The higher heterogeneity of the tilled communities is understandable, considering the greater cover of the herbaceous group. However, the high value of HEA for the shrub 3 indicates an important variability of its structural floristic-combinations with a remarkable variability of its structural organization. This situation contrast with that of the cork oak, oak and riparian communities, which are much more homogeneous in their floristic-structural combinations.

Thus, the results of the structural analysis of the herbaceous and shrubby-arboreous groups has pointed out the importance of the former when distinguishing the structural behaviours of the different types of communities analysed, whereas the generalist species in the agroecosystem characterized are barely detected in the herbaceous layer. Therefore, the anthropic activities must be considered in the preservation of the biodiversity presented in the agroecosystem (Barret *et al.*, 1999; Gonzalez, 2000) and, consequently, in the complexity of structural floristic combinations of the system, as the major reason for the multiplicity of the heterogeneity of environmental factors that determine the structural expression developed. Further studies will be carried out in terms of structural redundancy (Clarke & Warwick, 1998; Ehrlich, 1998), with the goal of characterizing the functional groups of these three structural tendencies.

In the light of the data obtained and on the basis of the apparent existence of multiple modes of structural functioning as a paradigm of ecosystem integrity for the area analysed (De Leo, 1997), we may conclude that the phytostructural methodology proposed here may be a very useful tool with which to examine the structure of vegetation.

ACKNOWLEDGEMENTS

Special thank to the third year students of the Environmental Engineering course of the University of Trás-os-Montes e Alto Douro (academic years of 1999-2000 and 2000-2001).

References

ALLEN, C.R. 2001. Ecosystems and immune systems: hierarchical response provides resilience against invasions. *Conservation Ecology* 5(1): 15. [online] URL: <http://www.consecol.org/vol5/iss1/art15>

ANDRÉN, H. 1994. Effect of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *Oikos* 71: 355-366.

AUSTIN, M.P. 1990. Community theory and competition in vegetation. In: J.B. Grace & D. Tilman (ed.), *Perspectives on plant competition*. Academic Press. San Diego.

BARRET, G., BARRET, T.A. & PELES, J.D. 1999. Managing agroecosystems as agrolandscapes: reconnecting agricultural and urban landscapes. In: Collins W.W. & Qualset C.O. (ed.), *Biodiversity in agroecosystems*. CRC Press, Boca Raton: 197-213.

BATABYAL, A.A. 1998. On some aspects of ecological resilience and the conservation of species. *Journal of Environmental Management* 52: 373-378.

BAZZAZ, F.A. 1990. Plant-plant interactions in successional environments. In: Grace J.B. & Tilman D. (ed.), *Perspectives on plant competition*. Academic Press. San Diego.

BENDER, D. J., CONTRERAS, T. A. & FAHRIG, L., 1998. Habitat loss and population decline: a meta-analysis of the patch size effect. *Ecology* 79(2): 517-533.

CARPENTER, S.R. & COTTINGHAM, K.L. 1997. Resilience and restoration of lakes. *Conservation Ecology* 1(1): 2. [online] URL: <http://www.consecol.org/vol2/iss1/art2>

CHAPIN III, F. S., ZAVALA, E. S., EVINER, V. T., NAYLOR, R. L., VITOUSEK, P. M., REYNOLDS, H. L., HOOPER, D. U., LAVOREL, S., SALA, O. E., HOBBI, S. E., MACK, M. C. & DÍAZ, S. 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405: 234-242.

CLARKE, K.R. & WARWICK, R.M. 1998. Quantifying redundancy in ecological communities. *Oecologia* 113: 278-289.

COLLINS, W.W. & HAWTIN, G.C. 1999. Conserving and using crop plant biodiversity in agroecosystems. In: Collins W.W. & Qualset C.O. (ed.), *Biodiversity in agroecosystems*. CRC Press, Boca Raton: 267-282.

CONNELL, J.H. & SOUSA, W.P. 1983. On the evidence needed to judge ecological stability or persistence. *The American Naturalist* 121: 789-824.

COSTA, J.C., AGUIAR, C., CAPELO, J.H., LOUSÁ, M. & NETO, C. 1999. Biogeografia de Portugal Continental. *Quercetea* 0: 5-56.

CRAWLEY, M.J. 1986. Life history and environment. In: Crawley M.J. (ed.), *Plant ecology*, Blackwell Scientific Public., Oxford: 253-290.

CRESPI, A.L., SILVA L., RIBEIRO J.A., COELHO A., AMICH F. AND BERNARDOS S. 2001a. *Modelo de caracterização fitoclimatológica do Nordeste de Portugal. I. Análise metodológica e primeiros resultados*. Silva Lusitana (in press).

CRESPI, A.L., PEREIRA A., FERNANDES C.P., CORTES R., OLIVEIRA S. AND RIBEIRO J.A. 2001b. Descripción de la estructura vegetal de comunidades riparias del Noroeste de Portugal. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural* (in press).

CRESPI, A.L., FERREIRA, M., RIBEIRO, J.A., FERNANDES, C.P., CASTRO, A., PEREIRA, A., RODRÍGUEZ, J.J., BERNARDOS AND S., AMICH, F. 2001c. Análisis estructural del equilibrio de la vegetación en agroecosistemas dunares del Norte de Portugal. *Ecología* (in press).

DE LEO, G.A. & LEVIN S. 1997. The multifaceted aspects of ecosystem integrity. *Conservation Ecology* [online] 1(1): 3. [online] URL: <http://www.consecol.org/vol.1/iss1/art3>

EHRlich, P. 1998. Rivets and redundancy (link between biodiversity and delivery of ecosystem services). *Bioscience* 48(5): 387-388.

ERIKSSON, O. 2000. Functional roles of remnant plant populations in communities and ecosystems. *Global Ecology & Biogeography* 9: 443-449.

FONSECA, C. R. & GANADE, G. 2001. Species functional redundancy, random extinctions and the stability of ecosystems. *Journal of Ecology* 89: 118-125.

FORMAN, R.T.T. 1997. *Land mosaics. The ecology of landscapes and regions*. University Press, Cambridge.

GONZALEZ, A. 2000. Community relaxation in fragmented landscapes: the relation between species richness, area and age. *Ecology Letters* 3: 441-448.

GRIME, J. P. 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filters and founder effects. *Journal of Ecology* 86: 902-910.

GUNDERSON, L. 1999. Resilience, flexibility and adaptive management – antidotes for spurious certitude? *Conservation Ecology* 3(1): 7. [online] URL: <http://www.consecol.org/vol3/iss1/art7>

HANSKI, I. 1999. *Metapopulation ecology*. University Press, Oxford.

HANSKI, I., MOILANEN, A. & ALHO, J. 2000. Estimating the parameters of survival and migration of individuals in metapopulations. *Ecology* 81(1): 239-251.

HARRISON, S. 1999. Local and regional diversity in a patchy landscape: native, alien, and endemic herbs on serpentine. *Ecology* 80(1): 70-80.

HIEBELER, D. 2000. Populations on fragmented landscapes with spatially structured heterogeneities: landscape generation and local dispersal. *Ecology* 81(6): 1629-1641.

- HOLYOAK, M. & RAY, C. 1999. A roadmap for metapopulation research. *Ecology Letters* 2: 273-275.
- HUSTON, M.A. 1995. *Biological diversity: the coexistence of species on changing landscapes*. University Press (2^e ed.), Cambridge.
- IVES, A. R., A. JANSEN, V. A. 1998. Complex dynamics in stochastic tritrophic models. *Ecology* 79(3): 1039-1052.
- JANSSEN, M.A. 2001. An immune system perspective on ecosystem management. *Conservation Ecology* 5(1): 13. [online] URL: <http://www.consecol.org/vol5/iss1/art13>
- KEDDY, P.A., TOWOLAN-STRUTT, L. & WISHEU, C. 1994. Competitive effect and response rankings in 20 wetland plants: are they consistent across three environments? *Journal of Ecology* 82: 635-643.
- KEITT, T.H., URBAN, D.L. & MILNE, B.T. 1997. Detecting critical scales in fragmented landscapes. *Conservation Ecology* [online]1(1): 4. [online] URL: <http://www.consecol.org/vol/iss1/art4>
- LAVOREL, S. 1999. Ecological diversity and resilience of Mediterranean vegetation to disturbance. *Diversity and Distribution* 5: 3-13.
- LEVIN, S.A. 2001. Immune systems and ecosystems. *Conservation Ecology* 5(1): 17. [online] URL: <http://www.consecol.org/vol5/iss1/art17>
- LEVINS, R. 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomology Society of America* 15: 237-240.
- LOUCKS, O.L. 1977. Emergence of research on agro-ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematic* 8: 173-192.
- LUDWIG, D., WALKER, B. & HOLLING, C.S. 1997. Sustainability, stability and resilience. *Conservation Ecology* [online]1(1): 7. [online] URL: <http://www.consecol.org/vol1/iss1/art7>
- MARGULES, C.R. & PRESSEY, R.L. 2000. Systematic conservation planning. *Nature* 405: 243-253.
- MCCANN, K.S. 2000. The diversity-stability debate. *Nature* 405: 228-233.
- MACCARTHY, M.A. 1999. Incorporating metapopulations dynamics of greater gliders into reserve design in disturbed landscapes. *Ecology* 80(2): 651-667.
- MAY, R.M. 1977. Thresholds and breakpoints in ecosystems with a multiplicity of stable states. *Nature* 269: 471-477.
- MOILANEN, A. 1998. Metapopulation dynamics: effects of habitat quality and landscape architecture". *Ecology* 79(7): 2503-2515.
- NAVEH, Z. 1994. Biodiversity and management for ecological integrity. In: Chung Kim K. & Weaver R.D (ed.), *Biodiversity and Landscapes: a Paradox of Humanity*. University Press, Cambridge: 187-207.
- NAVEH, Z. & DAN J. 1973. The human degradation of mediterranean landscapes in Israel. In: Di Castri F. & Mooney H. A. (ed.), *Mediterranean type ecosystems. Origin and structure*. Springer-Verlag, Berlin: 373-390
- NICOLSON, M. 1990. Henry Allan Gleason and the individualistic hypothesis: the structure of a botanist's career. *The Botanical Review* 56(2): 91-161.
- OKEY, B.W. 1996. Systems approaches and properties, and agroecosystem health. *Journal of Environmental Management* 48: 187-199.
- PASCUAL, M. & LEVIN, S. A. 1999. From individuals to population densities: searching for the intermediate scale of nontrivial determinism. *Ecology* 80(7): 2225-2236.
- PETRAITIS, P. S. 1999. The importance of scale in testing the origins of alternative community states. (Concepts and Synthesis). *Ecology* 80(2): 429-442.
- POLLOCK, M.M., NAIMAN R.J. & HANLEY T.A. 1998. Plant species richness in riparian wetlands – a test of biodiversity theory. *Ecology* 79(1): 94-105.
- POLUNIN, N. 1967. *Éléments de géographie botanique*. Gauthier-Villars (2^e ed), Paris.
- RAPPORT, D.J. & WHITFORD, G. 1999. How ecosystems respond to stress. Common properties of arid and aquatic systems. *BioScience* 49(3): 193-203.
- SOKAL, R.R. & SNEATH, P.H. 1963. *Principles of numerical taxonomy*. Freeman W.H. and Co., San Francisco.
- SOKAL, R.R. 1986. Phenetic taxonomy: theory and methods. *Annual Review of Ecology and Systematic* 17: 423-442.
- STONE, L. 1993. Period-doubling reversals and chaos in simple ecological models. *Nature* 365: 617-620.
- STONE, L. & EZRATI, S. 1996. Chaos, cycles and spatio temporal dynamics in plant ecology. *Journal of Ecology* 84: 279-291.
- TILMAN, D. & WEDIN, D. 1991. Oscillations and chaos in the dynamics of a perennial grass. *Nature* 353: 653-655.
- VANDERMEER, J. & YODZIS, P. 1999: Basin boundary collision as a model of discontinuous change in ecosystems. *Ecology* 80(6): 1817-1827.
- WALKER, B. 1998. Resilience, instability, and disturbance in ecosystem dynamics. *Environmental Development and Economy* 3: 221-262.
- WELLNITZ, T. & POFF, N.L. 2001. Functional redundancy in heterogeneous environments: implications for conservation. *Ecology Letters* 4: 177-179.
- WHITFORD, W.G., RAPPORT, D.J. & DE SOYZA, A.G. 1999. Using resistance and resilience measurements for "fitness" tests in ecosystems health. *Journal of Environmental Management* 57: 21-29.

Attrait trophique de *Damaeus flagellifer* Michel (Acarien Oribate, Damaidae) pour la litière de chêne vert (*Quercus rotundifolia* Lam.) à différents stades de décomposition

Trophic attractiveness of Damaeus flagellifer Michel (Oribatid mite, Damaidae) on different stages of decomposing holm oak leaf litter (Quercus rotundifolia Lam.)

Hasna Tahiri, Nassima Sadaka

UFR : Écologie et Fonctionnement des Écosystèmes terrestres, Département de Biologie, Faculté des Sciences Semlalia, Université Cadi Ayyad, boulevard Prince My-Abdallah, B.P. : 2390, 40000 Marrakech, Maroc
Correspondance : Nassima Sadaka
E-mail : nassima_s@yahoo.fr

61

.....

Résumé

L'activité trophique de l'acarien Oribate *Damaeus flagellifer* Michel vis-à-vis de 4 différents stades de décomposition de la litière de chêne vert a été étudiée à l'aide d'un modèle expérimental simplifié. Les quatre stades représentent autant de différences physiques et chimiques qui peuvent avoir une influence sur l'activité trophique de cet Acarien. La consommation et l'assimilation du substrat testé sont croissantes du stade I (feuilles fraîchement tombées) au stade III et décroissent au stade IV (feuilles les plus décomposées). Les quantités consommées et assimilées sont étroitement corrélées aux teneurs en azote et en lignine des feuilles.

Mots-clés

Activité trophique, décomposition, litière, Acarien Oribate, chêne vert.

Summary

The feeding activity of the Oribatid *Damaeus flagellifer* Michel when reared on holm oak litter at four stages of decomposition was studied using a simplified experimental model. The four stages represent as much as physical and chemical differences that can influence the trophic attractiveness of this mite. Consumption and assimilation increased from stage I (freshly fallen leaves) to stage III and decreased in stage IV (more decayed leaves). Consumed and assimilated quantities were highly correlated to nitrogen and lignin contents of leaves.

Key-words

Trophic activity, decomposition, litter, Oribatid mite, holm oak.

Abreged english version

Soil, litter and associated microorganisms form a specific microbial ecosystem which evolves in the course of time, in correlation to litter decomposition processes and the decomposer communities (fungi, bacteria and microarthropods). Oribatid mites are among the most abundant microarthropods in the forest soils. An understanding of their feeding habits is essential for assessing their influence on litter decomposition. The study focused on Damaeus flagellifer (Oribatid mite, Damaidae), a frequent and abundant inhabitant of the holm oak litter (Quercus rotundifolia Lam.) in Toufliht (Northern slope of the High Atlas, Morocco).

In order to assess the impact of Damaeus flagellifer in litter decomposition, a simplified experimental model was used to study the feeding behaviour of this mite according to changes occurring during the decomposition of holm oak leaves. Different stages of the plant substrate were identified according to some morphological criteria (colour, thickness, rigidity and pilosity of the lower side of the leaves) and their chemical composition (nitrogen, carbon, cellulose and lignin). These stages represent as much as physical and chemical differences that can influence the trophic attractiveness and palatability of leaves for microarthropods.

The experimental model consisted in a Petri dish which had been partly filled with a mixture of plaster of Paris and charcoal. Four experimental series, corresponding to the four distinct stages, were conducted in which ten animals were placed in the presence of a leaf disk (ø 6mm) weighed beforehand. Each series comprises three replicates and a control without animals. After twelve weeks of experiment, leaf disks and fecal pellets were weighed for determining the consumption, the excretion and the assimilation of the tested substrate by the Oribatid.

The consumption and assimilation of the food substrate increased from stage I (freshly fallen leaves, yellow, thick, hard and lower side densely covered with green hairs) to stage III (brown, thin, soft, decayed, a few hairs still present) and decreased to stage IV (bleached, very thin, brittle, with rhizomorphs of the white rot fungus Marasmius quercophilus). The consumed and assimilated quantities show the same trend as the nitrogen and lignin contents, as indicated by a significantly higher correlation coefficients. Feeding preferences of Damaeus flagellifer for a given leaf litter stage were linked to the chemical composition of the leaves and principally to their nitrogen and lignin contents.

INTRODUCTION

Si les microarthropodes, en particulier les Acariens et les Collembolés, participent peu au métabolisme du sol en regard du rôle joué par les micro-organismes, ils sont cependant importants dans la fragmentation de la matière organique morte et sont certainement, de façon indirecte, des régulateurs des processus écosystémiques (Petersen & Luxton, 1982; Cancela Da Fonseca & Poinso-Balaguer, 1983; Arpin *et al.*, 1986). La connaissance des interactions nutritionnelles dans les écosystèmes est indispensable à la compréhension du rôle des animaux dans les processus de décomposition de la matière organique (Werner & Dindal, 1987).

Les Acariens Oribates sont les microarthropodes les plus abondants dans les sols forestiers (Walwork, 1958; Luxton 1966; Kiffer & Cancela Da Fonseca, 1971; Hammer, 1972; Behan-Pelletier & Hill, 1978; Maraum *et al.*, 1998; Hubert *et al.*, 1999). Leur impact sur la décomposition des litières est en relation avec leur comportement alimentaire et peut être appréhendé en termes d'aptitudes digestives, par des mesures gravimétriques des taux de consommation, d'assimilation et d'excrétion (Luxton, 1972; Zinkler, 1972; Zinkler *et al.*, 1986; Siepel & Maaskamp, 1994; Hubert *et al.*, 2000). Comparés aux Collembolés, les Acariens Oribates ont des préférences alimentaires marquées (Hartenstein, 1962; Behan-Pelletier & Hill, 1983; Kaneko, 1988; Kaneko *et al.*, 1995) et sont classés en macrophytophages (se nourrissant de débris des plantes supérieures), en microphytophages (se nourrissant de la microflore) ou en panphytophages (régime alimentaire non différencié) (Luxton, 1972).

De nombreux travaux ont mis en évidence les relations trophiques existant entre les microarthropodes et diverses essences végétales (Berthet, 1964; McBrayer & Reichle, 1971; Pande & Berthet, 1973; Haq, 1981; Touchot *et al.*, 1983; Bauer, 1985), mais peu d'études ont pris en considération les différents stades de décomposition d'une seule essence végétale (Hayes, 1963; Sadaka & Poinso-Balaguer, 1987a; Sadaka *et al.*, 1989; Rihani *et al.*, 1995; Sadaka, 2000).

Pour apprécier l'intervention d'une espèce animale dans la décomposition de la litière, l'utilisation d'un modèle expérimental simplifié est indispensable. En effet, il permet d'étudier le comportement alimentaire de l'espèce animale en fonction de l'évolution de la décomposition d'une espèce de feuille au cours du temps. L'objectif de notre étude est de (i) quantifier l'activité trophique *in vitro* d'un Acarien Oribate (*Damaeus flagellifer*) exprimée par les quantités consommées, excrétées et assimilées aux différents stades de décomposition des feuilles de la litière de chêne vert (*Quercus rotundifolia* Lam.), et de (ii) tester l'influence de certains constituants de la feuille (azote, lignine, cellulose) sur l'activité trophique de ces microarthropodes.

Stades	Description
Stade I	Feuilles jaunies, morphologiquement intactes, dures et épaisses. La face inférieure est uniformément recouverte d'une couche de poils verts, très denses et intacts.
Stade II	Feuilles jaunes, encore dures et épaisses; les poils sont abîmés ou ont disparu par endroits faisant place à des tâches noires à l'emplacement initial des poils.
Stade III	Feuilles brunes, minces et souples, en voie de décomposition et dont le fractionnement débute. Quelques rares poils subsistent encore.
Stade IV	Feuilles blanchies, très fines, ramollies, plus ou moins agglomérées entre elles par de nombreux filaments mycéliens et présentant des rhizomorphes de <i>Marasmius quercophilus</i> (champignon de pourriture blanche).

Tableau 1 : Description des différents stades de décomposition des feuilles de la litière de chêne vert (*Quercus rotundifolia* Lam.) (D'après Sadaka, 2000).

Table 1 : Morphological features of the four decomposition stages from holm oak litter (*Quercus rotundifolia* Lam.). (according to Sadaka, 2000)

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Matériel

Site d'étude

Les matériels végétal et animal étudiés proviennent d'une chênaie yeuse à *Quercus rotundifolia* Lam., située près de la localité de Toufliht (X=7° 26', Y=31° 28') située sur le versant nord du Haut Atlas, à 60 km au sud-est de Marrakech, sur la route principale reliant Marrakech à Ouarzazate.

Le climat est de type méditerranéen sub-humide à semi-aride. La moyenne annuelle des précipitations est de 840 mm, M=30,5 °C et m=2 °C. Dans la station prospectée, située à 1 740 m dans un secteur montagnard où les sommets dépassent 2 000 m d'altitude, le chêne vert est l'essence dominante (85 % de recouvrement). Le cortège floristique est constitué de *Juniperus oxycedrus*, *Cistus monspelliensis*, *C. salvifolius*, *C. laurifolius* et *Nerium oleander* (Boulli, 1994).

Feuilles

Le matériel végétal est constitué de feuilles de la litière à divers stades de décomposition. Quatre stades se succédant au cours de la décomposition ont été distingués selon certains caractères morphologiques tels que la couleur, la rigidité, l'épaisseur et l'importance de la pilosité de la face inférieure des feuilles (Sadaka, 2000) (tableau 1).

Acariens Oribates

Damaeus flagellifer Michel (Acarien Oribate, *Damaidae*) a été retenu pour son abondance dans la litière de cette chênaie verte (Tahiri, 2000), mais aussi pour sa taille rela-

tivement importante (1,5 mm) ainsi que pour la facilité avec laquelle on l'élève au laboratoire.

Les Acariens, recueillis grâce à des extracteurs de Berlèse, ont été placés dans des boîtes de Pétri en plastique (ø 6 cm) dont le fond est garni d'un support à forte capacité de rétention d'eau (mélange de plâtre de Paris et de noir animal dans les proportions 6 : 1) et nourris de l'algue *Desmococcus sp.* qui permet une multiplication rapide des individus (Joosse & Testerink, 1977; Zettel, 1982; Amelsvoort & Usher, 1989; Hubert *et al.*, 2000). Les boîtes ont été maintenues à l'obscurité et à une température de 22 °C, avec ajout régulier d'eau.

Méthodes

Pour quantifier l'activité trophique de l'Acarien Oribate en fonction du stade de décomposition de feuilles de chêne vert, quatre séries expérimentales ont été menées correspondant aux quatre stades retenus (tableau 1). Chaque série comporte 3 répétitions avec des feuilles différentes d'une répétition à l'autre et un témoin (sans animaux). L'expérience s'est déroulée pendant 12 semaines, à 22 °C et à l'obscurité.

Les cellules d'expérimentation sont constituées de boîtes de Pétri (ø 6 cm) dont le fond est recouvert d'une couche d'un mélange plâtre de Paris-noir animal. Dans chaque cellule, 10 individus adultes ayant au préalable subi un jeûne de 48 heures ont été mis en présence d'une rondelle de feuille, de poids initial connu.

Pour chaque stade de décomposition et pour chaque répétition, 2 rondelles de 0,6 cm de diamètre ont été prélevées dans le limbe, en évitant la nervure centrale. Des observations préliminaires ont montré que cette partie de la feuille n'était jamais consommée. L'une des rondelles

a servi à évaluer la teneur en eau au moment de la pesée, l'autre, destinée aux animaux, a été pesée pour obtenir le poids humide initial. L'absence de passage à l'étuve évite la destruction des micro-organismes associés au matériel végétal.

La teneur en eau au moment de la pesée est déterminée sur une rondelle de feuille par différence de poids avant et après séchage à l'étuve à 105 °C pendant 48 heures. La teneur en eau trouvée est ensuite soustraite du poids initial de l'autre rondelle de la même feuille, pour obtenir le poids sec initial (P_i) du fragment destiné aux animaux. Le poids sec initial a été estimé en admettant que les fragments d'une même feuille ont la même teneur en eau initiale, ce qui est loin d'être rigoureusement exact.

Au terme de 12 semaines d'expérience, les rondelles sont brossées afin de récupérer les déjections (qui seront ensuite comptées et pesées), rincées à l'eau distillée pour éliminer les particules minérales (provenant du support d'élevage), et séchées à l'étuve à 105 °C pendant 24 heures. La dernière pesée donne le poids sec final (P_f).

La quantité de matériel foliaire sec disparu ($P_i - P_f$) n'est pas due seulement à la consommation de feuilles par les Acariens, mais aussi à une perte de matière sèche du témoin, exprimée par une certaine proportion ($P_{it} - P_{ft}$). Cette perte de poids est attribuée à la fois à l'activité de l'épiflore présente sur les feuilles et au lessivage des substances hydrosolubles. La consommation due aux animaux est alors : $C = P_i - P_f - (P_{it} - P_{ft})$ (en μg)

où : P_i : poids sec initial du substrat testé

P_f : poids sec final du substrat testé

P_{it} : poids sec initial du témoin

P_{ft} : poids sec final du témoin.

Dans chaque boîte, toutes les pelotes fécales ont été récupérées et comptées. Leur nombre a été multiplié par

le poids sec moyen d'une pelote fécale. Pour déterminer celui-ci, 100 pelotes ont été prélevées d'une boîte, séchées à 105 °C puis pesées à l'aide d'une microbalance. Le poids sec moyen d'une pelote fécale a été évalué à 1 μg .

L'assimilation A (en μg) est calculée à partir de la formule $A = C - E$

où : C = consommation et E = excrétion.

(Bocock, 1963; Soma & Saito, 1983; Deleporte, 1984; Dangerfield, 1993; Sadaka, 2000).

L'azote a été dosé par la méthode Kjeldahl et le carbone par la méthode Anne (Aubert, 1978). Les dosages de cellulose et de lignine ont été réalisés respectivement selon les méthodes de Kurschner-Hoffner (Rihani, 1988) et de Cowling (1960). Seuls les dosages d'azote et de lignine ont fait l'objet de 2 répétitions et figurent dans le tableau 3 sous forme de moyenne \pm écart-type.

Les données ont été analysées à l'aide d'une ANOVA à 1 facteur (Sokal & Rohlf, 1995) et les moyennes des quantités consommées, excrétées et assimilées en fonction du stade foliaire comparées en utilisant le test de Newman-Keuls.

Le test de Pearson a été utilisé pour calculer les corrélations entre les différents paramètres.

RÉSULTATS

Le tableau 2 montre les valeurs moyennes (\pm erreur standard) de consommation, d'excrétion et d'assimilation par *Damaeus flagellifer* en fonction des différentes catégories de feuilles.

La consommation du substrat augmente significativement du stade I au stade III et décroît au stade IV

	Consommation (en μg)	Excrétion (en μg)	Assimilation (en μg)
Stade I	566,67 _c ±27,22	165,33±10,14	401,33 _b ±26,93
Stade II	866,67 _b ±27,22	218,67±14,18	648 _a ±21,45
Stade III	1000 _a ±47,14	279±28,25	721 _a ±47,12
Stade IV	533,33 _c ±54,43	255,33±41,07	278 _c ±56,68

Tableau 2 : Activité trophique de *Damaeus flagellifer* selon différents stades de décomposition de feuilles de chêne vert, à 22 °C, après 12 semaines d'expérience (moyenne \pm erreur standard). Les moyennes sont suivies de lettres en indice correspondant aux groupes homogènes issus du test de Newman-Keuls lorsque celui-ci est significatif au seuil de 5 %.

Table 2: Feeding activity of *Damaeus flagellifer* cultured at 22 °C after 12 weeks on different oak leaf stages (mean \pm standard error). Means followed by letter indicate homogeneous groups at the 0.05 threshold (Newman-Keuls test after one-way ANOVA). Newman-Keuls test is non significant for excretion.

Stades de décomposition	C (% de matière sèche)	N (% de matière sèche)	C/N	Cellulose (% de matière sèche)	Lignine nette (% de matière sèche)
Stade I	47,74	1,04 ± 0,10	45,82	26,80	34,08 ± 1,07
Stade II	45,78	1,26 ± 0,33	36,33	25,17	42,19 ± 2,61
Stade III	37,30	1,26 ± 0,35	29,60	24,27	43,06 ± 2,31
Stade IV	35,60	1,01 ± 0,14	35,31	23,86	36,28 ± 1,47

Tableau 3 : Évolution des taux d'azote, de carbone, de cellulose et de lignine, et du rapport C/N dans les différentes catégories de feuilles de chêne vert étudiées. Pour l'azote et la lignine (moyenne ± écart-type).

Table 3: Nitrogen, carbon, cellulose, lignin contents and C/N from different leaf stages. Mean ± standard deviation for nitrogen and lignin only.

(ANOVA à 1 facteur, $F = 31.28$, $P < 0.001$). Ainsi, les quantités consommées par les Acariens sont 2 fois plus importantes pour les feuilles du stade III que pour celles du stade I, tandis que les quantités prélevées aux stades I et IV ont pratiquement les mêmes proportions. Les quantités assimilées ont une évolution similaire à celles de la consommation ($F = 31.54$, $P < 0.001$). Concernant l'activité fécale, les quantités moyennes varient de 165,3 µg (stade I) à 255,3 µg (stade IV) avec un maximum au niveau du stade III. Cependant, les différences entre stades ne sont pas significatives (test de Newman-Keuls au seuil de 5 %).

Le tableau 3 met en évidence l'évolution de certains constituants des feuilles de la litière de chêne vert. Le taux d'azote montre une augmentation du stade I au stade III, suivie d'une diminution au dernier stade. Le rapport C/N,

également utilisé pour apprécier la qualité nutritive d'un substrat, baisse fortement du stade I au stade III, pour ensuite augmenter au dernier stade.

Le taux de cellulose montre une diminution continue depuis les feuilles fraîchement tombées jusqu'aux feuilles les plus décomposées, tandis que la lignine augmente fortement dans les 3 premiers stades et diminue au dernier stade de décomposition.

Les corrélations mesurées entre la consommation de *D. flagellifer* et les taux d'azote et de lignine des feuilles sont hautement significatives à 5 % (tableau 4) avec des coefficients de 0,971 et 0,953 respectivement. La consommation et l'assimilation sont positivement corrélées et de façon hautement significative ($r = 0,977$) et sont proportionnelles aux teneurs en azote et en lignine; par contre elles ne sont significatives vis-à-vis du rapport C/N.

Tableau 4 : Valeurs des coefficients de corrélation entre les divers paramètres.
Table 4: Correlation coefficients between various parameters.

	Consommation	Azote	C/N	Cellulose	Lignine
Consommation	-	0,971**	-0,692	-0,274	0,953**
Assimilation	0,977**	0,978**	-0,525	-0,071	0,898*

$t(n-1, \alpha = 5\%) = 0,950$

** : hautement significatif; * : significatif

DISCUSSION

La consommation par *Damaeus flagellifer* est maximale pour les feuilles du stade III, elle est de l'ordre de 1,2 µg/ind./j. à 22 °C. Kowal (1969) a estimé la consommation de pin (*Pinus echinata*) à 0,25 µg/ind./j. à 20 °C pour l'Acarien Oribate *Cultroribula juncta* et Berthet (1964) à 4,4 µg/ind./j. à 18 °C pour l'Oribate *Steganacarus magnus* nourri de noisetier. Pour cette même espèce, Murphy (1953) a estimé la consommation à 3,5 µg/ind./j. à 4-5 °C. Les résultats diffèrent si l'on s'adresse à d'autres espèces de microarthropodes. Ainsi, chez le Collembole *Onychiurus sinensis*, la consommation est optimale (0,9 µg/ind./j) en présence de feuilles de chêne vert décomposées et blanchies par *Marasmius quercophilus* (Sadaka, 2000).

Comme la consommation, l'assimilation varie en fonction du stade de décomposition des feuilles. Ainsi, *Damaeus flagellifer* assimile mieux les feuilles du stade III (0,9 µg/ind./j) que celles du stade le plus décomposé (0,3 µg/ind./j.). La même tendance a été observée chez le Collembole *Onychiurus zschokkei* nourri de feuilles de *Quercus ilex* (Sadaka & Poinot-Balaguer, 1987a). Par contre, chez le Collembole *O. sinensis*, l'assimilation est maximale (0,46 µg/ind./j.) en présence des feuilles les plus décomposées (Sadaka, 2000). En plus de l'état et la composition des feuilles, la température, l'appétit, la structure d'âge de la population ainsi que l'état physiologique des animaux sont autant de paramètres à prendre en compte pour déterminer l'assimilation du matériel végétal par la faune saprophage (Luxton, 1972; Sadaka, 2000).

Les microarthropodes ont des préférences alimentaires différentes selon les essences végétales. Berthet (1964) a montré que deux espèces d'Oribates acceptent quatre essences végétales différentes selon un ordre de préférence donné. *Steganacarus magnus* préfère, en premier lieu, les rondelles de charme ou de noisetier, puis celles de hêtre, et en dernier lieu celles de chêne, tandis que pour *Phthiracarus borealis*, l'ordre de préférence semble être : charme – chêne – bouleau et hêtre. Une étude menée par Hayes (1963) sur les préférences alimentaires de trois espèces d'Oribates Phtiracaridés en fonction de six stades de décomposition de la litière de trois espèces de conifères (*Abies grandis*, *Picea sitchensis* et *Pinus sylvestris*) démontre que les Acariens n'ont aucune préférence pour une litière donnée mais pour des stades particuliers (litière âgée et attaquée par les champignons; litière fragmentée).

L'attrait trophique va croissant des feuilles fraîchement tombées aux feuilles stade III. La feuille doit donc avoir un certain âge, correspondant à une durée de séjour au

sol plus ou moins longue et, par là, à un certain état de décomposition, avant d'être préférentiellement consommée et assimilée. Cet état peut correspondre à certaines qualités nutritives et peut s'exprimer par sa composition chimique : teneurs en azote, carbone, cellulose, lignine et le rapport C/N (King & Heath, 1967; Reichle, 1971; Petersen & Luxton, 1982). Ces auteurs ont montré que les préférences alimentaires des animaux se manifestent vis-à-vis d'une nourriture riche en azote mais pauvre en matériel plus ou moins dur et difficile à dégrader tel que la cellulose et la lignine, et que l'enrichissement en azote est dû à la décomposition primaire par les microorganismes. Dans notre cas, cet état est atteint avec les feuilles du stade III qui présentent un taux d'azote maximal et un faible rapport C/N.

Outre ces éléments, d'autres constituants affectent l'appétence des feuilles, en particulier le contenu en acides aminés, autre forme d'expression de l'azote, (Sadaka & Poinot-Balaguer, 1987b) ou le taux de polyphénols (Edwards & Heath, 1963; King & Heath, 1967; Racon *et al.*, 1988). Le faible attrait trophique des feuilles fraîchement tombées au sol (stade I) pourrait s'expliquer par la présence de tanins (hydrosolubles et condensés), substances absentes des feuilles décomposées. En effet, Racon *et al.* (1988) ont montré que les feuilles fonctionnelles de chêne vert et celles venant juste d'arriver au sol ont une teneur en tanins très élevée : 2,1 % du poids sec, s'abaissant jusqu'à 0,4 % dans les feuilles de la litière L2 (correspondant aux stades III et IV de notre étude). Ces substances forment des complexes dans lesquels l'azote se trouve indisponible pour de nombreux décomposeurs et difficilement digestible par les consommateurs, et inhibent aussi certains systèmes enzymatiques (Mangenot & Toutain, 1980). Ils diminuent l'appétence du végétal et même à des concentrations très faibles, ils peuvent être toxiques pour les microarthropodes (Sadaka, 1986; Poinot-Balaguer *et al.*, 1993). Au cours du temps, l'action toxique et inhibitrice des tanins dans les feuilles fraîchement tombées est progressivement levée par le lessivage. La détoxification est donc nécessaire à l'installation d'une vie microbienne et faunique active dans la litière. Dans nos expériences nous avons constaté que c'est à partir du stade II et surtout du stade III que les feuilles deviennent plus digestes pour *D. flagellifer*. En effet, ces feuilles ont une durée de séjour au sol plus longue que celles du stade I.

On peut noter l'existence d'un seuil au-delà duquel même si le matériel végétal est plus décomposé et donc plus accessible à la pédofaune, il est moins consommé et assimilé moins efficacement (stade IV). Le même phé-

nomène a été observé sur des aiguilles de pin consommées par un isopode (Soma & Saito, 1983). Cette baisse du taux d'assimilation serait liée à une augmentation de la quantité de composés azotés récalcitrants, comme par exemple la chitine des champignons, se produisant en fin de colonisation par la microflore fongique, faisant suite à une phase de dégradation d'autres composés récalcitrants présents dans les feuilles mortes tels que les complexes tanins-protéines (Mangenot & Toutain, 1980)

La baisse du taux de cellulose au cours de la décomposition pourrait indiquer que le matériel foliaire commence à être vidé de l'un de ses principaux constituants et à perdre de sa valeur nutritive. La baisse de la teneur en lignine enregistrée au stade IV, caractérisé par l'attaque de *Marasmius quercophilus*, met en évidence le pouvoir ligninolytique de ce champignon de pourriture blanche (Hering, 1982; Savoie & Gourbière, 1988). Bernhard-Reversat & Schwartz (1997), en suivant l'évolution de la teneur en lignine avec l'âge des litières, ont observé, pour des plantations d'*Eucalyptus* hybrides, une forte augmentation de la teneur en lignine entre L1 (litière de feuilles fraîches) et L2 (litière de feuilles anciennes peu fragmentées), et peu de changement entre L2 et L3 (litière plus fragmentée et plus ancienne), ce qui correspond à une accumulation de la lignine au cours de la décomposition due à l'absence des champignons de pourriture blanche.

Nos résultats montrent qu'il existe une préférence alimentaire chez *Damaeus flagellifer* pour les feuilles décomposées. On peut donc penser qu'elles constituent une partie des ressources trophiques de cette espèce litiéricole qui peut alors être considérée comme macrophytophage au sens de Luxton (1972). Cependant, si on considère que chez de nombreux saprophages la litière ne constitue que le support de la nourriture sélectionnée par les animaux, et que la consommation dépende de substances secondaires liées à la présence de micro-organismes (Hanlon & Anderson, 1980), alors *Damaeus flagellifer* serait une espèce panphytophage au sens de Luxton. La question reste entière. Dans quelle mesure ce qui est réellement consommé et assimilé par un animal saprophage est constitué par le matériel foliaire, déjà plus ou moins transformé par les micro-organismes ou alors par les micro-organismes eux-mêmes ?

REMERCIEMENTS

Nous remercions le Professeur M. HAFIDI (Unité Sol et Environnement) pour l'aide et les facilités accordées au moment de la réalisation des analyses chimiques ainsi que le Professeur J. TRAVÉ (Observatoire Océanologique de Banyuls, Laboratoire Arago) pour sa précieuse contribution dans la détermination de l'Acarien étudié.

Bibliographie

- AMELSVOORT P.A.M. Van & USHER M.B., 1989. Egg production related to food quality in *Folsomia candida* (Collembola: Isotomidae) : effects on life history strategies. *Pedobiologia*, 33 : 61-66.
- ARPIN P., DAVID J.F., GUITTONNEAU G.G., KILBERTUS G., PONGE J.F. & VANNIER G., 1986. Influence du peuplement forestier sur la faune et la microflore du sol et des humus. II. Microbiologie et expériences au laboratoire. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 23 : 119-153.
- AUBERT G., 1978. *Méthodes d'analyse des sols*. Edition C.R.D.P., Marseille, 360 p.
- BAUER C., 1985. Étude de la qualité des litières forestières à l'aide de l'association micro-organismes/microarthropodes. DEA, Université Nancy I, 165 p.
- BEHAN-PELLETIER V.M. & HILL S.B., 1978. Feeding habits and spore dispersal of oribatid mites in the North American Arctic. *Rev. Ecol. Sol*, 15 : 497-516.
- BEHAN-PELLETIER V.M. & HILL S.B., 1983. Feeding habits of sixteen species of Oribatei (Acari) from an acid peat bog, Glenamoy, Irland. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 20 (2) : 221-267.
- BERNHARD-REVERSAT F. & SCHWARTZ D., 1997. Change in lignin content during litter decomposition in tropical forest soils (Congo) : comparison of exotic plantations and native stands. *C. R. Acad. Sci. Paris. Sciences de la terre et des planètes*, 325 : 427-432.
- BERTHET P., 1964. Activité métabolique et dynamique des populations d'Oribates. L'activité des oribates d'une chênaie. *Mem. Inst. Sci. Nat. Bel.*, 152 : 152 p.
- BOCOCK K.L., 1963. The digestion and assimilation of food by *Glomeris*. In : *Soil organisms*, Doeksen J. & Van Der Drift J. (Eds), North-Holland Publishing Company, Amsterdam, 85-91.
- BOULLI A., 1994. Diversité de la végétation et conditions écologiques dans le bassin versant de l'Oued R'dat (Haut Atlas de Marrakech, Maroc). Thèse de 3^e cycle, Université Cadi Ayyad, Marrakech, 150 p.
- CANCELA DA FONSECA J.P. & POINSOT-BALAGUER N., 1983. Régime alimentaire des microarthropodes du sol en relation avec la décomposition de la matière organique. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 108 : 371-388.

- COWLING E.B., 1960. Methods for chemical analysis of decayed wood, U.S.D.A.. *Forest Serv. Rep.* N° 2177, 24 p.
- DANGERFIELD J.M., 1993. Ingestion and assimilation of leaf litter in some tropical millepedes. *J. Zool.*, 229(4) : 683-693.
- DELEPORTE S., 1984. Biologie et écologie d'une population de *Bradysia confinis* (Winn, Frey) (Diptère, Sciaridae) dans une litière de feuillus : différents aspects des relations faune-substrat. Thèse doctorat d'État, Université de Rennes, 226 p.
- EDWARDS C.A. & HEATH G.W., 1963. The role of soil animals in breakdown of leaf material. In: *Soil organisms*, Doeksen J. & Van Der Drift J. (Eds), North-Holland, Amsterdam, 76-84.
- HAMMER M., 1972. Microhabitats of oribatid mites on a Danish Woodland floor. *Pedobiologia*, 12 : 412-423.
- HANLON R.D.G. & Anderson J.M., 1980. Influence of macrarthropod feeding activities on microflora in decomposing oak leaves. *Soil Biol. Biochem.*, 12 : 255-261.
- HAQ M.A., 1981. Feeding habits of ten species of oribatid mites (Acari : Oribatei) from Malabar, South India. *Indian J. Acar.*, 6: 39-50.
- HARTENSTEIN R., 1962. Soil Oribatei. I. Feeding specificity among forest soil Oribatei (Acarina). *Ann. Ent. Soc. Amer.*, 55: 202-206.
- HAYES A.J., 1963. Studies on the feeding preferences of some phytacarid mites (acari : Oribatidae). *Ent. Exp. Appl.*, 6: 241-256.
- HERING T.F., 1982. Decomposing activity of basidiomycetes in forest litter. In: *Decomposer basidiomycetes : their biology and ecology*, Frankland J.C., Hedger J.N. & Swift M.J. (Eds), Cambridge University Press, Cambridge, 213-225.
- HUBERT J., _ustr V. & SMRZ J., 1999. Feeding of oribatid mite *Schelorbitates laevigatus* (Acari : Oribatida) in laboratory experiments. *Pedobiologia*, 43: 328-339.
- HUBERT J., KUBÁTOVÁ A. & _ÁROVÁ J., 2000. Feeding of *Schelorbitates laevigatus* (Acari : Oribatida) on different stadia of decomposing grass litter (*Holcus lanatus*). *Pedobiologia*, 44: 627-639.
- JOOSSE E.N.G. & TESTERINK G.J., 1977. The role of food in the population dynamics of *Orchesella cincta* L. (Collembola). *Oecologia*, 29: 189-204.
- KANEKO N., 1988. Feeding habits and cheliceral size of oribatid mites in cool temperate forest soils in Japan. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 25: 353-363.
- KANEKO N., Mc LEAN M.A. & Parkinson D., 1995. Grazing preference of *Onychiurus subtenuis* (Collembola) and *Oppiella nova* (Oribatei) for fungal species inoculated on pine needles. *Pedobiologia*, 39: 538-546.
- KING H.G.C. & HEATH G.W., 1967. The chemical analysis of small samples of leaf material and the relationship between the disappearance and composition of leaves. *Pedobiologia*, 7: 192-197.
- KIFFER E. & CANCELA DA FONSECA J.P., 1971. Sur les rapports entre Microarthropodes et Micromycètes d'un sol forestier. *Zentbl. Bakt. Parasitkole*, 126 : 510-520.
- KOWAL N.E., 1969. Ingestion rate of a pine-mor oribatid mite. *Amer. Midl. Nat.*, 81 : 595-598.
- LUXTON M., 1966. Laboratory studies on the feeding habits of salt-marsh Acarina, with notes on thier behaviour. *Acarologia*, 8 : 163-175.
- LUXTON M., 1972. Studies on the oribatid mites of Danish beech wood soil. 1. Nutritional biology. *Pedobiologia*, 12: 434-463.
- MANGENOT F. & TOUTAIN F., 1980. Les litières. In: *Actualités d'écologie forestière*, Pesson E. (Ed), Gauthier-Villars, Paris, 1-67.
- MARAUM M., MIGGE S., SCHAEFER M. & SCHEU S., 1998. Selection of microfungus food by six oribatid mite species (Oribatida, Acari) from two different beech forests. *Pedobiologia*, 42 : 232-240.
- McBRAYER J.F. & REICHLER D.E., 1971. Trophic structure and feeding rates of forest soil invertebrate populations. *Oikos*, 22 : 381-388.
- MURPHY P.W., 1953. The biology of forest soils with special reference to the mesofauna or meiofauna. *J. Soil Sci.* 4: 155-193.
- PANDE Y.D. & BERTHET P., 1973. Studies on the food and feeding habits of soil Oribatei in a black pine plantation. *Oecologia*, 12: 413-426.
- PETERSEN H. & LUXTON M., 1982. A comparative analysis of soil fauna population and their role in decomposition processes. *Oikos*, 39: 287-388.
- POINSOT-BALAGUER N., RACON L., SADAKA N. & LE PETIT J., 1993. Effects of tannin compounds on two species of Collembola. *Eur. J. Soil Biol.*, 29(1): 13-16.
- RACON L., SADAKA N., GIL G., Le Petit J., Matheron R., Poinsot-Balaguer N., Sigoillot J.C. & Woltz P., 1988. Changes in tannic compounds in evergreen oak leaves. Histological and chemical analysis. *Can. J. Bot.*, 66: 663-667.
- REICHLER D.E., 1971. Energy and nutrient metabolism of soil and litter invertebrates. In: *Productivity of forest ecosystems*. Proceedings Brussels Symposium 1969, UNESCO : 465-477.
- RIHANI M., 1988. Contribution à l'étude des relations trophiques entre champignons de pourriture blanche et acariens oribates au cours du processus de biodégradation des litières forestières. Doctorat d'Université, Nancy I, 145p.
- RIHANI M., CANCELA DA FONSECA J.P. & KIFFER E., 1995. Decomposition of beech leaf litter by microflora and mesofauna. II - Food preferences and action of oribatid mites on different substrates. *Eur. J. Soil Biol.*, 31 (2) : 67-79.
- SADAKA N., 1986. Contribution à l'étude des relations trophiques collemboles – feuilles de chêne vert – micro-organismes. Thèse de 3^e cycle, Université de Provence, 134 p.
- SADAKA N., 2000. Décomposition de la litière d'une chênaie verte à *Quercus rotundifolia* Lam. à Toufiliht (Haut Atlas, Maroc), en relation avec la microflore fongique et l'activité trophique d'*Onychiurus sinensis* Stach (Collembola : Onychiuridae). Thèse d'État, Université Cadi Ayyad, Marrakech, 203 p.

- SADAKA N. & POINSOT-BALAGUER N., 1987a. Relations trophiques entre le collembole *Onychiurus zschokkei* Handschin. et des feuilles de chêne vert *Quercus ilex* L., à divers stades de décomposition. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 24 (3) : 329-340.
- SADAKA N. & POINSOT-BALAGUER N., 1987b. Determination of aminoacids in leaves of evergreen oak at four different stages of decomposition. *Biol. Fertil. Soils*, 5 : 158-163.
- SADAKA N., POINSOT-BALAGUER N. & TALIN J., 1989. Relations trophiques feuilles de chêne vert (*Quercus ilex* L.) – Collemboles. Influence de la qualité du matériel foliaire sur la biologie d'*Onychiurus zschokkei* Handschin et *Folsomia candida* Willem. *Vie et Milieu*, 39 (1) : 33-39.
- SAVOIE J.M. & GOURBIÈRE F., 1988. Équipement enzymatique des champignons dégradant les aiguilles d'*Abies alba* Mill. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 25(2) : 149-160.
- SIEPEL H. & Maaskamp F., 1994. Mites of different feeding guilds affect decomposition of organic matter. *Soil Biol. Biochem.*, 26 : 1389-1394.
- SOKAL R.R. & ROHLF F.J., 1995. *Biometry*. Third edition, Freeman, New-York, 887p.
- SOMA K. & SAITÔ T., 1983. Ecological studies of soil organisms with references to the decomposition of pine needles. II: Litter feeding and breakdown by the woodlouse *Porcellio scaber*. *Plant and Soil*, 75 : 139-151.
- TAHIRI H., 2000. Impact d'un Acarien Oribate et d'un champignon de pourriture blanche sur la décomposition de la litière de chêne vert (*Quercus rotundifolia* Lam.). Diplôme d'Etudes Supérieures Approfondies, Université Cadi Ayyad, Marrakech, 40 p.
- TOUCHOT F., KILBERTUS G. & VANNIER G., 1983. Rôle d'un Collembole (*Folsomia candida*) au cours de la dégradation des litières de charme et de chêne, en présence ou en absence d'argile. In : *New Trends in Soil Biology*, Lebrun P. et al. (Eds), Louvain-la-Neuve, Belgique, 269-280.
- WALWORK J. A., 1958. Notes on the feeding behaviour of some forest soil Acarina. *Oikos*, 9 : 260-271.
- WERNER M.R. & DINDAL D.L., 1987. Nutritional ecology of soil arthropods. In : *Nutritional ecology of insects, mites and spiders*. Slansky F. & Rodriguez (Eds), 815-836.
- ZETTEL J., 1982. Dietary influence on the biology and metabolism of *Isotoma viridis*. *J. Insect Physiol.*, 28 : 453-458.
- ZINKLER D., 1972. Vergleichende Untersuchungen zum Wirkungsspektrum der carbohydrasen laubstrenwohrender Oribatiden. *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft*, 65 : 149-153.
- ZINKLER D., GÖTZE M. & FABIAN K., 1986. Cellulose digestion in "primitive insects" (Apterygota) and oribatid mites. *Zoologische Beiträge NF* 30 : 17-28.

Distribution spatiale des Lacertidés (*Sauria*, *Reptilia*) en Tunisie ; caractéristiques des biotopes et rôle des facteurs écologiques

Geographic distribution of Lacertids (Sauria, Reptilia) in Tunisia; Biotope characteristics and influence of ecological factors

Saïd Nouira¹, Charles P. Blanc²

1. Laboratoire d'Ecologie, Faculté des Sciences. 2092 El Manar. Tunis. Tunisie. e-mail : said.nouira@fst.rnu.tn

2. Laboratoire de zoogéographie, univ. Montpellier III. Route de Mende. F-34199 Montpellier Cedex 05. France. e-mail : cp.f.blanc@wanadoo.fr

71

.....

Abstract

The distribution areas of the 14 species of Lacertids in Tunisia are mapped, using our 265 field survey stations scattered all over the country and surveyed from 1974 to 1995. Biotops characteristics are reported. The respective contributions of ecological factors, such as climate, substrate, vegetation overlapping level, interactions between species (competitive exclusion or, on the reverse, syntopic coexistence) are analyzed and graded.

Key-words

Lacertids, Tunisia, Biotops, Ecological factors, Distribution area.

Résumé

L'aire de distribution des 14 espèces de Lacertidés en Tunisie est cartographiée à partir de nos 265 points de collecte répartis dans tout le pays et prospectés de 1974 à 1995. Les caractéristiques de leurs biotopes sont précisées. Les rôles respectifs des facteurs écologiques, comme le climat, le substrat, le taux de recouvrement végétal, les interactions entre espèces – exclusion compétitive ou, inversement, coexistence en syntopie – sont analysés et hiérarchisés.

Mots-clés

Lacertidés, Tunisie, biotopes, facteurs écologiques, aire de distribution.

INTRODUCTION

La famille des Lacertidés, riche de 14 espèces en Tunisie, occupe une place importante dans l'herpétofaune tunisienne par sa diversité spécifique, l'abondance de beaucoup de ses représentants et sa distribution géographique sur l'ensemble de ce pays (Nouira, 1996). Le but de ce travail est de préciser les limites de la distribution à l'échelle régionale et locale des différentes espèces, de décrire leurs biotopes et d'analyser l'incidence des facteurs écologiques, abiotiques et biotiques, sur la répartition de leurs peuplements.

Les données bibliographiques disponibles, accumulées depuis un peu plus d'un siècle, relatives aux Lacertidés de Tunisie, concernent principalement leurs inventaires faunistiques et leurs distributions (LATASTE, 1881, 1885 ; BOULENGER, 1881, 1891, 1918 ; ANDERSON, 1892 ; KONIG, 1892 ; OLIVIER, 1896 ; ESCHERICH, 1896 ; WERNER, 1897 ; THILENIUS, 1897 ; DOUMERGUE, 1900-1901 ; MAYET, 1903 ; CHAIGNON, 1904, 1905 ; GADEAU DE KERVILLE, 1908 ; CHABANAUD, 1916 ; PELLEGRIN, 1927 ; MERTENS, 1929, 1943 ; MOURGUE, 1920 ; MOSAUER, 1934 ; BLANC M., 1935 ; GUIBE, 1950 ; HAAS, 1951 ; LANZA & BRUZZONE, 1959 ; MARINKELLE, 1962 ; DOMERGUE, 1966 ; SCHNEIDER, 1969 ; SHCHERBACK, 1971 ; BÖHME & CORTI, 1993), divers éléments de leur biologie, notamment de leur habitat (BUSACK, 1975 ; VERNET *et al.*, 1985, 1988), ainsi que des synthèses systématiques, phylogénétiques ou biogéographiques (SALVADOR, 1982 ; LE BERRE, 1989 ; SCHLEICH *et al.*, 1996). Eu égard à notre objectif, l'intérêt de certains de ces travaux est limité par l'imprécision des informations rapportées relatives aux attributions spécifiques ou toponymiques.

Notre travail est donc principalement basé sur les résultats d'inventaires intensifs poursuivis par les auteurs de 1974 à 1995, sur la quasi-totalité du territoire tunisien. Cet effort a permis de constituer un riche catalogue de spécimens et d'observations sur le site exact de leur collecte, complété par des analyses phylogénétiques. Il s'est traduit par quelques publications préliminaires, relatives surtout aux Lacertidés de la Tunisie méridionale, d'accès plus difficile (BLANC Ch., 1978 a, b et c, 1979 a et b, 1980 a et b, 1986, 1988 ; BLANC Ch. & INEICH, 1985 ; BLANC Ch. & NOUIRA, 1987, 1988 ; BLANC Ch. & SCIORTINO, 1978 ; BLANC Ch. & SNANE, 1980 ; BLANC F., 1978, 1988 ; BLANC F. & CARIOU, 1980, 1987 ; BLANC F. *et al.*, 1981 ; NOUIRA, 1982, 1983, 1986, 1987, 1988, 1992 ; NOUIRA & BLANC Ch., 1986, 1993 ; NOUIRA & MOU, 1982).

Cette étude constitue une synthèse de l'ensemble des données disponibles, enrichie de multiples compléments originaux et propose une réflexion sur le rôle des facteurs écologiques dans la répartition spatiale des espèces.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

L'échantillon disponible regroupe 2 700 lézards des 14 espèces de Lacertidés reconnues en Tunisie : *Lacerta pater*, *Podarcis hispanica*, *Psammotromus algirus*, *P. blanci*, *Ophisops occidentalis*, *Mesalina olivieri*, *M. guttulata*, *Acanthodactylus boskianus*, *A. blanci*, *A. maculatus*, *A. mechri-guensis*, *A. dumerili*, *A. scutellatus* et *A. longipes*. Ces animaux ont été échantillonnés, à différentes époques, dans 265 stations localisées dans les divers étages bioclimatiques et dans tous les milieux naturels du pays, répertoriées (annexe 1, p. 73) et cartographiées (annexe 2, p. 75).

Pour chaque espèce, la simple superposition de sa carte de distribution sur la carte bioclimatique de la Tunisie (annexe 3, p. 75) permet d'évaluer son amplitude écologique.

RÉSULTATS

Distributions et biotopes

Pour chacun des 14 taxons sont rapportées les limites de sa répartition géographique aux échelles régionale et locale (fig. 1-6) et les caractéristiques de son biotope.

Lacerta pater (fig. 1) : propre à l'Afrique du Nord, localisé en Tunisie au nord de la Dorsale, sa répartition s'échelonne de l'humide supérieur au semi-aride inférieur. Il vit dans des milieux variés, aux sols le plus souvent argileux et marneux, lourds : forêts de chêne zen (*Quercus faginea*) et de chêne-liège (*Quercus suber*) à sous-bois dense ou en partie dégradé, maquis de lentisque (*Pistacia lentiscus*), ciste (*Cistus monspeliensis*), *Erica arborea* et *Tetraclinis articulata*, maquis de chêne kermès (*Quercus coccifera*), matorral d'olivier-lentisque, zones littorales, rives d'oueds et de cours d'eau permanents et lisières des champs de céréales et d'oliviers. Les clairières ensoleillées en forêt et les milieux ouverts, particulièrement ceux qui sont parsemés de blocs rocheux, constituent ses biotopes de prédilection.

Podarcis hispanica (fig. 1) : présent dans le sud de la France, la Péninsule Ibérique et l'Afrique du Nord, il

est localisé en Tunisie au nord de la Dorsale, dans les mêmes étages bioclimatiques et biotopes que *Lacerta pater*. Toutefois, la distribution de *P. hispanica* est disjointe : dans l'extrême-nord (Aïn Draham, Djebel¹ Rorra et Aïn Soltane), où il est inféodé aux milieux fermés caractérisés par une humidité élevée et une végétation dense, et dans des enclaves d'altitude (Dj. Srira, Dj. Zaghouan, Tâble de Jugurtha, régions de Makthar et de Châanbi), où ces populations constituent des reliquats isolés ; en outre, deux populations subsistent dans les ruines de Dougga et d'Haïdra, protégées dans ces sites archéologiques. Ces lézards grimpent souvent sur les troncs d'arbres où ils chassent les petits invertébrés vivant dans les crevasses des écorces, notamment de chêne-liège.

Psammodromus algirus (fig. 2) : répandue dans le sud-ouest de la France, l'Espagne, le Portugal, le Maroc, l'Algérie, la Tunisie et sur quelques rares îlots de la Méditerranée, cette espèce est très fréquente, en Tunisie, au nord de la Dorsale. Elle a sensiblement les mêmes limites de répartition et occupe des biotopes proches de ceux de *Lacerta pater*, bien que plus abondante et plus anthropophile. Outre les biotopes décrits pour *L. pater*, *P. algirus* colonise les pinèdes clairsemées ou denses dans lesquelles le pin d'Alep (*Pinus halepensis*) s'associe principalement au genévrier oxycèdre (*Juniperus oxycedrus*), au chêne vert (*Quercus ilex*) et au romarin (*Rosmarinus officinalis*) sur des sols marno-calcaires ou argileux indurés. Ce lézard se déplace sur les branches basses des arbustes où il chasse ses proies à l'affût.

Psammodromus blanci (fig. 2) : endémique de l'Afrique du Nord, sa répartition en Tunisie est limitée au Nord-Ouest (région d'Aïn Soltane) et à quelques stations situées en altitude (Dj. Chetlou, plateau de Kesra et Dj. Oum Djeddour). Ces dernières constituent, comme dans le cas de *Podarcis hispanica*, des enclaves altitudinales où des populations relictives trouvent refuge. Les biotopes de *P. blanci* sont les clairières, les maquis et les formations dégradées aux sols hydromorphes, argileux et caillouteux.

Ophisops occidentalis (fig. 3) : sa répartition régionale couvre l'extrême-est du Maroc, l'Algérie, la Tunisie et le nord de la Libye. En Tunisie, ses populations, échelonnées du sub-humide à l'aride inférieur, occupent la

plus grande partie du pays, depuis la vallée de la Medjerda, au nord, jusqu'aux falaises de Beni-Khédache, au sud-est. Cette dernière localité, bien que très méridionale, appartient à l'aride supérieur à hivers tempérés et constitue une enclave climatique. *O. occidentalis* colonise les steppes, les milieux boisés, dégradés et surpâturés, les pelouses ouvertes et les regs caillouteux ou pierreux. Les biotopes favorables sont caractérisés, le plus souvent, par une végétation basse, clairsemée, sur des sols argileux indurés, à base, selon les régions, d'*Artemisia campestris*, *A. herba-alba*, *Thymus capitatus*, *Plantago albicans*, *Lavandula multifida*, *Thymelaea hirsuta*, *Lygeum spartum* et *Stipa tenacissima*.

Mesalina olivieri (fig. 4) : son extension géographique englobe les pays du nord de l'Afrique, l'Égypte, le Soudan, l'Éthiopie et la Somalie ; ses populations tunisiennes sont dispersées dans le Centre, sur les côtes, aux alentours des chotts, dans le secteur Sud-Est et en milieu insulaire, du sub-humide jusqu'au saharien supérieur. Les biotopes de *M. olivieri* sont typiquement formés de sols sableux à sablo-limoneux, meubles, à couvert végétal souvent dense, en bordure des sebkhas où la végétation est en général dominée par *Zygophyllum album*, *Frankenia thymifolia*, *Atriplex halimus* et *Limoniastrum guynianum*, dans les lits d'oueds, les zones à nebkhas, les couloirs inter-dunaires formés de placages de sable et les champs de barkhanes de la Tunisie présaharienne. En Tunisie centrale, par contre, l'espèce colonise aussi les regs caillouteux ou pierreux, à sols argileux durs.

Mesalina guttulata (fig. 4) : son aire de répartition s'étend de la Mauritanie jusqu'au Pakistan en passant par le Moyen-Orient, l'Éthiopie et la Somalie ; en Tunisie, elle est plus restreinte que celle de *M. olivieri*, limitée au secteur méridional dans les deux étages bioclimatiques aride et saharien. Ses biotopes sont exclusivement des regs pierreux, des terrains argileux indurés, des dalles rocheuses et des zones d'éboulis, sur le piémont et les versants des montagnes, avec une végétation toujours clairsemée ou très dégradée.

Acanthodactylus maculatus (fig. 5) : s'étendant de l'est du Maroc et de l'Algérie septentrionale jusqu'au nord de la Libye, l'espèce est largement distribuée en Tunisie dans le semi-aride, l'aride et le saharien. Seules ses populations du Cap Bon pénètrent dans le sub-humide à hivers chauds. Ses biotopes de prédilection sont

1. Ce mot signifiant "montagne" sera abrégé (Dj.) dans la suite du texte et des annexes.

sablonneux à sablo-limoneux, localisés à la bordure des sebkhas, autour des chotts, dans les champs de nebkhas et sur les regs indurés renfermant des fractions, même minimales, de sable meuble ; certaines de ses populations sont toutefois inféodées à des terrains légèrement argileux et caillouteux, en syntopie avec *A. blanci* au nord de la Dorsale.

Acanthodactylus mechriguensis (fig. 5) : récemment décrite (NOUIRA & BLANC Ch., 1999) dans le groupe *A. pardalis-maculatus*, l'espèce n'était connue que par une unique population rencontrée sur la plage et l'arrière-plage de Sidi Mechrig, entre Cap Serrat et Cap Nigro. Plus récemment, nous avons découvert trois autres stations sur la côte nord du pays, entre Bizerte et Cap

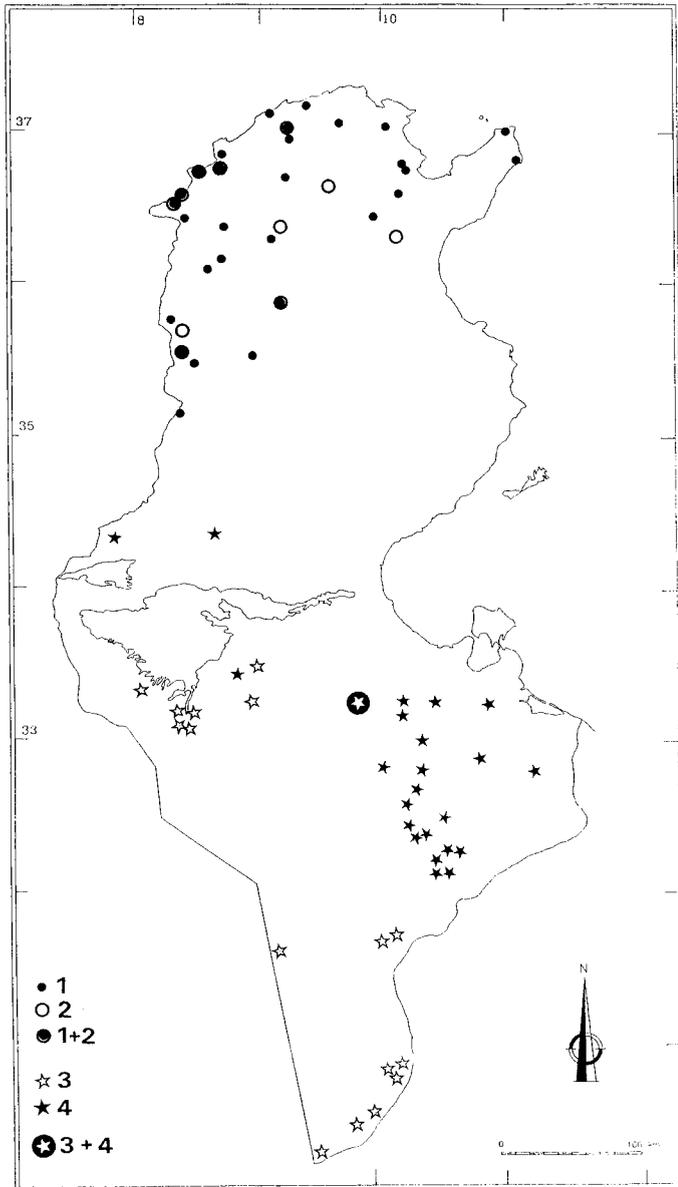


Figure 1. Répartition de *Lacerta pater* (1), *Podarcis hispanica* (2), *Acanthodactylus longipes* (3) et *A. scutellatus* (4) ;

1+2 : *Lacerta pater* et *Podarcis hispanica* en syntopie ;

3+4 : *Acanthodactylus longipes* et *A. scutellatus* en syntopie.

Figure 1. Geographic distribution of *Lacerta pater* (1), *Podarcis hispanica* (2), *Acanthodactylus longipes* (3) and *A. scutellatus* (4) ;

1+2 : *Lacerta pater* and *Podarcis hispanica* in sympatric occurrence ;

3+4 : *Acanthodactylus longipes* and *A. scutellatus* in sympatric occurrence.

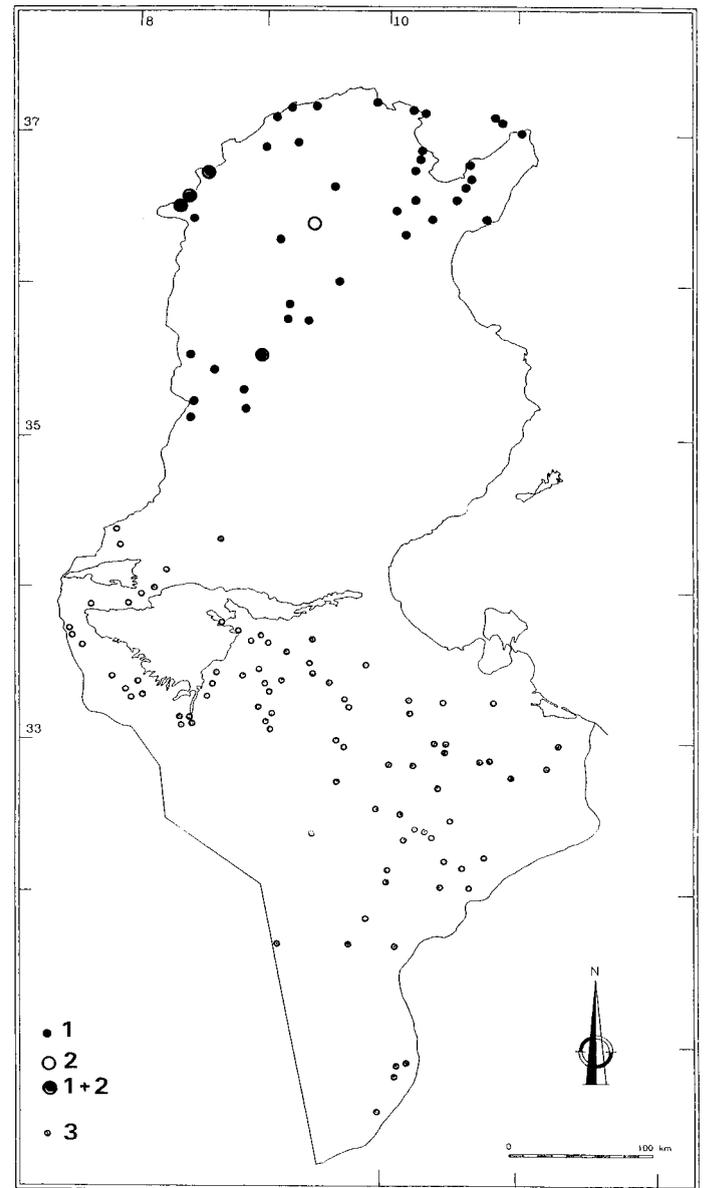


Figure 2. Répartition de *Psammodromus algirus* (1), *P. blanci* (2) et *Acanthodactylus dumerili* (3) ; 1+2 : *Psammodromus algirus* et *P. blanci* en syntopie.

Figure 2. Geographic distribution of *Psammodromus algirus* (1), *P. blanci* (2) and *Acanthodactylus dumerili* (3) ; 1+2 *Psammodromus algirus* and *P. blanci* in sympatric occurrence.

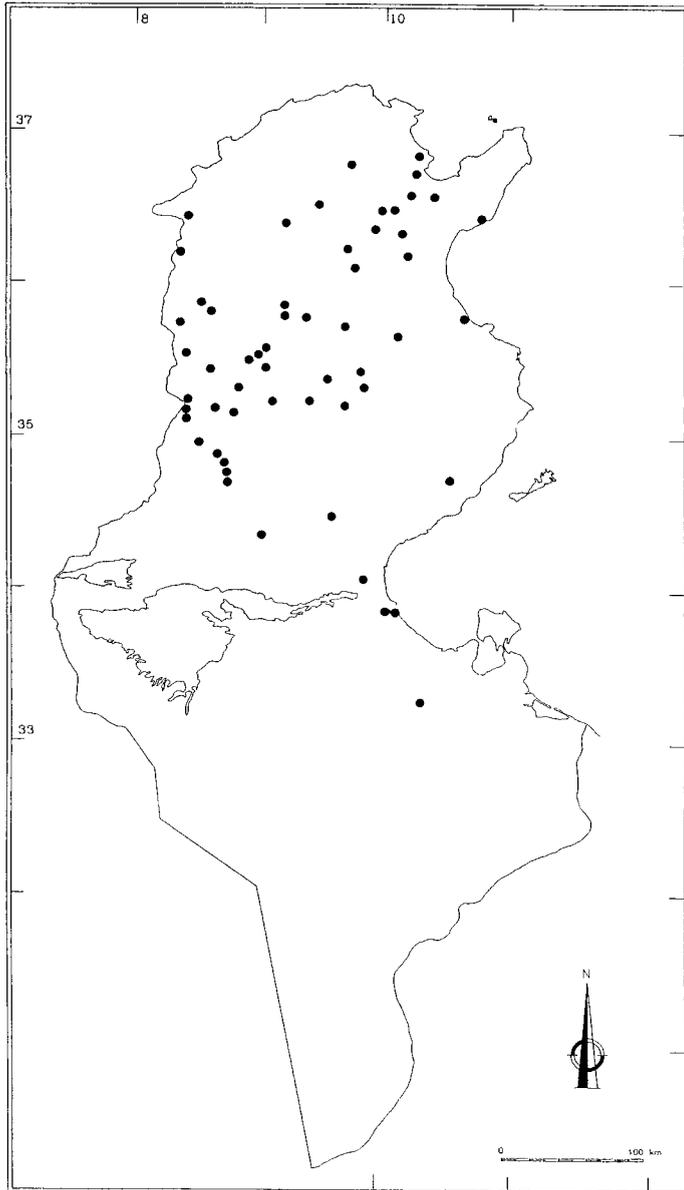


Figure 3. Répartition d'*Ophisops occidentalis*.
Figure 3. Geographic distribution of *Ophisops occidentalis*.

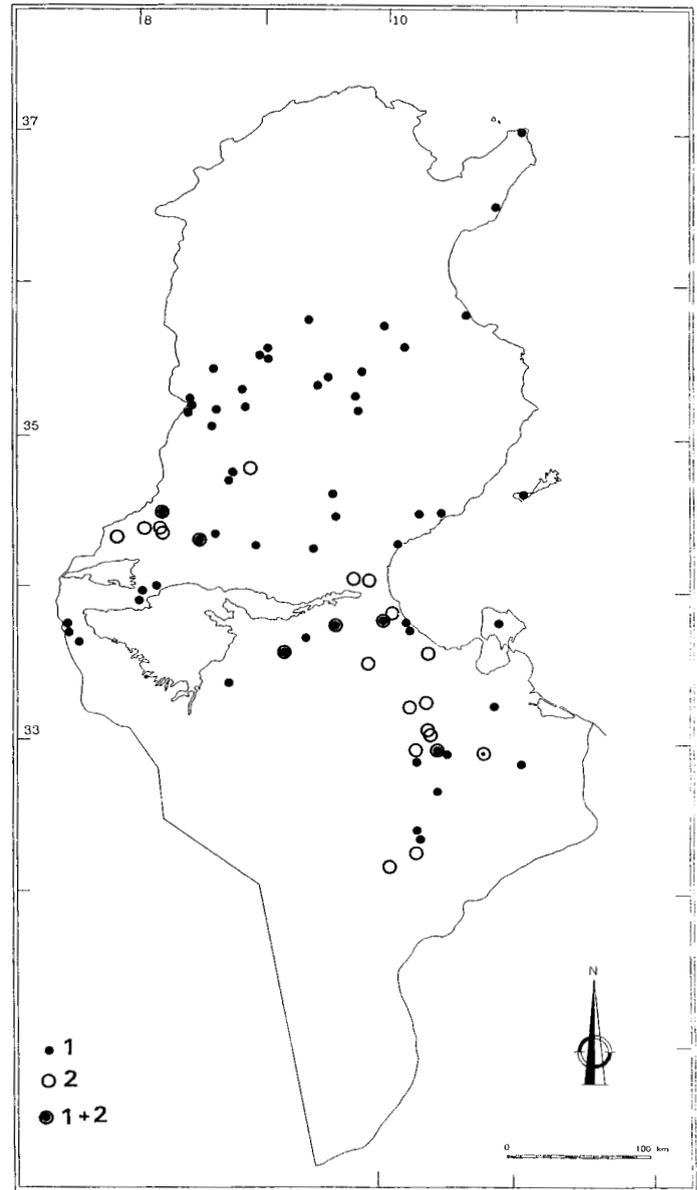


Figure 4. Répartition de *Mesalina olivieri* (1) et *M. guttulata* (2) ;
1+2 : *Mesalina olivieri* et *M. guttulata* en sympatrie.
Figure 4. Geographic distribution of *Mesalina olivieri* (1) and *M. guttulata* (2) ;
1+2 : *Mesalina olivieri* and *M. guttulata* in sympatric occurrence.

Serrat, Cap Coran et entre Kaf el-Abbed et Zouarâa, situées elles aussi dans l'étage bioclimatique humide inférieur à hivers chauds. Inféodé aux dunes littorales récentes et anciennes, constituées d'alluvions de sable fin et meuble et à végétation clairsemée, dominée par *Retama retam*, ce lézard a colonisé, suite à la destruction par mise en culture de son habitat initial, le lit de l'oued de Sidi Mechrig, à environ 1 km de la côte.

Acanthodactylus blanci (fig. 6) : considéré jusqu'ici comme endémique de la Tunisie, il a été récemment

signalé dans le massif des Aurès, en Algérie (CHIRIO & BLANC Ch., 1993). Ses populations tunisiennes, clairement disjointes, sont restreintes principalement à l'étage bioclimatique semi-aride. Seules les populations de Rafrat, Ghar el Melh et Kélibia atteignent le sub-humide à hivers chauds. Dans ces localités, ainsi que dans la région de Tunis, l'espèce est inféodée aux biotopes sableux des dunes côtières, fixées le plus souvent par *Retama retam*, *Juniperus oxycedrus* et *Atriplex*, et aux jeunes forêts d'*Acacia* à proximité des plages.

Des investigations récentes ont permis de repérer dans le Cap Bon trois autres populations plus continentales, à Zaouiet el-Mgaïez, Zougag et Dar Châabane, inféodées aussi à des zones sablonneuses au pied de touffes de *Retama retam*. Par contre, près de la frontière algérienne, *A. blanci* occupe des terrains à sols argileux compacts, en sous-bois des forêts de pin d'Alep de Darnaïa et d'Aïn Boudériès, dans des regs caillouteux à Sahraoui et à Henchir Kousset et sur les lisières des champs de blé dans la région de Bouchebka.

Acanthodactylus boskianus (fig. 6) : bien qu'ayant la plus large aire de répartition de tous les Acanthodactyles (toutes les zones désertiques et sub-désertiques de la Mauritanie, le Sahara occidental et le Maroc, l'Algérie, le Mali, le Niger, la Tunisie, la Libye, le Tchad, le Nigeria, le Soudan, l'Éthiopie, l'Égypte, Israël, la Jordanie, la Syrie, la Turquie, l'Irak, l'Arabie Saoudite, le Yémen, Oman et les Émirats), sa distribution en Tunisie est légèrement plus restreinte que celle d'*A. maculatus*. Ses populations s'échelonnent

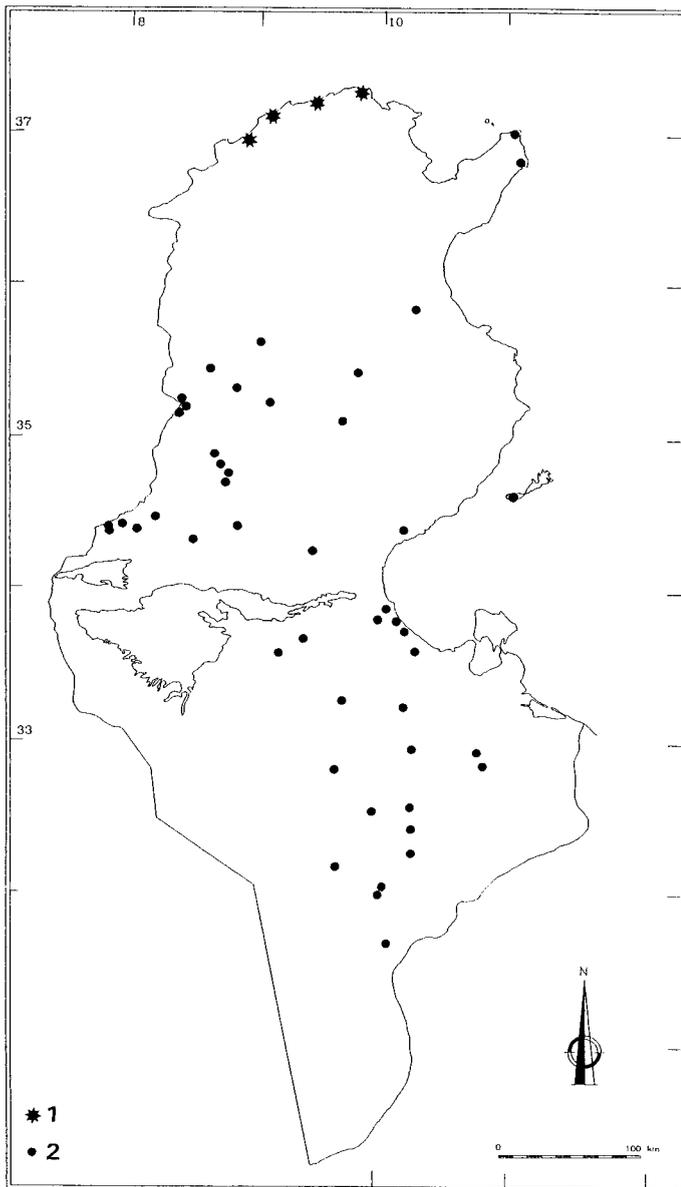


Figure 5. Répartition d'*Acanthodactylus mechriguensis* (1) et *A. maculatus* (2).

Figure 5. Geographic distribution of *Acanthodactylus mechriguensis* (1) and *A. maculatus* (2).

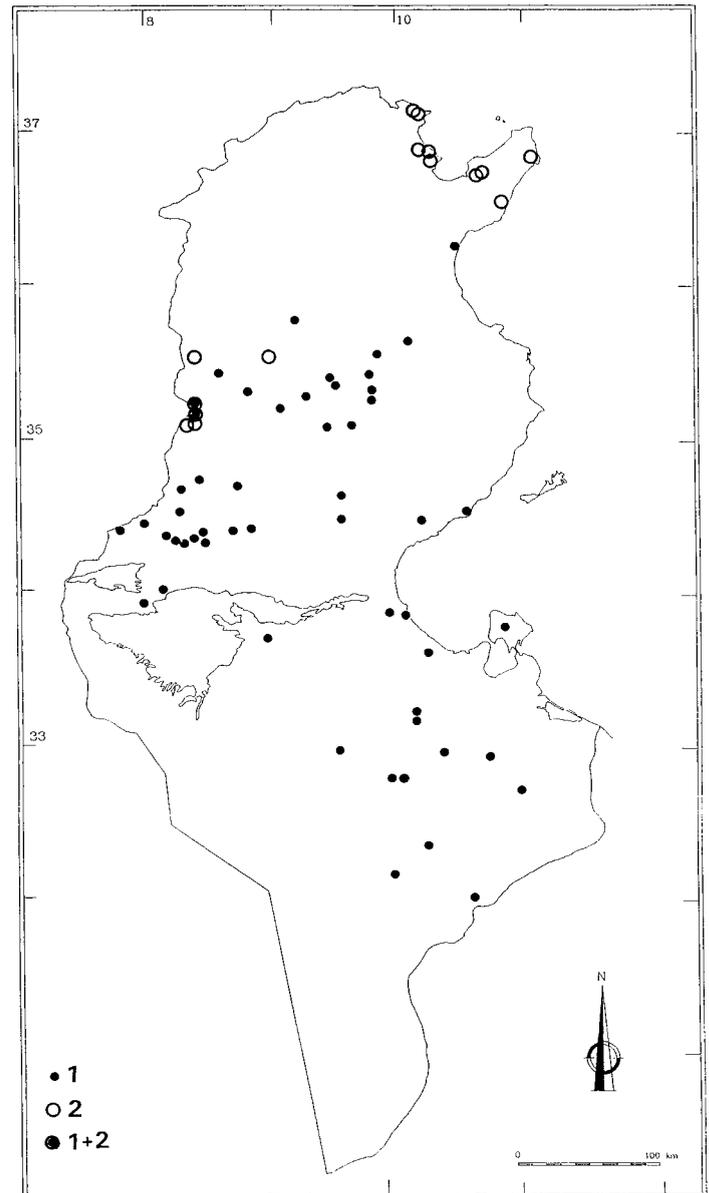


Figure 6. Répartition d'*Acanthodactylus boskianus* (1) et *A. blanci* (2) ; 1+2 : *Acanthodactylus boskianus* et *A. blanci* en sympatrie.

Figure 6. Geographic distribution of *Acanthodactylus boskianus* (1) and *A. blanci* (2) ; 1+2 : *Acanthodactylus boskianus* and *A. blanci* in sympatric occurrence.

ment du semi-aride au saharien supérieur dans des biotopes toujours constitués de sables : lits majeurs des oueds, plages, lisières des champs d'oliviers, regs à buttes de sable et nebkhas dans le sud tunisien.

Acanthodactylus scutellatus (fig. 1) : sa répartition couvre les domaines péri-désertique et saharien en Algérie, Tunisie, Libye, Mali, Niger, Tchad, Égypte, Soudan, Israël, Arabie Saoudite, Koweït et Irak ; en Tunisie, ses populations sont restreintes aux étages bioclimatiques aride et saharien supérieur, principalement dans le secteur Sud-Est. Les biotopes occupés sont les regs à barkhanes, à sables grossiers et encroûtés, où la végétation dominante est constituée par *Limoniastrum guynianum* et *Arthrophytum schmittianum*. En activité, les animaux empruntent les couloirs inter-dunaires à maigre fraction de sable meuble éolien.

Acanthodactylus dumerili (fig. 2) : nettement plus saharien que l'espèce précédente, il se rencontre au Sénégal, en Mauritanie, au Sahara occidental, dans le sud marocain, en Algérie et en Tunisie où il est inféodé aux zones franchement sableuses, depuis les alentours de Gafsa jusque dans l'extrême-sud, dans les deux étages bioclimatiques aride et saharien. Ses biotopes sont les champs de nebkhas et de barkhanes et les bordures des ergs à sables éoliens vifs, à végétation formée principalement d'*Aristida pungens*, *Limoniastrum guynianum*, *Astragalus armatum*, *Retama retam* et *Tamarix gallica*.

Acanthodactylus longipes (fig. 1) : strictement saharien : Mauritanie, Maroc, Algérie, Tunisie, Libye, Mali, Niger, Tchad et, selon Baha El Din (1994), désert de Sinaï, il est lié exclusivement, en Tunisie, à l'étage bioclimatique saharien et inféodé aux grandes formations dunaires à sables éoliens fins, vifs, de type erg, à végétation très clairsemée et éparse, à base d'*Aristida pungens*, *Tamarix gallica*, *Retama retam* et *Calligonum azel*.

Rôle des facteurs écologiques

Cette approche descriptive des distributions et des milieux a permis de préciser les principales caractéristiques des biotopes des Lacertidés tunisiens et leurs exigences vis-à-vis des facteurs climatiques et édaphiques. À partir de là, on peut discuter du rôle des facteurs écologiques abiotiques et biotiques sur la répartition spatiale des Lacertidés et sur la diversité spécifique de leurs peuplements dans ce pays.

Rôle des facteurs climatiques

Selon les étages et sous-étages bioclimatiques, la richesse spécifique varie entre 3 et 9 espèces (tableau 1). Elle est faible dans les deux cas extrêmes (humide et saharien inférieur), importante dans le semi-aride et dans l'aride et maximale dans le semi-aride supérieur et moyen.

À l'exception des deux Acanthodactyles, *Acanthodactylus mechriguensis* localisé dans l'humide inférieur et *A. longipes* restreint au saharien, on constate que les Lacertidés ont une large valence écologique vis-à-vis des facteurs climatiques. Toutefois, la présence ou l'absence d'une espèce dans un étage, voire un sous-étage, bioclimatique ne reflète pas nécessairement ses limites réelles de tolérance aux conditions climatiques environnantes. Nous avons, par conséquent, cherché à affiner les exigences bioclimatiques effectives de chaque taxon en fonction de son appartenance aux variantes climatiques dont les limites sont définies par les valeurs des températures minimales du mois le plus froid (voir tableau 1). Il est donc possible de dégager les faits suivants :

Les trois espèces, *Podarcis hispanica*, *Lacerta pater* et *Psammmodromus blanci*, bien qu'elles se rencontrent dans le semi-aride, restent essentiellement liées aux climats frais et tempérés de cet étage. *P. blanci* est particulièrement inféodé aux bioclimats frais d'altitude.

Mesalina olivieri et *Acanthodactylus maculatus*, largement répartis dans les étages semi-aride, aride et saharien, ne se rencontrent que dans la variante à hivers chauds du sub-humide ; c'est également le cas d'*A. blanci* restreint principalement au semi-aride.

Mesalina olivieri, *Acanthodactylus maculatus* et *A. boskiamus* sont principalement attachés aux climats frais et tempérés dans les différents étages, y compris dans le semi-aride.

À partir de ces résultats, les 14 espèces de Lacertidés peuvent être classées selon un gradient climatique, allant des climats les plus frais et humides vers des environnements chauds et secs : *Psammmodromus blanci*, *Podarcis hispanica*, *Lacerta pater*, *Psammmodromus algirus*, *Acanthodactylus mechriguensis*, *A. blanci*, *Ophisops occidentalis*, *Mesalina olivieri*, *Acanthodactylus maculatus*, *A. boskiamus*, *Mesalina guttulata* et *Acanthodactylus scutellatus*, *A. dumerili*, *A. longipes*.

L'importance du rôle des facteurs climatiques sur les limites de répartition spatiale des espèces de Lacertidés est clairement démontrée par l'existence de populations reliques que nous avons mises en évidence dans les aires de distribution disjointes de *Podarcis hispanica*, *Psammmodromus blanci* et *Ophisops occidentalis*. Ces isolats correspondent précisément à des enclaves bioclimatiques dues

**TABLEAU I. DISTRIBUTION DES LACERTIDÉS
DANS LES DIFFÉRENTES VARIANTES CLIMATIQUES DE TUNISIE**

Distribution of the Lacertids species in the different bioclimatic subdivisions in Tunisia

Étage	ss. étage	hivers	Ps. b	P. h	L. p	Ps. a	A.me	A. bl	O. o	M. o	A. ma	A. bs	M. g	A. s	A. d	A. l	R*	
Humide	supérieur	tempérés d'alt.	*	*	*	*											4	
		tempérés		*	*													
		doux			*													
	inférieur	tempérés	*	*	*	*											5	
		doux		*	*	*												
		chauds			*	*	*											
Subhumide		frais d'altitude				*											6	
		tempérés			*	*		*										
		doux			*				*									
		chauds			*	*		*	*	*	*							
Semi-aride	supérieur	frais d'altitude	*	*	*	*		*	*	*	*	*					9	
		tempérés		*	*	*			*									
		doux	*	*	*	*		*	*									
		chauds				*		*	*	*								
	moyen	frais d'altitude	*	*	*	*		*	*	*	*	*					9	
		frais			*	*			*									
		tempérés							*									
		doux				*			*									
	inférieur	frais d'altitude			*	*		*	*	*	*	*					8	
		frais		*	*	*			*	*	*							
		tempérés							*									
		doux							*	*		*						
Aride	supérieur	frais							*	*	*	*	*	*	*		7	
		tempérés							*	*	*	*	*	*	*			
		doux									*							
		chauds								*	*							
	inférieur	frais								*	*	*	*	*	*	*	7	
		tempérés								*	*	*	*	*	*	*		
		doux								*	*	*	*	*	*	*		
Saharien	supérieur	frais								*	*	*	*	*	*	*	7	
		tempérés								*	*	*	*	*	*	*		
	inférieur	frais									*				*	*	3	

Code des espèces - Species abbreviations:

A. bl : *Acanthodactylus blanci*, *A. bs* : *A. boskianus*, *A. d* : *A. dumerili*, *A. l* : *A. longipes*, *A. ma* : *A. maculatus*,
A. me : *A. mechriguensis*, *A. s* : *A. scutellatus*, *L. p* : *Lacerta pater*,
M. g : *Mesalina guttulata*, *M. o* : *M. olivieri*, *O. o* : *Ophisops occidentalis*,
P. h : *Podarcis hispanica*, *Ps. a* : *Psammodromus algirus*, *Ps. b* : *P. blanci*.

aux reliefs topographiques de la Dorsale tunisienne et des Monts de Matmata sur les hauts-plateaux de Béni-Khédache, l'orographie induisant des perturbations localisées, bien connues, des caractéristiques du climat régnant sur le piémont. Outre cet impact climatique, les structures orographiques jouent également un rôle en modifiant les conditions édaphiques locales.

Rôle des facteurs édaphiques

Dans les limites fixées par le contexte climatique, les espèces de Sauriens occupent l'espace selon leurs exigences édaphiques (nature, structure et texture du substrat) plus ou moins strictes. L'analyse comparative des caractéristiques des biotopes rapportées ci-dessus permet de mettre en évidence l'importance des facteurs édaphiques dans la distribution géographique des Lacertidés :

Pour les quatre espèces *Lacerta pater*, *Podarcis hispanica*, *Psammodromus algirus* et *P. blanci*, les biotopes de prédilection sont développés sur des sols hydromorphes, argileux et marneux compacts. *Ophisops occidentalis* occupe aussi divers milieux à sols argileux indurés, mais plus secs.

Mesalina guttulata est strictement saxicole.

Acanthodactylus blanci ne colonise des sols argileux indurés que dans le secteur occidental de la Dorsale alors qu'il est sabulicole sur la côte Est, de Nabeul à Bizerte. Les sables côtiers sont occupés aussi par *A. mechriguensis* sur la côte nord, par *A. maculatus* à la pointe du Cap Bon et par *A. boskianus* dans le Centre et dans le Sud, à partir de la plage de Salloum dans la région de Bouficha.

A. maculatus et *Mesalina olivieri* occupent souvent les mêmes types de biotopes, en bordure des sebkhas ou dans les regs sablonneux.

Enfin, les Acanthodactyles méridionaux sont nettement sabulicoles, en particulier *A. longipes* lié aux grandes formations dunaires de sables vifs.

Rôle des facteurs liés au taux de recouvrement végétal

Les formations et les associations végétales ne semblent pas intervenir de façon directe dans la distribution du peuplement des Lacertidés, aucune espèce n'étant strictement inféodée à une plante ou à un groupement particulier. En revanche, le couvert végétal, qui dépend à la fois de la formation végétale et du degré d'artificialisation, peut agir sur la répartition spatiale des populations. Ainsi, *Lacerta pater* est en général plus fréquent dans les milieux ouverts à végétation haute et clairsemée que

dans les milieux fermés ; par contre, *Psammodromus algirus* est plus abondant dans les sous-bois et les formations buissonnantes.

Par ailleurs, à l'intérieur d'une même population, l'agrégation des lézards est parfois liée à la distribution et à la taille des touffes végétales. Dans les champs de barbanes et les ergs, à végétation très clairsemée, les Acanthodactyles méridionaux sont strictement inféodés aux pieds des plantes, attirés à la fois par les insectes concentrés autour des végétaux, par l'ombre et par la possibilité de creuser leurs terriers pour s'abriter, déposer leurs œufs et échapper aux prédateurs. Ainsi, selon la distance qui sépare les végétaux, *Acanthodactylus dumerili* et *A. longipes* s'organisent en populations parfois distantes de plusieurs dizaines de mètres, dont la ségrégation spatiale est dictée par la dispersion des touffes d'herbacées ou des ligneux. Si le pied est très isolé il n'héberge plus qu'un seul couple, accompagné parfois de quelques juvéniles, voire d'un seul.

La survie de telles populations dans ces conditions difficiles, leur dispersion spatiale et leur dynamique sont étroitement dépendantes de la présence des plantes qui initient une chaîne alimentaire simplifiée. Parfois, même en l'absence de plantes, certains biotopes sahariens abritent des populations d'Acanthodactyles : la chaîne trophique débute par des débris de végétaux et des graines apportées par le vent et accumulés au creux des dunes de sable.

L'action du vent est particulièrement ressentie en Tunisie méridionale ; elle est à l'origine de la formation et de la circulation des dunes. Ces altérations continues des paysages et des milieux naturels, associées localement à une dégradation de la végétation et à une forte désertisation, induisent des transformations profondes et rapides dans la composition des communautés de lézards. Ainsi, par exemple, à Midès, à la suite d'une nette désertisation due au surpâturage et suivie d'une accumulation de sable, le même biotope n'abrite plus actuellement qu'une population d'*Acanthodactylus boskianus*, celle d'*A. maculatus* ayant été entièrement éliminée alors qu'elle était encore florissante en 1977, lors d'un bref échantillonnage réalisé par l'un de nous (Ch. B). Ces deux espèces s'observent souvent en syntopie, comme notamment à Aïn Boudériès, sur le piémont du Dj. Semmama, et dans la plaine de Sidi Aïch où leurs densités sont exceptionnellement élevées.

Rôle des facteurs éco-éthologiques

Ces facteurs biotiques sont susceptibles de jouer localement un rôle crucial dans la distribution spatiale des

espèces, soit en la limitant par compétition interspécifique, soit en autorisant la coexistence de deux ou plusieurs d'entre-elles en raison de différences parfois minimales dans leurs niches écologiques. La ségrégation spatiale des habitats et les comportements alimentaires peuvent être illustrés par les exemples suivants :

Exclusion compétitive

Les quatre espèces d'Acanthodactyles, *Acanthodactylus mechriguensis*, *A. blanci*, *A. maculatus* et *A. boskianus* se relaient successivement du nord au sud sur les plages sableuses du littoral méditerranéen de Tunisie ; leurs populations restent contiguës, en situation parapatrique.

L'existence d'une compétition interspécifique est clairement révélée par la distribution de *Psammodromus algirus* qui, dans le Nord et le Cap Bon, occupe les zones sablonneuses jusque sur les arrière-plages, refoulant *Acanthodactylus blanci* vers les dunes les plus proches de la mer où il n'occupe qu'une bande étroite de buttes de sable. Les deux espèces sont strictement parapatriques, leurs populations vivant à quelques mètres de distance, sans se superposer. Dans le centre et dans le sud du pays, les milieux sablonneux, proches ou plus éloignés de la mer sont tous occupés par *A. boskianus*, inféodé à de tels milieux, aucune espèce ne remplaçant *Psammodromus algirus* qui reste limité au nord de la Dorsale.

La répartition des deux espèces du genre *Mesalina* est particulièrement illustrative. En situation de sympatrie géographique, en Tunisie méridionale, *Mesalina guttulata*, strictement saxicole, occupe les biotopes rocheux et pierreux et *Mesalina olivieri* les zones plus sablonneuses, dépourvues de cailloux. En fait, cette allotopie ne résulte pas d'une spécialisation des habitats mais d'une compétition interspécifique car, en l'absence de son congénère, dans le reste de son aire de distribution, *Mesalina olivieri*, bien qu'inféodé préférentiellement aux milieux sablonneux, colonise aussi les regs pierreux et dalles rocheuses (stations d'Agareb, Sidi Aïch, Semmama, Sousse Erriyadh...).

Le même mécanisme d'exclusion compétitive explique probablement la répartition disjointe d'*Acanthodactylus blanci*, c'est-à-dire son absence dans la région de la Dorsale où les biotopes sablonneux sont occupés par *Psammodromus algirus*. *A. blanci* ne subsiste plus, à l'est, que sur les dunes côtières à sable humide inexploitées par l'algire et, à l'ouest, près de la frontière algérienne dans des biotopes variés.

Acanthodactylus boskianus est souvent présent dans les lits majeurs des oueds. Il y a cependant des exceptions comme par exemple, l'Oued Snèd, situé 19 km à l'ouest

de Gafsa, envahi par des quantités importantes de sable éolien s'ajoutant aux dépôts alluviaux, et qui est occupé par d'abondantes populations d'*A. dumerili*. *A. boskianus* se trouve refoulé en situation parapatrique dans une bande étroite jouxtant l'oued, où le substrat est plus grossier et moins sablonneux. Les aires de distribution des deux Acanthodactyles s'affrontent à moins de deux mètres d'écart, en suivant avec précision le bord du lit majeur. Par contre, le long de cet oued, *A. boskianus* vit en syntopie avec *Mesalina olivieri* qui a, comme lui, le même habitat et des populations d'effectifs faibles.

Acanthodactylus boskianus et *A. maculatus*, respectivement sur les îles de Djerba et de Kerkennah, s'excluent mutuellement en milieu insulaire alors qu'elles coexistent dans les mêmes conditions climatiques et édaphiques en milieu continental.

Coexistence en syntopie

Dans l'exemple ci-dessus, la coexistence en syntopie d'*A. boskianus* et *M. olivieri* sur les rives d'oueds très ensablés s'explique par leur différence de taille corporelle traduisant une ségrégation de leurs proies.

Dans les grandes formations dunaires où les ressources trophiques sont particulièrement limitées, les populations d'*A. dumerili* se localisent préférentiellement sur les confins des ergs alors que celles d'*A. longipes* sont surtout inféodées aux zones centrales, plus riches en sables vifs. Cependant, le comportement alimentaire différent des deux espèces autorise leur coexistence locale : *A. dumerili* capture souvent ses proies lorsqu'elles sont en activité alors qu'*A. longipes*, plus sabulicole, est capable de s'enfoncer dans le sable à la recherche des proies dans leurs terriers. Nous avons identifié dans leurs contenus stomacaux plusieurs catégories de larves de coléoptères ténébrionides (notamment de type tenytien), toujours inféodées aux racines des plantes et jamais observées hors de leurs terriers.

Acanthodactylus scutellatus utilise préférentiellement les couloirs inter-dunaires et les micro-habitats sur sables superficiellement compactés, ce qui lui permet de vivre en sympatrie avec *A. dumerili* localisé aux sables meubles dans les vastes étendues sableuses de Tunisie méridionale.

Les tendances arboricoles de *Podarcis hispanica* et l'utilisation des branches basses des buissons par *Psammodromus algirus* permettent à ces deux espèces d'explorer la composante verticale de leurs niches et d'exploiter des milieux inaccessibles à leurs congénères inféodés au sol.

CONCLUSION

Dans le cadre de notre réflexion sur les facteurs-limitants de l'extension aréographique des Lacertidés de Tunisie, le rôle des facteurs climatiques apparaît prépondérant. Rappelons ici l'intérêt des isolats de *Podarcis hispanica*, de *Psammmodromus blanci* et d'*Ophisops occidentalis* confinés dans des enclaves bioclimatiques parfois exiguës, sur les reliefs qui leur servent, ainsi qu'à quelques autres espèces animales et végétales, de refuge précaire. Ces refuges sont, en effet, menacés par les tendances actuelles vers un réchauffement climatique et par les dégradations anthropiques dues au surpâturage et au déboisement. De telles enclaves traduisent le dynamisme, à grande échelle de temps et d'espace, des aires de distribution, vestiges actuels d'un cycle climatique plus frais et plus humide.

À l'intérieur du cadre climatique, les exigences édaphiques se sont révélées un deuxième facteur abiotique important pour expliquer la distribution locale des espèces. Nous avons rapporté de multiples exemples où la diversité édaphique favorise la coexistence géographique (pseudo-sympatrie) d'espèces allotopiques dont les limites des habitats occupés sont parfois très précises. En outre, l'absence de substrat approprié explique l'absence sur de vastes étendues de quelques taxons :

Parmi les *Acanthodactylus* méridionaux, *Acanthodactylus scutellatus* et *A. dumerili* sont largement répandus dans l'aride inférieur et même l'aride supérieur, au nord des chotts ; cependant leur limite septentrionale ne dépasse pas la région de Gafsa. Cette limite septentrionale de leur extension dans tout ce secteur ouest n'est pas d'ordre climatique, l'étage bioclimatique aride dépassant largement celle-ci vers le nord, mais d'ordre édaphique, en raison de l'absence de biotopes à sables abondants.

Nous n'avons observé aucune population d'*A. boskianus* dans le saharien inférieur en dépit de la vaste répartition de cette espèce et de sa capacité de s'adapter à des climats désertiques au Moyen-Orient, en Arabie et au Maroc (GENIEZ, comm. pers.). Dans l'état actuel de nos investigations de terrain, son absence de ce sous-étage climatique en Tunisie est liée à l'absence ou à la rareté de ses biotopes préférentiels. Les grandes formations dunaires de l'Erg Oriental du Sahara constituent sans doute une contrainte à l'installation de ses populations.

Une chaîne montagneuse, comme la Dorsale qui coupe le pays obliquement de sud-ouest au nord-est, intervient sur les aires de distribution en modifiant les facteurs climatiques, édaphiques et de recouvrement végétal. Elle constitue ainsi une barrière à l'extension de quelques taxons. En effet, la distribution de quatre espèces : *Lacerta*

pater, *Podarcis hispanica*, *Psammmodromus algirus* et *P. blanci*, bute contre le flanc nord-ouest de la Dorsale qui constitue un obstacle à l'extension de ces taxons. *Lacerta pater* et *P. algirus*, qui sont largement répandus sous les bioclimats sub-humide et semi-aride situés au nord de la Dorsale, ne se rencontrent pas dans les mêmes étages localisés plus à l'est, sur le versant sud de cette chaîne. Il est clair que les conditions climatiques ne constituent pas, notamment pour ces deux derniers taxons, un facteur-limitant qui empêcherait la colonisation d'autres milieux de la Tunisie centrale. Par contre, la Dorsale est franchie vers le nord par des espèces comme, par exemple, *Acanthodactylus maculatus*.

L'impact aréographique des facteurs édaphiques peut se manifester, dans certains cas, à courte échelle d'espace et de temps (crue, dégradations anthropiques...).

Parmi les facteurs biotiques, la variabilité du taux de recouvrement végétal contribue, comme le substrat dont il dépend souvent, à diversifier les biotopes, donc à augmenter la biodiversité locale. Les espèces coexistent alors en allotopie dans une mosaïque de milieux différenciés. En situation de syntopie vraie, le nombre d'espèces n'excède pas trois ; c'est le cas en particulier des associations entre *Mesalina olivieri*, *Acanthodactylus maculatus* et *A. boskianus* ; *M. olivieri*, *Ophisops occidentalis* et *A. maculatus* ou encore *A. boskianus*, *A. blanci* et *A. maculatus*. La ségrégation partielle des niches est alors assurée soit par la taille, soit par un décalage dans les cycles d'activité journalière des espèces, comme NOUIRA (1982) l'a démontré pour les populations syntopiques de *M. olivieri* et *A. maculatus* des îles Kerkennah.

Cette étude des aires de distribution des Lacertidés en Tunisie et des facteurs écologiques qui contribuent à les délimiter nous permettra d'aborder ultérieurement, dans l'ensemble de ce pays, l'analyse de l'organisation de ces lézards en communautés différenciées.

REMERCIEMENTS

La présente étude a bénéficié de l'aide du Projet de Coopération inter-universitaire franco-tunisienne n° 57-20. Les auteurs adressent l'expression de leur gratitude aux Professeurs M. H. KTARI et M. A. NABLI pour les avoir accueilli dans les nombreuses missions pluridisciplinaires qu'ils ont organisées.

Bibliographie

- ANDERSON, O. A., 1892. On a small collection of mammals, reptiles and batrachians from Barbary. *Proc. Zool. Soc. London*, 14: 11-24.
- BAHA EL DIN, S. M., 1994. A contribution to the herpetology of Sinai. *Br. Herpetol. Soc.*, 48 : 18-27.
- BLANC, Ch. P., 1978a. Notes sur les reptiles de Tunisie : I. Contribution à l'étude des genres *Ophisops* Mén., 1832 et *Psammotromus* Fitz., 1826 (Reptilia : Lacertidae). *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 103 (2) : 143-154.
- BLANC, Ch. P., 1978b. Notes sur les reptiles de Tunisie : II. Les lézards du genre *Lacerta* L. (Sauria : Lacertidae). *Publ. Fac. Sci. Univ. Poitiers, Eco. Biog.* : 1-8.
- BLANC, Ch. P., 1978c. Observations sur *Lacerta hispanica* et *L. lepida* en Tunisie. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 103 (4) : 504-506.
- BLANC, Ch. P., 1979a. Études sur les *Acanthodactyles* de Tunisie. II. Relations biométriques. *Archs. Inst. Pasteur, Tunis*, 56 (1-2) : 57-65.
- BLANC, Ch. P., 1979b. Études sur les *Acanthodactyles* de Tunisie (Sauria : Lacertidae). III. Variabilité morphologique et ses implications systématiques. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 104 (4) : 445-465.
- BLANC, Ch. P., 1980a. Notes sur les reptiles de Tunisie : IV. Observations sur la morphologie et les biotopes des *Mesalina* (Reptilia : Lacertidae). *C.R. Soc. Biogéographie*, Paris, 56 (491) : 53-61.
- BLANC, Ch. P., 1980b. Studies of the *Acanthodactylus* of Tunisia. IV. Geographic distribution and habitats. *Ĵ. Herpetology*, 14 (4) : 391-398.
- BLANC, Ch. P., 1986. Le peuplement en reptiles de l'extrême-sud Tunisien. *Amphibia-Reptilia*, 7 : 385-392.
- BLANC, Ch. P., 1988. Biogéographie des reptiles des îles Zembra et Zembretta. *Bull. Ecol.*, 19 (2-3) : 255-258.
- BLANC, Ch. P. & INEICH, I., 1985. Études sur les *Acanthodactyles* de Tunisie. VI. Les *Acanthodactyles* de l'extrême-sud tunisien. *Amphibia-Reptilia*, 6 : 45-52.
- BLANC, Ch. P. & NOUIRA, S., 1987. Études sur les *Acanthodactyles* de Tunisie. VII. Les *Acanthodactyles* méridionaux au sud du chott el Djérid. *Archs. Inst. Pasteur, Tunis*, 64 (1-2) : 89-100.
- BLANC, Ch. P. & NOUIRA, S., 1988. Faune herpétologique des îles Kerkennah. Inventaire et distribution. *Bull. Ecol.*, 19 (2-3) : 259-263.
- BLANC, Ch. P. & SCIORTINO, P., 1978. Études des *Acanthodactyles* de Tunisie. I. Observations sur le comportement d'*Acanthodactylus inornatus* (Reptiles, Lacertidés). *Bull. Soc. Sci. nat. Tunisie*, 13 : 25-38.
- BLANC, Ch. P. & SNANE, M. H., 1980. Les reptiles et les batraciens de la région de Bouhedma. *Bull. Soc. Sci. nat. Tunisie*, 15 : 3-9.
- BLANC, F., 1978. Étude immunochimique comparative des protéines sériques de Lacertiliens (Reptilia). *Archs. Inst. Pasteur, Tunis*, 53 (3) : 141-147.
- BLANC, F., 1988. Différenciation génétique d'*Acanthodactylus pardalis* dans quelques peuplements de Lacertiliens de Tunisie. *Bull. Écol.*, 19 (2-3) : 201-204.
- BLANC, F. & CARIOU, M. L., 1980. High genetic variability of lizards of the sand-dwelling Lacertid genus *Acanthodactylus*. *Genetica*, 54 : 141-147.
- BLANC, F. & CARIOU, M. L., 1987. Geographic variability of allozyme variation and genetic divergence between Tunisian lizards of sand-dwelling Lacertid genus *Acanthodactylus*. *Genetica*, 72 : 13-25.
- BLANC, F., CARIOU, M. L. & BLANC, Ch. P., 1981. Études sur les *Acanthodactyles* de Tunisie. V. Différenciation génétique et divergence. *Amphibia-Reptilia*, 3/4 : 329-335.
- BLANC, M., 1935. Faune tunisienne. Document dactylographié, Tunis : 239-277.
- BÖHME, W. & CORTI, C., 1993. Zoogeography of the lacertid lizards of the western Mediterranean basin. In : VALAKOS, E. et al. (eds.) : Lacertids of the Mediterranean region. *Hellenic Zool. Soc.* : 17-33.
- BOULENGER, G. A., 1881. On the lizards of the genera *Lacerta* and *Acanthodactylus*. *Proc. Zool. Soc. London* : 739-747.
- BOULENGER, G. A., 1891. Catalogue of the Reptiles and Batrachians of Barbary (Marocco, Algeria, Tunisia), based chiefly upon the notes and collections made in 1880-1884 by M. Fernand LATASTE. *Trans. Zool. Soc. London*, 13 (3) : 93-164.
- BOULENGER, G. A., 1918. Sur les lézards du genre *Acanthodactylus* Wieg. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 43 : 143-155.
- BUSACK, S. D., 1975. Biomass estimates and thermal environment of a population of the fringe-toad lizard *Acanthodactylus pardalis*. *Br. Ĵ. Herpetol.*, 5 : 457-459.
- CHABANAUD, P., 1916. Sur divers reptiles de Kébili (Sud tunisien) recueillis par M. le Commandant Vibert. *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris*, 22 : 226-227.
- CHAIGNON, H. de., 1904. Contributions à l'histoire naturelle de la Tunisie. *Bull. Soc. Hist. nat. Autun*, 17 : 1-166.
- CHAIGNON, H. de., 1905. Excursion à la forêt de gommiers du bled Thala (Tunisie). *Bull. Soc. Hist. nat. Autun*, 18 : 150-157.
- CHIRIO, L. & BLANC, Ch. P., 1993. Existence in parapatry of two species of *Ophisops* in Algeria (Aurès) : Zoogeographical implications. *Amphibia-Reptilia*, 14 : 341-347.
- DOMERGUE, Ch., 1966. Liste des batraciens, chéloniens et sauriens de Tunisie et d'Afrique du Nord. *Bull. Soc. Sci. nat. Tunisie*, 9-10 : 75-80.
- DOMERGUE, F., 1900-1901. *Essai sur la faune herpétologique de l'Oranie*. L. Fouque, Oran : 104-120 ; 173-220 ; 233-262.
- ESCHERICH, C., 1896. Beitrag zur Fauna der tunicischen Insel Djerba. *Verhandl. Zool. Bot. Ges., Wien*, 46 : 268-279.

- GADEAU de KERVILLE, H., 1908. *Voyage zoologique en Kroumirie (Tunisie)*. Baillière, Paris : 94-96.
- GUIBE, J., 1950. Les Lézards de l'Afrique du nord (Algérie, Tunisie, Maroc). *La Terre et la Vie*, 97 (1) : 16-38.
- HAAS, G., 1951. Remarks of the status of the lizard *Eremias olivieri* Audouin. *Copeia*, 4 : 274-276.
- KONIG, A., 1892. Die Kriechtierfauna Tunesiens. *S. B. Niederrhein. Ges.* : 3-26.
- LANZA, B. & BRUZZONE, C. L., 1959. Erpetofauna dell'arcipelago della Galita (Tunisia). *Ann. Mus. Storia nat. Genova*, 71 : 40-56.
- LATASTE, F., 1881. Liste des Vertébrés recueillis par M. le Dr. André pendant l'expédition des Chotts. *Arch. Miss. Sc.*, 3 (7) : 398-400.
- LATASTE, F., 1885. Les Acanthodactyles de Barbarie et les autres espèces du genre. Description d'une nouvelle espèce du pays des Çomalis (*Acanthodactylus vaillanti*). *Ann. Mus. Genova*, 2 : 476-516.
- LE BERRE, M., 1989. *Faune du Sahara. 1 : Poissons - Amphibiens - Reptiles*. Lechevalier-R. Chabaud, Paris : 332 p.
- LE FLOC'H, E., 1989. Carte bioclimatique de la Tunisie. In : NABLI, M. A. (ed.) : *Essai de synthèse sur la végétation et la phyto-écologie tunisiennes. I. Eléments de botanique et phytoécologie*. Publ. Fac. Sci., Tunis.
- MARINKELLE, C. J., 1962. De slangen van Marokko, Algerië, Tunesië, en Libyë. *Lacerta*, 2/3 : 12-15.
- MAYET, V., 1903. *Catalogue raisonné des Reptiles et Batraciens de la Tunisie*. Expl. Sci. Tunisie, Paris, Zoologie : Reptiles et Batraciens : 32 p.
- MERTENS, R., 1929. Beitrage zur Herpetologie Tunesiens. *Senckenbergiana*, 11 (5/6) : 291-310.
- MERTENS, R., 1943. Zoologische Sammeltage auf Djerba, der Insel der Lotophagen. *Natur und Volk, Senck. Nat. Ges.*, 73 : 68-76.
- MOSAUER, W., 1934. The Reptiles and Amphibians of Tunisia. *Publ. Univ. Calif. Biol. Sci.*, 1 (3) : 49-64.
- MOURGUE, M., 1920. Reptiles recueillis de mai à juin au cours d'une excursion zoologique en Tunisie. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 45 : 233-235.
- NOUIRA, S., 1982. Structure et dynamique du peuplement de Lacertidae des îles Kerkennah (Tunisie). Thèse de spécialité, Univ. P. & M. Curie, Paris : 119 p.
- NOUIRA, S., 1983. Partage des ressources alimentaires entre deux Lacertidae sympatriques des îles Kerkennah (Tunisie) : *Acanthodactylus pardalis* et *Eremias olivieri*. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 108 (3) : 477-483.
- NOUIRA, S., 1986. La reproduction des populations d'*Eremias olivieri* (Reptilia, Lacertidae) aux îles Kerkennah. *Archs. Inst. Pasteur, Tunis*, 63 (4) : 543-551.
- NOUIRA, S., 1987. Détermination squelettochronologique de l'âge et analyse démographique d'une population d'*Acanthodactylus pardalis* (Lichtenstein, 1823) des îles Kerkennah. *Archs. Inst. Pasteur, Tunis*, 64 (3) : 351-362.
- NOUIRA, S., 1988. Structure et dynamique du peuplement de Lacertidae des îles Kerkennah (Tunisie). *Bull. Écol.*, 19 (2-3) : 363-366.
- NOUIRA, S., 1992. Estimation de l'âge et de la structure démographique de deux populations de *Mesalina olivieri* (Reptilia, Lacertidae) des îles Kerkennah (Tunisie). *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 62 : 37-45.
- NOUIRA, S., 1996. Systématique, Écologie et Biogéographie évolutive des Lacertidae (Reptilia, Sauria). Importance dans l'herpétofaune tunisienne. Thèse de doctorat d'État. Faculté des Sciences de Tunis. : 345 p.
- NOUIRA, S. & BLANC, Ch. P., 1986. Le peuplement en reptiles au sud du chott el Djérid. *Archs. Inst. Pasteur, Tunis*, 63 (4) : 553-566.
- NOUIRA, S. & BLANC, Ch. P., 1993. Biodiversité et biogéographie des reptiles du sud tunisien. *Biogeographica*, 69 (3) : 89-104.
- NOUIRA, S. & BLANC, Ch. P., 1999. Description d'une nouvelle espèce d'acanthodactyle en Tunisie : *Acanthodactylus mechri-guensis* n. sp. (Sauria, Reptilia). *Atti Mem. Ente Fauna Siciliana*, 5 (1997-1998) : 103-110.
- NOUIRA, S. & MOU, Y. P., 1982. Régime alimentaire d'un Lacertidae *Eremias olivieri* (Audouin) des îles Kerkennah en Tunisie. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 36 : 621-631.
- OLIVIER, E., 1896. Matériaux pour la faune de Tunisie. I. Catalogue des reptiles. *Rev. Sci. Bourdonnais Centre France, Moulins*, 9 : 117-128.
- PELLEGRIN, J., 1927. *Les reptiles et les batraciens de l'Afrique du Nord française*. Association Française Avancement Sciences, Constantine : 260-264.
- SALVADOR, A., 1982. A revision of the lizards of the genus *Acanthodactylus* (Sauria : Lacertidae). *Bonn. Zool. Monogr.*, 16 : 1-167.
- SCHLEICH, H. H., KASTLE, W. & KABISCH, K., 1996. *Amphibians and reptiles of North Africa*. Koeltz Sci. Publ., Koenigstein, Allemagne : 627 p.
- SCHNEIDER, V. R., 1969. Zur herpetofaune des Galite-archipels. *Aquarien und terrarien-Zeitschrift*, 22 (8) : 249-251.
- SHCHERBACK, N. N., 1971. Taxonomy of the genus *Eremias* (Sauria, Reptilia) in connection with the focuses of the desert-steppe faune development in Palearctic. *Vest. Zool.*, 5 (2) : 48-55.
- THILENIUS, G., 1897. Herpetologische Notizen aus Süd-Tunis. *Zool. Jahrb., Jena*, 10 : 219-236.
- VERNET, R., GRENOT, C. & NOUIRA, S., 1985. Renouvellement de l'eau et bilan énergétique journalier chez *Eremias olivieri* et *Acanthodactylus pardalis* (Sauria, Lacertidae), en milieu naturel. Îles Kerkennah (Tunisie). *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 36 : 13-19.
- VERNET, R., GRENOT, C. & NOUIRA, S., 1988. Flux hydrique et métabolisme énergétique dans un peuplement de Lacertidés des îles Kerkennah (Tunisie). *Can. J. Zool.*, 66 : 555-561.
- WERNER, F., 1897. Ueber Reptilien und Batrachier aus Togoland, Kamerun und Tunis. *Verhandl. Zool. Bot. Ges., Wien*, 47 : 10-15.

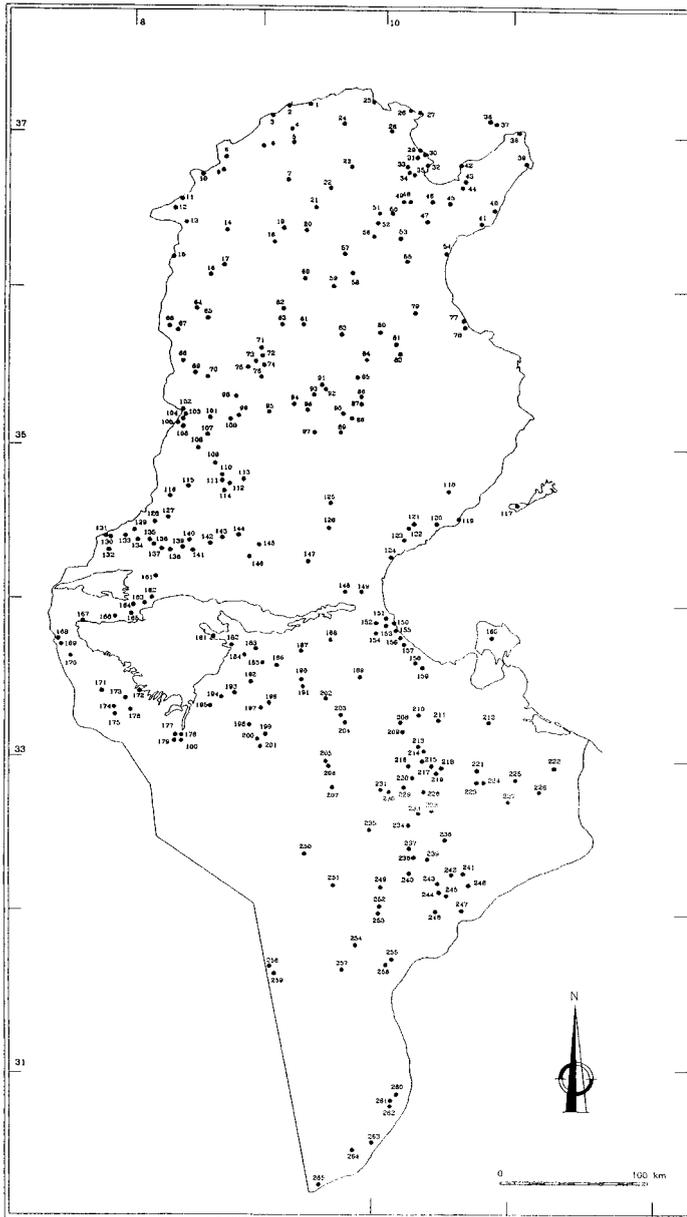
ANNEXE 1.

LISTE DES STATIONS DE CAPTURE DES LACERTIDÉS EN TUNISIE

Listing of the sampling stations of Lacertids species in Tunisia

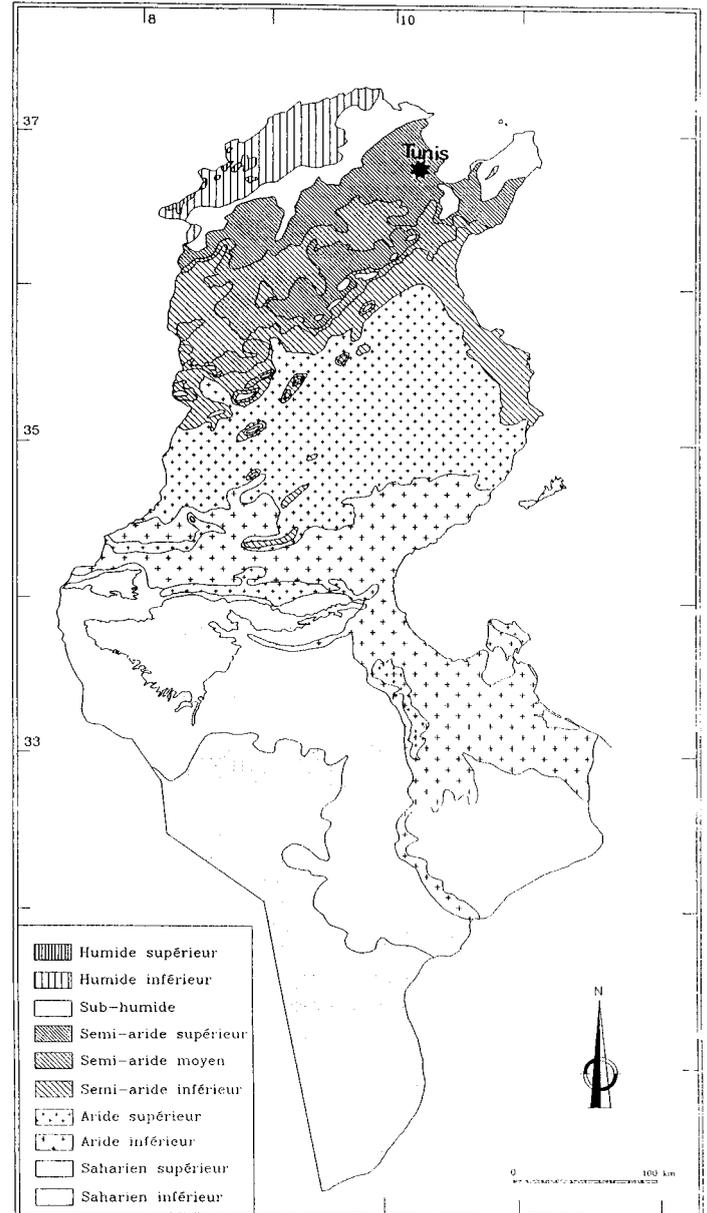
1	Oued M'hibess	55	Saouaf	109	Henchir Touil
2	Cap-Serrat	56	El Fahs	110	Henchir El Gourbaj
3	Sidi Mechrig	57	Dj. Mansour	111	Henchir El Kanon
4	Sejnane	58	Oum Labouab	112	Henchir Ain Lalla
5	Dj. Tabouna	59	Dj. Bargou	113	Dj. Sidi Aïch
6	Ouechtata	60	Séliana	114	Plaine de Sidi Aïch
7	Oued Béja	61	Kesra	115	Majen Bel Abbès
8	Oued El Kébir N. Babouche	62	Dj. Souk El Jomaa N. Makthar	116	Oum Leksab
9	Aïn Draham	63	5 km S. Makthar	117	Kerkennah
10	Hammam Bourguiba	64	Tajerouine	118	Agareb
11	Dj. Rorra	65	Djerissa	119	Plage Chaffar
12	Aïn Soltane	66	Kalâat Sénane	120	10 km S. Mahrès, piste Graïba
13	Ghar Dimaou	67	Table de Jugurtha	121	Mi-chemin Graïba - Chaâl
14	Oued Mellègue N. Nebbeur	68	Haïdra	122	Graïba
15	Sakit Sidi Youssef	69	Dj. Lajred	123	Hachichina
16	Oued Ermal	70	Dj. Bérino	124	3 km N. Skhira
17	3 km S.E. du Kef	71	Rouhia	125	Oued Leben, N. Meknassy
18	El Krib	72	Jedeliènne	126	Dj. Bouhedma
19	Dougga	73	Plaine et Dj. Oum Djeddour	127	Henchir Souatir
20	Dj. Chetlou	74	Sbibia	128	Moularès
21	Testour	75	Kef Soltane	129	Mi-chemin Tamerza - Moularès
22	Dj. Srina, 10 km N.W. Mezez El Bab	76	Dj. Tioucha	130	Tamerza
23	Dj. Lansarine	77	Sousse Erriyadh	131	Midès
24	Ichkeul	78	Zaouiet-Sousse	132	Chébika
25	Plage Errimel, Bizerte	79	Sebkhet El Kalbia	133	15 km E. Tamerza, route Redeyef
26	Rafraf	80	16 km N.W. Kairouan	134	Redeyef
27	Ghar El Melh	81	5 km N. Kairouan	135	Ras El Aïn
28	Oued Mabtouh	82	Sidi Amor El Knani	136	Gorges de l'Oued Thèlja
29	Plage Raoued	83	Dj. Oueslett	137	Thèlja
30	Gammarth	84	Oued Merguellil	138	Métlaoui
31	Piémont E. du Dj. Nahli, Ariana	85	Oued Zéroud	139	Kef Echfaïr
32	La Goulette	86	Nasrallah	140	Dj. Stah
33	Campus Universitaire, Tunis	87	Dj. Echrahil	141	Oued El Magroun
34	Tunis Dj. Jeloud	88	Sebkha N. Sidi Khlif	142	10 km S.W. Gafsa, route de Tozeur
35	Mégrine	89	Dj. Sidi Khlif	143	Entrée Gafsa, route de Tunis
36	Zembra	90	Dj. Nara	144	Oued Sned 19 km E. Gafsa, vers Meknassy
37	Zembretta	91	Oued El Foul	145	Dj. Orbata
38	El Haouaria	92	Hajeb El Ayoun	146	7 km S.E. El Guettar
39	Plage El Mansoura, Kélibia	93	PK 36 Hajeb - Sbeitla	147	PK 49 Gabès - Gafsa, flanc S. Dj. El Kir
40	Tazerka	94	PK 25 Hajeb - Sbeitla	148	El Fejej
41	Nabeul	95	Sbeitla	149	Dj. Tebaga-Fetnassa
42	Dj. Korbous	96	Jelma	150	Entrée Gabès, route de Tunis
43	Oued Bézérig	97	15 km N.W. Sidi Bouzid	151	7 km W. Gabès
44	Menzel Bouzalfa	98	Plaine et Dj. Semmama	152	15 km W. Gabès
45	Grambalia	99	Garâat Lâatach	153	Chénini de Gabès
46	Dj. Ressay	100	Kasserine	154	Dj. Zemlet
47	Dj. Zit	101	Dj. Châambi	155	Téboulbou
48	Oudna	102	Aïn Bouderiès	156	5 km S. Téboulbou
49	Aqueduc romain route El Fahs	103	Sahraoui	157	Kettana
50	Dj. El Oust	104	Henchir Kousset	158	Mareth
51	Bir M'chargua	105	Bouchebka	159	Oued Zitoun, S. Mareth
52	Oued Méliane	106	Darnaïa, flanc N. Dj. Tamismida	160	Djerba
53	Dj. Zaghouane	107	Kcham El Kalb	161	Pont de Gouifla, oued El Malah
54	Plage Salloum, E. Bouficha	108	Tèlèpte		

162 Kriz	198 Dharet El Gaïed	231 Croisement des pistes de Ksar Ghilane, Guermassa et Bir Chehaba
163 Dégache	199 Kcham El Maâgal	232 Bir El Rey
164 5 km N. Tozeur	200 El Naïma, 76 km S. Kébili	233 Oued Dekouk
165 Oasis Tozeur	201 Dj. Jebil - Sih Lakbach	234 1 à 5 km sur la piste de Bir Amir
166 12 km N.E. Nefta	202 Bir Belhbale - Bir Zoumil	235 20 km S.W. Bir Amir
167 10 km S.W. Nefta	203 Bir Soltane	236 Erg El Miit
168 Hazoua	204 Oued El Hallouf	237 PK 23 Tatahouine - Remada
169 5 km S.E. Hazoua	205 Ksar Ghilane	238 15 km N. Remada
170 10 km S.W. Hazoua	206 5 km S. Ksar Ghilane	239 Oued Semna
171 Bir Roumia	207 23 km S. Ksar Ghilane	240 Dj. Nador - Oum Sedir
172 Garaât El Alia	208 Beni Khédache	241 Oued Oum Souigh, 18 km E. Remada
173 Réjim Maâtoug	209 Oued El Krecheb, 7 km de Bénini	242 Oum Souigh
174 Bir El Halma	210 Falaises Mednine - Beni Khédache	243 Oued Nekrif
175 Margueb Mohamed	211 9 km S. Mednine	244 Dj. Nekrif
176 Bir Zouita	212 Chahbaniya	245 PK 13 Remada - Dhibet
177 2 km N. Shane El Mahdess	213 Ksar Hedada	246 Bir Maghni
178 Bir El Ain, chott Sif Ouknass	214 Ghomrassen	247 5 km N. Dhibet
179 Shane El Mahdess	215 Cheraf, S. Ghomrassen	248 Dj. Zougar
180 Bir Touilet Ben Hasna	216 Guermassa	249 Borj Bourguiba, Krechem Erramla
181 Débabcha-Fetnassa	217 Tlallet	251 Oued Guecira, 34 km W. Borj Bourguiba
182 Negga-Tombar	218 5 km N.E. Tatahouine	252 Ras El Abiod, 16 km S. Borj Bourguiba
183 Flanc S.E. Dj. Tebaga, proximité Kébili	219 Entrée de Tatahouine, Chénini de Tatahouine, Dj. Rehach, 9 km S. Kirchaou	253 Oued Tfourent, 20 km S. Borj Bourguiba
184 Jemna	222 Taguelmit	254 Alou Essyour
185 Oued Dzou	223 7 km W. Beni Mehri	255 Erg Jenein
186 Bir Agreb	224 3 km W. Beni Mehri	256 Garaât El Khil
187 N. Dj. Tebaga, S. Saïdane	225 Croisement des pistes : Ksar Ouled Aoun, Ksar Cherchara et Ksar El Morra	257 Oued Jenein
188 Dj. Aziza	226 6 km de Ksar Ouled Aoun et 14 km W. Ksar El Morra	258 El Borma, Erg El Borma
189 Tamezret	227 S.E. Sebkhet El Krialate direction Bir Oum El Hebel	260 Tiaret
190 Bir Rhézène	228 PK 65 Tatahouine - Remada	261 Oued Mechiguig
191 Mazouzia Garaât Ettbal	229 4 km S. Douiret	262 Aïn Tiaret
192 5 km N. Douz	230 16 km S. Douiret	263 Guelb El Anz
193 Zâafrane		264 Bab El Azel, 7 km N. Borj El Khadra
194 Rdima		
195 Sabria		
196 Bir Miizil		
197 El Berga		



ANNEXE 2.
RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE
DES 256 POINTS D'ÉCHANTILLONNAGE
DES LACERTIDÉS EN TUNISIE.

*Geographic distribution
of the 256 sampling stations
of Lacertids lizards in Tunisia.*



ANNEXE 3.
CARTE BIOCLIMATIQUE DE LA TUNISIE,
D'APRÈS E. LE FLOC'H (1989).

*Bioclimatic map of Tunisia,
after E. LE FLOC'H (1989).*

Inventaire des communautés végétales à l'aide du phytosociologue, au Maroc

Phytosociological checklist of Morocco

Mohamed Fennane

Université Mohamed V-Agdal, Institut Scientifique, B.P. 703, Av. Ibn Battouta, Agdal, 10 106, Rabat, Maroc.
email : fennane@israbat.ac.ma

Résumé

L'inventaire des unités phytosociologiques du Maroc compte actuellement 36 classes, 61 ordres, 87 alliances et 595 associations et groupements. Ces unités sont classées en 9 grands ensembles en fonction de macro-critères écologiques. L'ensemble forestier et préforestier est le plus important avec 124 associations végétales.

D'après la bibliographie disponible, les efforts en matière de recherches phytosociologiques ont connu un certain relâchement ces dernières années. Préciser les résultats acquis jusqu'à présent et compléter ce qui reste à faire nécessitent encore beaucoup de travail. Ce catalogue pourrait-il être le premier pas pour un nouveau départ ?

Mots-clés

Phytosociologie, Inventaire syntaxonomique, Maroc, Afrique du Nord.

Abridged version

The checklist of the phytosociological units of Morocco currently counts 36 classes, 61 orders, 87 alliances and 595 associations. These units are classified in 9 groups according to ecological macro-criteria:

- *Forest and preforest units (2 classes, 5 orders, 13 alliances & 124 associations)*
- *Matorrals and woody steppes (3 classes, 6 orders, 16 alliances & 100 associations)*
- *Saharian and presaharian units (2 classes, 4 orders, 4 alliances & 19 associations)*
- *Grasslands and pozzines of high mountains (5 classes, 5 orders, 6 alliances & 22 associations)*
- *Rupicole units (3 classes, 7 orders, 10 alliances & 41 associations)*
- *Aquatic or hygrophile units (1 classe, 1 order & 22 associations)*
- *Halo-gypsophile units (3 classes, 4 orders, 5 alliances & 96 associations)*
- *Coastal, lagoonarian, estuarian or marine units (12 cl., 15 orders, 19 alliances & 90 associations)*
- *Annual or perennial units : adventices, messicoles, ruderales, etc. (5 cl., 14 ord., 14 all. & 81 ass.)*

The syntaxonomical inventory of Morocco is certainly still very incomplete. Except the forest and preforest areas which were relatively well prospected, all the other types of ecosystems were approached only very partially.

According to the available literature, phytosociological investigations in Morocco have decreased these last years. They must be resumed as soon as possible. The absence of such synthesis on a national scale was certainly a handicap for the researchers, we hope having removed it by this modest contribution. A lot of work is still needed. This checklist may be the first step in this way.

Key-words

Phytosociology, Syntaxonomic checklist, Morocco, North Africa.

INTRODUCTION

Les études phytosociologiques au Maroc ont connu un grand progrès vers le milieu du xx^e siècle et au cours des deux dernières décennies. En 1994, Benabid et Fennane ont publié une première synthèse concernant les groupements forestiers, préforestiers et ceux de matorrals. L'accueil réservé par les chercheurs à ce travail nous incite aujourd'hui à le mettre à jour, mais aussi et surtout à le compléter pour inclure l'ensemble des unités phytosociologiques connues à l'heure actuelle. C'est donc un tableau synoptique global que nous présentons aux spécialistes pour aider à mieux perfectionner, compléter et orienter les études phytosociologiques au Maroc et, dans une certaine mesure, en Afrique du Nord et dans le bassin méditerranéen.

Nous espérons ainsi stimuler ces recherches, qui malheureusement sont devenues de plus en plus rares au cours des dix dernières années. Le manque de chercheurs et d'étudiants, les difficultés matérielles de travail sur le terrain, la relative "ambiguïté" de la méthode, son langage scientifique peu commode et la réticence des gestionnaires à son égard sont les principaux facteurs responsables de ce regrettable déclin. Évidemment, dans un pareil contexte, il est inutile de parler, et encore moins d'envisager, un développement des investigations en matière de synphytosociologie ou de phytosociologie paysagère.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le présent travail s'inscrit dans une perspective de création d'une base de données phytosociologiques avec, comme informations de base : les noms scientifiques des syntaxons, les synonymes, les espèces caractéristiques, l'écologie et l'aire de répartition. Naturellement, il s'agit d'une démarche qui repose sur la recherche, l'analyse et le tri d'informations bibliographiques. Pour l'heure, il n'est ni complet sur le plan inventaire, ni parfait sur le plan de la qualité des données. Concernant le premier aspect, il n'est pas certain que la liste des références exploitées soit complète ; des lacunes involontaires sont possibles. En revanche, le choix d'ignorer les sous-unités (sous-classe, sous ordre, etc.) est délibéré, d'une part parce que globalement le niveau actuel des connaissances disponibles ne permet pas de rentrer dans les détails et, d'autre part, pour ne pas trop alourdir cette première synthèse. De même, nous n'avons pas considéré, sauf quelques exceptions, les groupements pour lesquels les auteurs n'ont pas précisé de rang phytosociologique.

Sur le plan qualitatif, il convient en particulier de souligner que plusieurs des unités inventoriées n'ont pas été validement publiées conformément au code régissant la nomenclature phytosociologique ; mais les ignorer aurait conduit à éliminer plus de la moitié des unités inventoriées ! La nomenclature adoptée a été actualisée dans la mesure du possible, notamment à l'aide d'un travail récent de Rivas-Martinez *et al.* (1998). Enfin le lecteur souhaitant avoir plus de détails pourra revenir facilement aux sources des informations grâce à la liste bibliographique exhaustive fournie à la fin de ce travail. Cette liste, la première de son genre pour le Maroc, aidera aussi à orienter les débutants et les moins initiés dans ce domaine.

36 classes, 61 ordres, 87 alliances et 595 associations et groupements sont recensés dans ce catalogue. En fonction de macro-critères écologiques, ces unités ont été subdivisées en 9 groupes :

- Formations forestières et préforestières,
- Matorrals et steppes ligneuses ou à graminées,
- Formations sahariennes et présahariennes,
- Pelouses, pozzines et prairies de hautes montagnes,
- Formations rupicoles,
- Formations aquatiques ou hygrophiles,
- Formations halo-gypsophiles,
- Formations côtières, lagunaires, estuariennes ou marines,
- Formations annuelles ou pérennes (adventices, messicoles, rudérales, etc.).

1. Formations forestières et préforestières

Il s'agit là de groupements arborés et arbustifs qui se présentent en général sous forme de végétation très dégradée sous l'action, partout forte et omniprésente, de l'homme et de ses troupeaux ; les milieux forestiers proclimaciques sont de plus en plus rares à observer. En tout, nous avons recensé 2 classes, 5 ordres, 13 alliances et 124 associations ou groupements. Pour l'essentiel, ce sont des formations de bioclimats semi-aride, sub-humide ou humide froids, frais tempérés ou chauds. Elles se rencontrent sur tous les types de substrats, exceptés les sables mobiles, les alluvions humides (dayas, merjas...) et les sols salés ou gypsifères.

QUERCETEA ILICIS Braun-Blanquet ex A. & O. Bolòs 1950

— QUERCETALIA ILICIS

Braun-Blanquet ex Molinier 1934 em. Rivas-Martinez 1975

— Oleo sylvestris-Quercion rotundifolio-suberis Barbéro, Quézel & Rivas-Martinez 1981

* *Myrto communis-Quercetum suberis* Barbéro, Quézel & Rivas-Martinez 1981

- * *Quercus cocciferae-Tetraclinetum articulatae* Benabid & Fennane 1994
- * *Rusco hypophylli-Quercetum canariense* Rivas-Martinez 1975
- * *Rusco hypophylli-Quercetum cocciferae* Benabid 1984
- * *Smilaci mauritanicae-Quercetum rotundifoliae* Barbéro, Quézel & Rivas-Martinez 1981
- * *Tamo communis-Oleetum sylvestris* Benabid 1982
- * *Telino linifoliae-Quercetum suberis* Zeraia 1981
- * *Viola cochleatae-Fraxinetum angustifoliae* Benabid 1984
- **Balansaeo glaberrimae-Quercion rotundifoliae** Barbéro, Quézel & Rivas-Martinez 1981
- * *Arbutum unedi-Quercetum rotundifoliae* Achhal 1986
- * *Balansaeo glaberrimae-Cedretum atlanticae* Barbéro, Quézel & Rivas-Martinez 1981
- * *Balansaeo glaberrimae-Quercetum canariense* Barbéro, Quézel & Rivas-Martinez 1981
- * *Balansaeo glaberrimae-Quercetum rotundifoliae* Barbéro, Quézel & Rivas-Martinez 1981
- * *Cytisum triflorum-Quercetum canariense* Benabid 1984
- * *Euphorbia briquetii-Quercetum rotundifoliae* Tregubov 1963
- * *Festuca scaberrimae-Quercetum rotundifoliae* Quézel, Barbéro, Benabid & Rivas-Martinez 1992
- * *Genista jahandiezii-Quercetum rotundifoliae* Barbéro, Quézel & Rivas-Martinez 1981
- * *Luzula atlanticae-Quercetum rotundifoliae* Barbéro, Quézel & Rivas-Martinez 1981
- * *Paeonia maroccanae-Quercetum rotundifoliae* Barbéro, Quézel & Rivas-Martinez 1981
- * *Silene melliferae-Quercetum rotundifoliae* Quézel, Barbéro & Benabid 1987
- * *Teucrium afrac-Quercetum suberis* Barbéro, Quézel & Rivas-Martinez 1981
- **PISTACIO LENTISCI-RHAMNETALIA ALATERNI** Rivas-Martinez 1975
- **Ericion arboreae** Rivas-Martinez (1975) 1987
- * *Cytisum arborei-Quercetum cocciferae* Quézel, Barbéro, Benabid & Rivas-Martinez 1992
- * *Erica arborea-Myrtetum communis* Quézel, Barbéro, Benabid, Loisel & Rivas-Martinez 1988
- * *Erica arborea-Quercetum cocciferae* Quézel, Barbéro, Benabid & Rivas-Martinez 1992
- * *Phillyrea latifoliae-Quercetum cocciferae* Quézel, Barbéro, Benabid, Loisel & Rivas-Martinez 1988
- * *Phillyrea-Asperulatum unedonis* Rivas-Goday & Galiano in Rivas Goday & al. 1959
- **Quercion fruticosae** Barbéro, Quézel & Rivas-Martinez 1981
- * *Phillyrea angustifoliae-Quercetum fruticosae* Barbéro, Quézel et Rivas Martinez 1981
- **Juniperion turbinatae** Rivas-Martinez (1975) 1987
- * *Clematidis cirrhosae-Juniperetum lyciae* Barbéro, Quézel & Rivas-Martinez 1981
- * *Pino pinastri-Juniperetum lyciae* Barbéro, Quézel & Rivas-Martinez 1981
- * *Rhamnus rotundifoliae-Juniperetum turbinatae* Quézel, Barbéro, Benabid, Loisel & Rivas-Martinez 1988
- **Asparago albi-Rhamnion oleoidis** Rivas Goday & Rivas-Martinez 1975 et **Tetraclino-Pistacion atlanticae** Rivas-Martinez, Costa & Itzco 1986
- Nous traitons ces deux alliances ensemble ; leurs limites sont encore controversées au Maroc.
- * *Ampelodesmos mauritanicae-Chamaeropetum humilis* Quézel, Barbéro, Benabid & Rivas-Martinez 1992
- * *Argyrolobium linneanum-Pinetum halepensis* Achhal 1986
- * *Asparagus aphyllus-Calycotometum villosae* Rivas-Martinez 1975
- * *Bupleurum gibraltariense-Pinetum halepensis* Tregubov 1963
- * *Calycotome intermediae-Oleetum sylvestris* Quézel, Barbéro, Benabid, Loisel & Rivas-Martinez 1988
- * *Calycotome intermediae-Tetraclinetum articulatae* Barbéro, Quézel & Rivas-Martinez 1981
- * *Ceratonia siliqua-Tetraclinetum articulatae* Fennane 1988
- * *Chamaerops-Rhamnetum lycioides* Bolòs 1957
- * *Clematidis cirrhosae-Ceratometum siliqua* Barbéro, Quézel & Rivas-Martinez 1981
- * *Coronilla valentinae-Pinetum halepensis* Quézel, Barbéro, Benabid & Rivas-Martinez 1992
- * *Coronilla viminalis-Tetraclinetum articulatae* Barbéro, Quézel & Rivas-Martinez 1981
- * *Cytisum fontanesii-Pinetum halepensis* Achhal 1986
- * *Digitalis laciniata-Buxetum balearicae* Quézel, Barbéro, Benabid, Loisel & Rivas-Martinez 1988
- * *Genista sparsiflora-Tetraclinetum articulatae* Fennane 1988
- * *Juniperus oxycedrus-Tetraclinetum articulatae* Fennane 1988
- * *Juniperus phoeniceae-Pistacietum lentisci* Achhal 1986
- * *Juniperus phoeniceae-Tetraclinetum articulatae* Fennane 1988
- * *Lavandula dentata-Tetraclinetum articulatae* Fennane 1988
- * *Lonicera implexa-Tetraclinetum articulatae* Fennane 1988
- * *Periploca laevigata-Tetraclinetum articulatae* Benabid 1984
- * *Phillyrea latifoliae-Oleetum sylvestris* Barbéro, Quézel & Rivas-Martinez 1981
- * *Phillyrea latifoliae-Pistacietum lentisci* Benabid 1984
- * *Phillyrea mediae-Tetraclinetum articulatae* Fennane 1988
- * *Phillyrea-Asperulatum* Rivas Goday & F. Galiano 1959
- * *Pistacio atlanticae-Ziziphetum loti* Benabid 1988
- * *Polygala balansae-Tetraclinetum articulatae* Barbéro, Quézel & Rivas-Martinez 1981
- * *Quercus rotundifoliae-Tetraclinetum articulatae* Fennane 1988
- * *Rhus pentaphyllae-Pistacietum atlanticae* Barbéro, Quézel & Rivas-Martinez 1981
- * *Rosmarinus officinalis-Tetraclinetum articulatae* Fennane 1988
- * *Rosmarinus tournefortii-Tetraclinetum articulatae* Fennane 1988

- * *Tetraclino articulatae-Juniperetum turbinatae* Quézel, Barbéro, Benabid & Rivas-Martinez 1992
- * *Tetraclino-Euphorbietum resiniferae* Fennane 1988
- * *Tetraclino-Jasminetum fruticantis* Fennane 1988
- * *Tetraclino-Pinetum halepensis* Fennane 1988

— **Junipero oxycedri-Rhamnion atlanticae**

Quézel & Barbéro 1986

- * *Cisto laurifolii-Quercetum rotundifoliae* Achhal 1986
- * *Coronillo ramosissimae-Quercetum rotundifoliae* Achhal 1986
- * *Festuco coeruleae-Quercetum rotundifoliae* Achhal 1986
- * *Junipero oxycedri-Pistacietum lentisci* Achhal 1986
- * *Leuzeo coniferae-Pinetum halepensis* Quézel, Barbéro & Benabid 1987

— **ACACIO GUMMIFERAE-ARGANIETALIA SPINOSAE**

Barbéro, Benabid, Quézel, Rivas-Martinez & Santos 1982

— **Senecio anteuphorbii-Arganion spinosae Barbéro, Benabid, Quézel, Rivas-Martinez & Santos 1982**

- * *Artemisio huguetii-Traganopsidetum glomeratae* Barbéro, Benabid, Quézel, Rivas-Martinez & Santos 1982
- * *Crepido pinnatifidae-Warionietum saharae* Barbéro, Benabid, Quézel, Rivas-Martinez & Santos 1982
- * *Digitario commutatae-Warionietum saharae* Barbéro, Benabid, Quézel, Rivas-Martinez & Santos 1982
- * *Euphorbio beaumieranae-Arganietum spinosae* Barbéro, Benabid, Quézel, Rivas-Martinez & Santos 1982 (= *Arganio-Euphorbietum beaumieranae* Peltier 1982)
- * *Euphorbio echini-Arganietum spinosae* Barbéro, Benabid, Quézel, Rivas-Martinez & Santos 1982 (= *Arganio-Euphorbietum echini* Peltier 1982)
- * *Limoniastro grandiflori-Arganietum spinosae* Quézel, Barbéro, Benabid & Rivas-Martinez 1995
- * *Penniseto dichotomae-Rhuscietum tripartitae* Barbéro, Benabid, Quézel, Rivas-Martinez & Santos 1982
- * *Periploco laevigatae-Arganietum spinosae* Peltier & Msanda 1995
- * *Polycnemo fontanesii-Arganietum spinosae* Peltier & Msanda 1995
- * *Traganopsido glomeratae-Euphorbietum echini* Barbéro, Benabid, Quézel, Rivas-Martinez & Santos 1982

— **Acacion gummiferae Barbéro, Benabid, Quézel, Rivas-Martinez & Santos 1982**

- * *Ephedro cossonii-Acacietum gummiferae* Barbéro, Quézel & Rivas-Martinez 1981
- * *Ephedro cossonii-Arganietum spinosae* Barbéro, Benabid, Quézel, Rivas-Martinez & Santos 1982
- * *Euphorbio echini-Tetraclinetum articulatae* Fennane 1988
- * *Hesperolaburno platyphylli-Arganietum spinosae* Barbéro, Benabid, Quézel, Rivas-Martinez & Santos 1982
- * *Oleo salicifoliae-Arganietum spinosae* Barbéro, Benabid, Quézel, Rivas-Martinez & Santos 1982
- * *Oleo salicifoliae-Tetraclinetum articulatae* Fennane 1982

- * *Polygalo balansae-Arganietum spinosae* Barbéro, Benabid, Quézel, Rivas-Martinez & Santos 1982
- * *Rubio longifoliae-Euphorbietum resiniferae* Barbéro, Quézel & Rivas-Martinez 1981
- * *Tetraclino articulatae-Arganietum spinosae* Fennane 1988

— **Autres groupements**

- * *Aeonio arborei-Sonchetum pinnatifidus* Gehu & Biondi 1998
- * *Arganio spinosae-Anagyrisetum foetidae* Peltier 1982
- * *Arganio spinosae-Artemisietum incultae* Peltier 1982
- * *Arganio spinosae-Cymbopogonetum schoenanthus* Peltier 1982
- * *Arganio spinosae-Genistetum ferocis* Peltier 1982
- * *Arganio spinosae-Haloxyletum scopariae* Peltier 1982
- * *Arganio spinosae-Hesperolaburnetum platycarpi* Peltier 1982
- * *Arganio spinosae-Rhusetum pentaphyllae* Peltier 1982
- * *Pistacio lentisci-Maytenetum senegalensae* Peltier 1982

— **EPHEDRO MAJORIS-JUNIPERETALIA**

Quézel & Barbéro (1981) 1986

— **Ephedro majoris-Juniperion phoeniceae Quézel & Barbéro (1981) 1986**

- * *Coronillo ramosissimae-Juniperetum phoeniceae* Quézel & Barbéro 1981
- * *Warionio saharae-Antirrhinetum ramosissimae* Quézel & Barbéro 1981
- * *Zizipho loti-Rhuscetum tripartiti* Quézel, Barbéro, Benabid & Rivas-Martinez 1994

— **Junipero thuriferae-Quercion rotundifoliae Quézel & Barbéro (1981) 1986**

- * *Adenocarpus bacquei-Buxetum balearicae* Quézel & Barbéro 1981
- * *Berberido hispanicae-Fraxinetum dimorphae* Quézel & Barbéro 1981
- * *Bupleuro spinosi-Juniperetum phoeniceae* Quézel & Barbéro 1981
- * *Buxo balearicae-Quercetum rotundifoliae* Quézel & Barbéro 1981
- * *Buxo sempervirentis-Juniperetum thuriferae* Quézel 1957
- * *Crataego laciniatae-Berberidetum hispanicae* Quézel, Barbéro, Benabid, Loisel & Rivas-Martinez 1992
- * *Lonicero arborea-Cedretum atlanticae* Barbéro, Quézel & Rivas-Martinez 1981
- * *Ormenido scariosae-Quercetum rotundifoliae* Quézel & Barbéro 1981
- * *Polygalo balansae-Quercetum rotundifoliae* Achhal 1986
- * *Retamo dasycarpae-Juniperetum phoeniceae* Quézel & Barbéro 1981
- * *Retamo dasycarpae-Quercetum rotundifoliae* Achhal 1986

QUERCO ROBORIS-FAGETEA SYLVATICAE

Braun-Blanquet & Vlieger in Vlieger 1937

(= QUERCETEA PUBESCENTIS Doing Kraft 1955)

- **QUERCO-CEDRETALIA ATLANTICAE**
Barbéro, Loisel & Quézel 1974
- **Violo munbyanae-Cedron atlanticae Barbéro, Quézel & Rivas-Martinez 1981**
- * *Agropyro marginati-Cedretum atlanticae* Barbéro, Quézel & Rivas-Martinez 1981
 - * *Berberido hispanicae-Cedretum atlanticae* Benabid 1984
 - * *Ficario ranunculoidis-Quercetum fagineae* Barbéro, Quézel & Rivas-Martinez 1981
 - * *Luzulo forsteri-Cedretum atlanticae* Barbéro, Quézel & Rivas-Martinez 1981
 - * *Paeonio maroccanae-Abietum maroccanae* Barbéro, Quézel & Rivas-Martinez 1981
 - * *Polysticho setiferi-Prunetum lusitanicae* Barbéro, Quézel & Rivas-Martinez 1981
 - * *Trifolio ochroleuci-Quercetum fagineae* Benabid 1984
 - * *Violo munbyanae-Quercetum pyrenaicae* Benabid 1984
- **Paeonio maroccanae-Cedron atlanticae Barbéro, Quézel & Rivas-Martinez 1981**
- * *Argyrocystis battandieri-Cedretum atlanticae* Barbéro, Quézel & Rivas-Martinez 1981
 - * *Argyrocystis battandieri-Quercetum rotundifoliae* Barbéro, Quézel & Rivas-Martinez 1981
 - * *Paeonio maroccanae-Quercetum canariense* Barbéro, Quézel & Rivas-Martinez 1981
 - * *Piptathero paradoxii-Cedretum atlanticae* Quézel, Barbéro & Benabid 1987

2. Matorrals et steppes ligneuses ou à graminées

Ce sont des formations à base de nanophanérophytes ou chaméphytes qui se mettent en place aux dépens des arbres forestiers victimes d'actions de dégradation anthropozogène ou incapables de s'installer dans des conditions écologiques relativement difficiles (aridité ou excès de froid). La valeur proclimacique de certaines d'entre elles n'est pas exclue notamment sur les plateaux du Maroc oriental et les hautes montagnes atlasiques. 3 classes, 6 ordres, 16 alliances et 100 associations ou groupements ont été décrits.

CALLUNO VULGARIS-ULICETEA MINORIS

Braun-Blanquet & Tüxen ex Klika & Hadac 1944

- **ULICETALIA MINORIS Quantin 1935**
- **Ericion umbellatae Braun-Blanquet, Silva, Rozeira & Fontes 1952 em. Rivas-Martinez 1979**
- * *Erico scopariae-Stauracanthetum boivini* Quézel, Barbéro, Benabid, Loisel & Rivas-Martinez 1988
 - * *Erico umbellatae-Halimietum multiflori* Quézel, Barbéro, Benabid, Loisel & Rivas-Martinez 1988
 - * *Stauracantho boivini-Drosophylletum lusitanicae* Quézel,

- Barbéro, Benabid, Loisel & Rivas-Martinez 1988
- **Genistion micrantho-anglica Rivas-Martinez 1979**
- * *Genisto anglica-Ericetum ciliaris* Quézel, Barbéro, Benabid, Loisel & Rivas-Martinez 1988

CISTO LADANIFERI-LAVANDULETEA STOECHADIS

Braun-Blanquet in Braun-Blanquet, Molinier & Wagner 1940

- **HALIMIETALIA RIPHAEO-ATLANTICI**
Quézel, Barbéro, Benabid, Loisel & Rivas-Martinez 1988
- **Erico riphaeae-Cistion varii Quézel, Barbéro, Benabid, Loisel & Rivas-Martinez 1988**
- * *Cistetum populifolio-varii* Quézel, Barbéro, Benabid, Loisel & Rivas-Martinez 1988
 - * *Ericetum riphaeo-umbellatae* Quézel, Barbéro, Benabid, Loisel & Rivas-Martinez 1988
 - * *Halimio angustifolii-Cistetum crispum* Quézel, Barbéro, Benabid, Loisel & Rivas-Martinez 1988
- **Halimio-Cistion atlanticae Deil 1984**
- * *Cisto laurifolii-Genistetum quadriflorae* Deil 1984
 - * *Genistello tridentatae-Teucrietum oxylepidi* Deil 1984
 - * *Genisto eriocladae-Cistetum ladaniferi* Quézel, Barbéro, Benabid, Loisel & Rivas-Martinez 1988
 - * *Halimio viscosi-Lavanduletum atlanticae* Quézel, Barbéro, Benabid, Loisel & Rivas-Martinez 1988
 - * *Stauracantho tazzensis-Ericetum riphaeae* Quézel, Barbéro, Benabid, Loisel & Rivas-Martinez 1988

— Autres groupements

- **Genisto quadriflorae-Lavandulion atlanticae Benabid 1988**
- * *Genisto quadriflorae-Lavanduletum atlanticae* Benabid 1988

ROSMARINETEA OFFICINALIS

Rivas-Martinez, Diaz, Prieto, Loidi & Penas 1991
 (= *ONONIDO-ROSMARINETEA* Braun-Blanquet in Braun-Blanquet, Roussine & Nègre 1952)

— ROSMARINETALIA OFFICINALIS

Braun-Blanquet ex Molinier 1934

- **Lithodoro maroccanae-Ulicion funkii Quézel, Barbéro, Benabid, Loisel & Rivas-Martinez 1988**
- * *Cisto crispum-Sanguisorbetum mauritanicae* Quézel, Barbéro, Benabid, Loisel & Rivas-Martinez 1988
 - * *Phlomidio caballeroi-Micromerietum inodora* Quézel, Barbéro, Benabid, Loisel & Rivas-Martinez 1988
 - * *Pino maghrebiana-Ulicetum funkii* Quézel, Barbéro, Benabid, Loisel & Rivas-Martinez 1988
 - * *Saturejo graecae-Coridothymetum capitati* Quézel, Barbéro, Benabid, Loisel & Rivas-Martinez 1988
- **Pseudoscabioso grosii-Origanion grosii Quézel Barbéro, Benabid, Loisel & Rivas-Martinez 1988**
- * *Anthyllido polycephalae-Stachydetum fontqueri* Quézel,

Barbéro, Benabid, Loisel & Rivas-Martinez 1988

* *Pino maghrebiana*-*Genistetum gomaricae* Quézel, Barbéro, Benabid, Loisel & Rivas-Martinez 1988

* *Poo ligulatae-Ononidetum jahandiezii* Quézel, Barbéro, Benabid, Loisel & Rivas-Martinez 1988

— ANARRHINO FRUTICOSI-ASTRAGALETALIA ARMATI

Quézel, Barbéro, Benabid, Loisel & Rivas-Martinez 1992

— *Bupleuro aiouensis-Globularion nainii* Quézel, Barbéro, Benabid, Loisel & Rivas-Martinez 1992

* *Anarrhino fruticosi-Globularietum nainii* Quézel, Barbéro, Benabid, Loisel & Rivas-Martinez 1992

* *Arenario parviflorae-Sixalidetum parielii* Quézel, Barbéro, Benabid, Loisel & Rivas-Martinez 1992

* *Artemisio mesatlanticae-Genistetum pomariensis* Quézel, Barbéro, Benabid, Loisel & Rivas-Martinez 1992

* *Buffonio murbeckii-Lotononidetum tapetiformis* Quézel, Barbéro, Benabid, Loisel & Rivas-Martinez 1992

* *Lavandulo brevidentis-Hertietum maroccanae* Quézel, Barbéro, Benabid & Rivas-Martinez 1994

* *Ormenido africanae-Centaureetum benoistii* Quézel, Barbéro, Benabid, Loisel & Rivas-Martinez 1992

* *Salvio mesatlanticae-Teucrietum mideltense* Quézel, Barbéro, Benabid, Loisel & Rivas-Martinez 1992

* *Scabioso condensatae-Astragaletum exulis* Quézel, Barbéro, Benabid, Loisel & Rivas-Martinez 1992

* *Teucro ducellieri-Artemisetum incultae* Quézel, Barbéro, Benabid, Loisel & Rivas-Martinez 1992

— *Lavandulo mairei-Carthamion fruticosi*

Quézel, Barbéro, Benabid & Rivas-Martinez 1994

* *Adenocarpo leiocarpi-Retametum dasycarpae* Quézel, Barbéro, Benabid & Rivas-Martinez 1994

* *Convolvulo trabutiani-Genistetum capitellatae* Quézel, Barbéro, Benabid & Rivas-Martinez 1994

* *Genisto myrianthae-Carthametum fruticosi* Quézel, Barbéro, Benabid & Rivas-Martinez 1994

* *Thymo commutati-Rosmarinetum officinalis* Quézel, Barbéro, Benabid & Rivas-Martinez 1994

— CISTO MAURITANICAE-THYMETALIA CILIATI

Quézel, Barbéro, Benabid, Loisel & Rivas-Martinez 1992

— *Ulico africanae-Rosmarinion tournefortii* Quézel, Barbéro, Benabid, Loisel & Rivas-Martinez 1992

* *Crambello teretifoliae-Rosmarinetum tournefortii* Quézel, Barbéro, Benabid, Loisel & Rivas-Martinez 1992

* *Genisto durieui-Lavanduletum dentatae* Quézel, Barbéro, Benabid, Loisel & Rivas-Martinez 1992

* *Genisto moulleronii-Ericetum multiflorae* Quézel, Barbéro, Benabid, Loisel & Rivas-Martinez 1992

* *Helianthemo caput-felis-Cistetum heterophylli* Quézel, Barbéro, Benabid, Loisel & Rivas-Martinez 1988

* *Salvio aegyptiacae-Thymetum glandulosi* Quézel, Barbéro, Benabid, Loisel & Rivas-Martinez 1988

* *Siderito briquetiana-Artemisietum incultae* Quézel,

Barbéro, Benabid, Loisel & Rivas-Martinez 1992

* *Ulico africanae-Cistetum sericeae* Quézel, Barbéro, Benabid, Loisel & Rivas-Martinez 1992

— *Cisto sedjerae-Thymion algeriensis*

Quézel, Barbéro, Benabid, Loisel & Rivas-Martinez 1992

* *Coronillo pomelii-Centaureetum spachii* Quézel, Barbéro, Benabid, Loisel & Rivas-Martinez 1992

* *Genistetum eriocladae-pseudoretamoidis* Quézel, Barbéro, Benabid, Loisel & Rivas-Martinez 1992

* *Genistetum intermedio-quadriflorae* Quézel, Barbéro, Benabid, Loisel & Rivas-Martinez 1992

* *Genisto pseudopilosae-Bupleuretum lucidae* Quézel, Barbéro, Benabid, Loisel & Rivas-Martinez 1992

* *Hedisaro subspeciosi-Thymetum zygis* Quézel, Barbéro, Benabid, Loisel & Rivas-Martinez 1992

* *Pino halepensis-Genistetum pseudoretamoidis* Quézel, Barbéro, Benabid, Loisel & Rivas-Martinez 1988

* *Ptilostemo leptophylli-Fontqueretum pauii* Quézel, Barbéro, Benabid, Loisel & Rivas-Martinez 1988

* *Stipo lagascae-Linetum lycopodioidis* Quézel, Barbéro, Benabid, Loisel & Rivas-Martinez 1988

— ERINACETALIA ANTHYLLIDIS Quézel 1952

— *Diantho maroccani-Astragalion maroccani*

Quézel, Barbéro, Benabid, Loisel & Rivas-Martinez 1988 (= *Berberidion hispanicae* Benabid 1984)

* *Astragaletum numidico-maroccani* Quézel, Barbéro, Benabid, Loisel & Rivas-Martinez 1988

* *Ononido aragonensis-Ptilotrichetum spinosi* Quézel, Barbéro, Benabid, Loisel & Rivas-Martinez 1988

— *Genisto pseudopilosae-Thymion comosi* Benabid 1988

* *Arenario armerinae-Adenocarpetum boudyi* Benabid 1988

* *Armerio-Genistetum pseudopilosae* Nègre 1961

(= *Dasypro hordeacei-Genistetum pseudopilosae* Benabid 1988)

* *Artemisio mesatlanticae-Genistetum pseudoretamoidis* Quézel, Barbéro, Benabid, Loisel & Rivas-Martinez 1992

* *Avenastro filifolii-Erinaceetum anthyllidis* Quézel, Barbéro, Benabid, Loisel & Rivas-Martinez 1992

* *Avenastro jahandiezii-Marrubietum ayardi* Quézel 1957

* *Carduncello pomeliani-Erinaceetum anthyllidis* Nègre 1961

* *Centaureo triumfettii-Cytisetum balansae* Benabid 1988

* *Cerastio gibraltari-Cytisetum balansae* Benabid 1988

* *Hieracio pseudopilosellae-Adenocarpetum boudyi* Benabid 1988

* *Jasione humilis-Genistetum quadriflorae* Benabid 1988

* *Marrubio echinati-Astracanthetum maroccani* Quézel, Barbéro, Benabid, Loisel & Rivas-Martinez 1992

* *Ranunculo millefoliati-Cytisetum balansae* Nègre 1961

* *Scabioso columbariae-Thymetum algeriensis* Benabid 1988

* *Scutellario demnatensis-Astragaletum numidici* Quézel, Barbéro, Benabid, Loisel & Rivas-Martinez 1992

* *Thymo atlantici-Erinaceetum anthyllidis* Quézel, Barbéro, Benabid, Loisel & Rivas-Martinez 1992

* *Véronico roseae-Bupleuretum spinosi* Nègre 1961

* *Violo dehnhardtii-Genistetum quadriflorae* Benabid 1988

- * Groupement à *Juniperus communis* subsp. *hemispherica* Quézel, Barbéro, Benabid, Loisel & Rivas-Martinez 1992

— **Ormenion scariosae** Quézel 1952

- * *Adenocarpus anagyriifolius*-*Genistetum maroccanae* Quézel 1957
- * *Cedro-Helianthemum crocei* Nègre 1952
- * *Genisto myrianthae*-*Bypleuretum atlantici* Quézel 1957
- * *Ononido atlantici*-*Santolinum canescentis* Quézel 1957
- * *Salvia aucherii*-*Avenetum filifoliae* Quézel 1957
- * *Teucrio malenconiani*-*Thymetum brevidentis* Quézel, Barbéro, Benabid & Rivas-Martinez 1994

— **Arenarion pungentis** Quézel 1952

- * *Agropyro festucoidis*-*Scrophularietum macrorrhyncae* Quézel 1957
- * *Arenario pungentis*-*Vicetum rerayensis* Quézel 1957
- * *Elyzaldio violaceae*-*Spergularietum flaciidae* Quézel 1957
- * *Teucrio musimoni*-*Avenetum montanae* Quézel 1952
- * *Velletum mairei* Quézel 1952

— **Platycapnion saxicolae** Quézel 1952

- * *Cirsio dyris*-*Silenetum ayachicae* Quézel 1952
- * *Raffenaldio primulinae*-*Campanuletum anremericae* Quézel 1957
- * *Violeto calcareae*-*Vicetum anremericae* Quézel 1957
- * *Violeto dyris*-*Linarietum luridae* Quézel 1957
- * *Violetum orientalis* Quézel 1957

LYGEO-STIPETEA

Rivas-Martinez 1978 em. Kaabeche (1990) 1996

— **STIPETALIA TENACISSIMAE** Kaabeche (1990) 1996

— **Stipo launeion acanthocladae** Kaabeche (1990) 1996

— **Noaeo mucronatae-Artemision herba-albae** Aioud-Lounis 1984

— **Autres groupements**

- * *Artemisio incultae*-*Convolvuletum trabutiani* Peltier 1982
- * *Artemisio incultae*-*Erodietum jahadieziani* Peltier 1982
- * *Artemisio incultae*-*Erodietum meynieri* Peltier 1982
- * *Artemisio incultae*-*Stipetum parviflorae* Peltier 1982
- * *Artemisio incultae*-*Thymetum satureioidis* Peltier 1982
- * *Astragalo armati*-*Bupleuretum atlanticae* Nègre 1961
- * *Bupleuro spinosae*-*Achilleetum odoratae* Peltier 1982
- * *Centaureo boissieri*-*Arenarietum armerinae* Nègre 1961
- * *Cisto villosi*-*Genistetum ferocis* Peltier 1982
- * *Cisto villosi*-*Telinetum segonei* Peltier 1982
- * *Helianthemo lavandulifoliae*-*Fumantetum calycinae* Peltier 1982
- * *Lavandulo stoechae*-*Cistetum salvifoliae* Peltier 1982
- * *Ormenio scariosae*-*Marrubietum litardieri* Peltier 1982
- * *Veronico rosae*-*Bupleuretum spinosae* Nègre 1961

3. Formations sahariennes et présahariennes

Les milieux sahariens et présahariens se distinguent par des conditions climatiques arides extrêmement sévères par rapport aux autres régions du pays. Une flore spéciale adaptée s'y développe et il existe pas moins de 19 associations ou groupements qui se rattachent à 4 alliances, 4 ordres et 2 classes. Ce sont toutes des unités ligneuses ; les groupements thérophytiques apparaissant après les pluies et disparaissant assez rapidement, ne sont pas encore étudiés.

PERGULARIO TOMENTOSAE-PULICARIETEA CRISPAAE Quézel 1965

— **PERGULARIO TOMENTOSAE-PULICARIETALIA CRISPAAE** Quézel 1965

— **Antirrhino ramosissimi-Zillion macropterae** Quézel 1965

- * *Plantago ciliatae*-*Ormenisetum lonadioidis* Quézel 1965
- * *Rhantherio adpressi*-*Fagonietum zilloides* Quézel, Barbéro, Benabid & Rivas-Martinez 1994
- * *Zizipho loti*-*Acacietum raddianae* Quézel 1965
- * *Zizipho loti*-*Retametum sphaerocarphae* Coquillard 1982

— **Panico turgidi-Acacion raddianae** Quézel (1954) 1965

- * *Balanito aegyptiaca*-*Acacietum ehrenbergiana* Quézel, Barbéro, Benabid & Rivas-Martinez 1995
- * *Cassio-Panicetum turgidae* Quézel 1965
- * *Foleyolo billotii*-*Acacietum raddianae* Quézel, Barbéro, Benabid & Rivas-Martinez 1995
- * *Psoraleo-Hyoscyametum mutici* Quézel 1965
- * *Rottboellio hirsutae*-*Maeruetum crassifoliae* Quézel, Barbéro, Benabid & Rivas-Martinez 1995
- * *Stipagrostido pungentis*-*Acacietum raddianae* Quézel, Barbéro, Benabid & Rivas-Martinez 1995

ASTERISCO-FORSKAHLETEA Quézel 1965

— **GYMNOCARPO-ATRACTYLETALIA** Quézel 1965

— **Atractylion babelii** Lemée 1953

- * *Fagonietum harpago-longispinae* Quézel, Barbéro, Benabid & Rivas-Martinez 1995
- * *Fredolietum aretioidis* Quézel 1965
- * *Morettio-Fagonietum longispinae* Lemée 1953
- * *Withanio adpressae*-*Linarietum sagittatae* Quézel 1965

— **SEDETALIA ALTISSIMAE** Lemée 1953

- * *Ferulo cossoniana*-*Leucanthemetum gaetulae* Lemée 1953

— **SENECIETALIA FLAVI** Quézel 1965

— **Senecion flavi** Quézel 1965

- * *Centaureo-Senecietum flavi* Lemée 1953
- * *Enarthrophyto-Tourneuxietum variifolii* Quézel 1965
- * *Maeruo-Ephedretum rollandii* Quézel 1965

— **Autres groupements**

- * *Danthonio forskhali*-*Plantagonetum ciliatae* Quézel 1965

4. *Pelouses, pozzines et prairies de hautes montagnes*

Ces formations sont assez bien connues sur les plans écologique et géographique. Leur aire de répartition se réduit aux hautes altitudes (étage de végétation oroméditerranéen) sur des sols suffisamment épais et humides. Elles sont d'une grande originalité biogéographique qu'elles doivent à un fort taux d'endémisme surtout aux niveaux spécifique et infraspécifique. Pour l'heure, on y connaît 5 classes, 5 ordres, 6 alliances et 22 associations ou groupements.

POETEA BULBOSAE

Rivas Goday & Rivas-Martinez in Rivas-Martinez 1978

— POETALIA BULBOSAE

Rivas Goday & Rivas-Martinez in Rivas Goday & Ladero 1970

— *Potentillo maurae*-*Campanulion filicaulis*
Galan de Mera & Vicente Orellana 1997
(= *Trisetario flavescens*-*Caricion chaetophyllae*
Benabid 1988)

* *Caro jahandiezii*-*Potentilletum maurae* Nègre 1961
(= *Poo-Caricetum divisae* Nègre 1961)

* *Phleo nodosi*-*Poetum bulbosae* Benabid 1988

* *Sileno mekinense*-*Caricetum chaetophyllae* Benabid 1988

* *Vulpio genuinae*-*Limonietum moureti* Benabid 1988

— *Thero-Brachypodium* Braun-Blanquet 1925

* *Drabo lutescentis*-*Violetum minimae* Romo 1988

NARDETEA STRICTAE

Rivas Goday ex Rivas Goday & Rivas-Martinez 1963

— NARDETALIA STRICTAE Oberdorfer ex Preising 1949

— *Trifolium humilis* Quézel 1952

* *Festuco rubrae*-*Gentianetum ciliatae* Quézel 1957

* *Festuco-Taraxacetum atlanticae* Quézel 1952

* *Gentiano tenellae*-*Agrostidetum rupestris* Quézel 1957

* *Nardo-Festucetum yvesiani* Quézel 1957

* *Nardo-Gentianetum atlanticae* (Maire 1924) Quézel 1952

* *Poo alpini*-*Anacyclotum atlantici* Quézel 1957

* *Potentillo hispanicae*-*Silenetum thomsonii* Quézel 1957

* *Potentillo tornezianae*-*Rorippetum atlanticae* Quézel 1957

* *Raffenaldietum platycarpae* Quézel 1952

* *Trifolio repensae*-*Deschampsietum coespitosae* Quézel 1957

BETULO PUBESCENTIS-ADENOSTYLETEA ALLIARIAE

Braun-Blanquet & Tüxen ex Braun-Blanquet 1948

— CIRSIETALIA FLAVISPIINAE Quézel 1957

— *Eryngion variifoliae* Quézel 1957

* *Cirsio chrysanthemi*-*Heracleetum montanii* Quézel 1957

* *Cirsio flavospini*-*Heracleetum embergeri* Quézel 1957

SCHEUCHZERIO PALUSTRIS-CARICETEA FUSCAE

Tüxen 1937

— CARICETALIA FUSCAE

(Koch 1926) Nordhagen 1937 em. Braun-Blanquet 1949

— *Caricion intricatae* Quézel 1957

* *Poo-Veronicetum repensis* Quézel 1957

* *Schoeno nigrici*-*Triglochinatum palustris* Quézel 1957

MONTIO FONTANAE-CARDAMINETEA AMARAE

Braun-Blanquet & Tüxen ex Braun-Blanquet 1948

— MONTIO-CARDAMINETALIA

Pawlowski in Pawlowski, Soko-lowski & Wallish 1928

— *Cardamino-Montion* Braun-Blanquet 1926

* *Sagino-Stellarietum uliginosae* Quézel 1957

— Autres groupements

* *Eryngio maroccanae*-*Orchidetum latifoliae* Nègre 1961

5. *Formations rupicoles*

Les formations rupicoles sont liées aux affleurements rocheux secs ou humides (falaises et grottes suintantes). Elles s'observent dans toutes les régions du pays, mais c'est surtout en zones montagneuses qu'elles se rencontrent le plus. 3 classes, 7 ordres, 10 alliances et 41 associations ou groupements y sont actuellement inventoriés.

ADIANTETEA CAPILLI-VENERIS

Braun-Blanquet in Braun-Blanquet, Roussine & Nègre 1952

— ADIANTETALIA CAPILLI-VENERIS

Braun-Blanquet ex Horvatič 1939

— *Adiantion capilli-veneris* Braun-Blanquet ex Horvatič 1939

* *Adianto-Hypericetum naudiniani* Deil 1996

* *Adianto-Hypericetum pubescentis* Varo Alcalá & Fernandez Casas 1970

* *Eucladio verticillati*-*Adiantetum capilli-veneris* Braun-Blanquet ex Horvatič 1934

* *Trachelio caerulei*-*Adiantetum capilli-veneris* Bolòs 1957

ASPLENIETEA TRICHOMANIS (Braun-Blanquet in Meier & Braun-Blanquet 1934) Oberdorfer 1977

— ASPLENIETALIA PETRARCHAE

Braun-Blanquet & Meier in Meier & Braun-Blanquet 1934

— *Campanulion velutinae* Martinez Parras & Peinado Lorca 1990

* *Soncho fragilis*-*Rhodanthemetum laouense* Deil 1994

* *Stachyo circinatae*-*Rhodanthemetum hosmarinse* Deil 1994

— *Poterion ancistroidis* Braun-Blanquet in Meier & Braun-Blanquet 1934 em. Deil & Galan de Mera 1996

- * *Campanulo oranensis-Poterietum ancistroidis* Daumas, Quézel & Santa 1952
 - * *Campanulo tlemcenencis-Teucrietum buxifolii* Daumas, Quézel & Santa 1952
 - * *Carallumetum munbyanae* Braun-Blanquet 1934 ex Daumas, Quézel & Santa 1952
 - * *Hypochaerido saldensis-Bupleuretum plantaginei* Pons & Quézel 1955
 - * *Penniseto asperifolii-Pancratietum saldense* Pons & Quézel 1955
 - * *Sedo Wilczekiani-Sonchetum masquindalii* Deil & Hammoumi 1997
 - * *Senecio cinerariae-Scabiosetum cartenniana* Pons & Quézel 1955
- **Feerion angustifoliae** Deil & Galan de Mera 1996
- * *Nivelleo nivellei-Feerietum angustifoliae* Deil & Galan de Mera 1996

— **POTENTILLETALIA CAULESCENTIS**

Braun-Blanquet in Braun-Blanquet & Jenny 1926

— **Violion saxifragae** Quézel 1952

- * *Anthyllidetum warmieri* Quézel 1952
- * *Arenarietum dyris* Quézel 1952
- * *Arenarietum mairei* Quézel 1952
- * *Campanulo embergeri-Erodietum atlanticae* Quézel 1957
- * *Drabetum mariae-aliciae* (Quézel 1952) Deil & Galan de Mera 1996
- * *Drabetum oreadae* (Maire 1924) Quézel 1957
- * *Erigeronto celerieri-Valerianetum globulariifolii* Quézel 1957
- * *Gnaphalietum genevoisii* Quézel 1952
- * *Pitardietum coerulescentis* Quézel 1957
- * *Saxifragetum gausseni* Quézel 1952
- * *Saxifragetum maireanae-Phagnaletum platyphyllae* Quézel 1957
- * *Saxifragetum mesatlantici* Quézel 1957
- * *Sileno dyris-Silenetum boryi* Quézel 1957

— **PARIETARIETALIA** Rivas-Martínez ex Rivas Goday 1964

— **Parietario-Galion murale**

Rivas-Martínez ex Rivas Goday 1964

- * *Parietario mauritanicae-Ceratocapnetum heterocarphae* Martínez Parras 1982

— **COENO-SARCOCAPNETALIA**

Deil & Galan de Mera 1996

— **Rupicapnion africanae** Daumas, Quézel & Santa 1952

- * *Rupicapnetum africanae* Braun-Blanquet & Maire 1924
- * *Rupicapnetum mairei* Braun-Blanquet & Maire 1924
- * *Rupicapnetum oranensis* (Daumas, Quézel & Santa 1952) Deil & Galan de Mera 1996

— **Coeno-Sarcocapnion** Deil & Galan de Mera 1996

- * *Sarcocapnetum enneaphyllae* Rivas Goday 1941
- * *Sarcocapnetum (crassifoliae) speciosae* (Cuatrecasas 1929)

Esteve & Fernández-Casas 1971

- * *Sarcocapno crassifoliae-Erodietum tordylioidis* Daumas, Quézel & Santa 1952
- * *Sarcocapnetum atlanticae* Quézel 1952

— **TINGUARRETALIA SICULAE** DAUMAS, Quézel & Santa 1952

— **Celsio antiatlanticae-Aeonion arborescentis** Médail & Quézel 1999

- * *Davallio canariensis-Dracaenetum ajgal* Benabid & Cuzin 1997
- * *Jasonio antiatlanticae-Saturejetum argamietorum* Médail & Quézel 1999
- * *Scillo latifoliae-Saturejetum monanthae* Médail & Quézel 1999
- * *Teucrietum tananici* Médail & Quézel 1999

ANOMODONTOVITICULOSI-POLYPODIETEA CAMBRICI
Rivas-Martínez 1975

— **ANOMODONTO-POLYPODIETALIA** Bolòs & Vives in Bolòs 1957

— **Batramio-Polypodium serrati** Bolòs & Vives in Bolòs 1957

- * *Davallio canariensis-Sedetum (hirsuti) baetici* Deil 1994
- * *Selaginello-Anogrammetum leptophyllae* Molinier 1937

6. Formations aquatiques ou hygrophiles

Ce sont les formations les moins bien étudiées et les moins connues. Seuls 22 groupements sont cités dans la littérature, parmi lesquels 7 uniquement ont un rang confirmé d'association.

ISOETO DURIEUI-JUNCETEA BUFONII

Braun-Blanquet & Tüxen ex Westhoff, Dijk & Passchier 1946

— **ISOETALIA** Braun-Blanquet 1936 em. Rivas Goday 1970

- * *Sedo-Juncetum pygmae* Quézel 1957

— **Autres groupements**

Au Maroc occidental aride

- * *Juncus maritima-Taraxacetum getulae* Nègre 1959
- * *Tetragonolobo siliquae-Taraxacetum getulae* Nègre 1959
- * Association à *Carex divisa* Nègre 1959
- * Association à *Cladium mariscus* Nègre 1959
- * Association à *Festuca arundinacea* Nègre 1959
- * Association à *Heliosciadium nodiflorum* Nègre 1959
- * Association à *Isoetes velata* et *Marsilea pubescens* Nègre 1959
- * Association à *Juncus maritimus* et *Apium nodiflorum* Nègre 1959
- * Association à *Ranunculus aquatilis* et *Limosella aquatica* Nègre 1959
- * Association à *Scirpus lacuster* Nègre 1959
- * Association à *Scirpus maritimus* Nègre 1959
- * Association à *Tillaea vaillantii* et *Limosella aquatica* Nègre 1959
- * Association à *Trifolium subterraneum* Nègre 1959
- * Association à *Typha angustifolia* Nègre 1959

Au Moyen Atlas

- * *Ceratoneuro-Caricetum flavae* Nègre 1961
- * *Festucetum hystricis* Nègre 1961
- * *Myosuro-Convolvuletum* Nègre 1961
- * *Ranunculo-Poetum trivialis* Nègre 1961
- * Association à *Scirpus lacustris* Nègre 1961
- * Association à *Scutellaria orientalis* var. *demnatensis* Nègre 1961
- * Groupement à *Eleocharis palustris* Nègre 1961

7. Formations halo-gypsophiles

Il s'agit de milieux salés, continentaux ou subcôtiers. La flore dominante est à base de Chenopodiaceae (*Atriplex*, *Salsola*, *Sarcocornia*, *Suaeda*...), Frankeniaceae (un seul genre *Frankenia*), Plumbaginaceae (*Limonium* et *Limoniastrum*), Aizoaceae (*Aizoon* et *Mesembryanthemum*) et Poaceae (surtout *Puccinella*). Leur diversité est très importante ; on y compte actuellement pas moins de 96 associations ou groupements distribués entre 5 alliances, 4 ordres et 3 classes.

ATRIPLICETEA HALIMI Nègre 1959

- ATRIPLICETALIA HALIMI Nègre 1959
- SALSOLETALIA Nègre 1959

- * *Salsola vermiculatae-Trigonelletum anguinae* Nègre 1959

SALICORNIETEA / MESEMBRYANTHEMETEA sensu Nègre 1956

- * *Aeluropetum litoralis* Nègre 1956
- * *Frankenio-Koelpinietum linearis* Nègre 1956
- * *Lepturo-Suaedetum fruticosae* Nègre 1956
- * *Mesembryanthemo-Spergularietum diandrae* Nègre 1956
- * *Salicornio-Spergularietum sauvagei* Nègre 1956
- * *Suaedo-Limonietum ornati* Nègre 1956

SALICORNIETEA FRUTICOSAE

Br.-Bl & Tüxen ex A. & O. Bolòs 1950

— SALICORNIETALIA FRUTICOSAE Braun-Blanquet 1933

— **Salicornion fruticosae** Braun-Blanquet 1933

- * *Artemisio (coerulescentis) gallica-Sarcocornietum fruticosae* Bendaanoun 1991
- * *Astero (tripoli) pannonici-Inuletum crithmoidis* Bendaanoun 1991
- * *Astero (tripoli) pannonici-Sarcocornietum fruticosae* Bendaanoun 1991
- * *Bostrychio scorpioidis-Obionetum portulacoides* (Corillion 1953) Tüxen 1963
- * *Bostrychio scorpioidis-Sarcocornietum perennis* Bendaanoun 1991
- * *Cistancho phelipae-Sarcocornietum fruticosae* Gehu (1973) 1976
- * *Frankenio (corymbosae) genuinae-Sarcocornietum fruticosae* Bendaanoun 1991

- * *Frankenio (corymbosae) thymoidis-Sarcocornietum fruticosae* Bendaanoun 1991
- * *Frankenio laevis-Sarcocornietum perennis* Bendaanoun 1991
- * *Fuco axillaris-Sarcocornietum perennis* Bendaanoun 1991
- * *Inulo chritmoidis-Sarcocornietum fruticosae* Braun-Blanquet 1931
- * *Junco subulati-Sarcocornietum fruticosae* Bendaanoun 1991
- * *Limonio (cymuliferi) sebkhari-Sarcocornietum fruticosae* Bendaanoun 1991
- * *Limonio (delicatuli) leptostachydis-Sarcocornietum fruticosae* Bendaanoun 1991
- * *Limonio asparagoidis-Sarcocornietum fruticosae* Bendaanoun 1991
- * *Limonio ferulacei-Obionetum portulacoidis* Bendaanoun 1991
- * *Limonio gummiferae-Inuletum crithmoidis* Bendaanoun 1991
- * *Limonio gummiferae-Sarcocornietum fruticosae* Bendaanoun 1991
- * *Limonio vulgaris-Inuletum crithmoidis* Bendaanoun 1991
- * *Obionetum portulacoides* Abbayes & Corillion 1949
- * *Obiono portulacoidis-Puccinellietum maritimae* Géhu 1976
- * *Obiono portulacoidis-Sarcocornietum fruticosae* Bendaanoun 1991
- * *Obiono portulacoidis-Suaedetum perennantis* Bendaanoun 1991
- * *Phragmito altissimae-Sarcocornietum fruticosae* Bendaanoun 1991
- * *Puccinellietum maritimae* (Warming 1890) Christ. 1927, Braun-Blanquet & De Leeuw 1936
- * *Puccinellio fontqueri-Inuletum crithmoidis* Bendaanoun 1991
- * *Puccinellio fontqueri-Sarcocornietum fruticosae* Bendaanoun 1991
- * *Puccinellio fontqueri-Sarcocornietum perennis* Bendaanoun 1991
- * *Puccinellio fontqueri-Suaedetum perennantis* Bendaanoun 1991
- * *Puccinellio maritimae-Sarcocornietum fruticosae* (Arenes 1933) Gehu 1976
- * *Puccinellio maritimae-Sarcocornietum perennis* (Arenes 1933) Gehu 1976
- * *Puccinellio maritimae-Suaedetum perennantis* Bendaanoun 1991
- * *Sarcocornio alpini-Sarcocornietum fruticosae* Bendaanoun 1991
- * *Spergulario embergeri-Sarcocornietum perennis* Bendaanoun 1991
- * *Suaedetum perennantis* Bendaanoun 1991
- * *Suaedo perennantis-Sarcocornietum fruticosae* Bendaanoun 1991
- * *Triglochino maritimae-Sarcocornietum perennis* Bendaanoun 1991
- * *Zygophyllo fontanesii-Inuletum crithmoidis* Bendaanoun 1991
- * *Zygophyllo fontanesii-Obionetum portulacoidis* Bendaanoun 1991
- * *Zygophyllo fontanesii-Sarcocornietum fruticosae* Bendaanoun 1991

— **Arthrocnemion glauci** Rivas-Martinez & Costa 1984

- * *Cresso creticae-Sarcocornietum alpini* Bendaanoun 1991
- * *Frankenio (corymbosae) genuinae-Arthrocnemetum glauci* Bendaanoun 1991
- * *Frankenio (corymbosae) laxae-Arthrocnemetum glauci* Bendaanoun 1991
- * *Frankenio (corymbosae) leucanthae-Arthrocnemetum glauci* Bendaanoun 1991
- * *Frankenio laevis-Arthrocnemetum glauci* Bendaanoun 1991
- * *Frankenio pallidae-Arthrocnemetum glauci* Bendaanoun 1991
- * *Frankenio pulverulentae-Arthrocnemetum glauci* Bendaanoun 1991
- * *Hordeo maritimae-Arthrocnemetum glauci* Bendaanoun 1991
- * *Hordeo maritimae-Sarcocornietum alpini* Bendaanoun 1991
- * *Limonio (cymuliferi) sebkhari-Arthrocnemetum glauci* Bendaanoun 1991
- * *Limonio asparagoidis-Arthrocnemetum glauci* Bendaanoun 1991
- * *Limonio asparagoidis-Sarcocornietum alpini* Bendaanoun 1991
- * *Limonio ferulacei-Arthrocnemetum glauci* Bendaanoun 1991
- * *Limonio vulgaris-Arthrocnemetum glauci* Bendaanoun 1991
- * *Mesembryanthemo nodiflori -Arthrocnemetum glauci* Bendaanoun 1991
- * *Obiono portulacoidis-Arthrocnemetum glauci* Bendaanoun 1991
- * *Phragmito altissimae-Arthrocnemetum glauci* Bendaanoun 1991
- * *Phragmito humilis-Sarcocornietum alpini* Bendaanoun 1991
- * *Salicornio ramosissimae-Arthrocnemetum glauci* Brullo & Furnari 1976
- * *Sarcocornio alpini-Arthrocnemetum glauci* Bendaanoun 1991
- * *Sphenopo divaricati-Arthrocnemetum glauci* Braun-Blanquet (1928) 1933
- * *Tamarico boveanae-Sarcocornietum alpini* Bendaanoun 1991
- * *Tamarico boveano/malenconianae-Arthrocnemetum glauci* Bendaanoun 1991
- * *Tamarico lagunae-Sarcocornietum alpini* Bendaanoun 1991
- * *Zygophylletum fontanesii* Bendaanoun 1991
- * *Zygophyllo fontanesii-Arthrocnemetum glauci* Fernandez & Santos 1983
- * *Zygophyllo fontanesii-Limonietum ferulacei* Bendaanoun 1991

— **Limoniastrion monopetali** Pignatti 1954

- * *Artemisio (coerulescentis) gallica-Limoniastrretum monopetali* Baudière & Simonneau & Voelckel 1976
- * *Arthrocnemo glauci-Limoniastrretum monopetali* Bendaanoun 1991
- * *Limonio ferulacei-Limoniastrretum monopetali* Bendaanoun 1991
- * *Limonio lychnidifolii-Limoniastrretum monopetali* Braun-Blanquet 1952
- * *Limonio vulgaris-Limoniastrretum monopetali* Bendaanoun 1991
- * *Suaedo brevifoliae-Limoniastrretum monopetali* Bendaanoun 1991

* *Triglochino barrelieri-Limoniastrretum monopetali* Bendaanoun 1991

— **Suaedion braun-blanquetii** Braun-Blanquet & Bolòs 1958 corr. Rivas-Martinez, Bascones, Diaz, Fernandez Gonzalez & Loidi 1991

- * *Frankenio (corymbosae) laxae-Suaedetum brevifoliae* Bendaanoun 1991
- * *Frankenio (corymbosae) leucanthae-Suaedetum brevifoliae* Bendaanoun 1991
- * *Frankenio (corymbosae) thymoidis-Suaedetum brevifoliae* Bendaanoun 1991
- * *Frankenio intermediae-Suaedetum brevifoliae* Bendaanoun 1991
- * *Frankenio pulverulentae-Suaedetum brevifoliae* Bendaanoun 1991
- * *Limonio (delicatuli) leptostachydis-Suaedetum brevifoliae* Bendaanoun 1991
- * *Limonio asparagoidis-Suaedetum brevifoliae* Bendaanoun 1991
- * *Limonio ornati-Suaedetum brevifoliae* (Nègre 1960) Bendaanoun 1991
- * *Lycio intricatae-Suaedetum brevifoliae* Bendaanoun 1991
- * *Mesembryanthemo nodiflori-Suaedetum brevifoliae* Bendaanoun 1991
- * *Sarcocornio alpini-Suaedetum brevifoliae* Bendaanoun 1991
- * *Spergulario diandrae-Suaedetum brevifoliae* (Nègre 1960) Bendaanoun 1991
- * *Sphenopo divaricati-Suaedetum brevifoliae* (Braun-Blanquet & Bolòs 1958) Rivas-Martinez, Costa & al. 1983
- * *Tamarico specioso/boveanae-Suaedetum brevifoliae* Bendaanoun 1991

8. Formations côtières, lagunaires, estuariennes ou marines

90 associations ou groupements, appartenant à 19 alliances, 15 ordres et 12 classes, ont jusqu'à présent été identifiés au Maroc. Cette richesse évidente s'explique par la grande diversité des biotopes côtiers, manifestée spécialement par la multitude des substrats et les grandes variations de leurs régimes hydriques dans l'espace et dans le temps. Ces formations subissent presque partout une forte pression anthropique anarchique, ou contrôlée dans le cadre de nombreux programmes d'aménagement de zones littorales.

CRITHMO MARITIMI-STATICETEA MINUTAE

Braun-Blanquet in Braun-Blanquet, Roussine & Nègre 1952

— **CRITHMO-STATICETALIA** Molinier 1934

— **Crithmo-Daucion halophili** Rivas-Martinez, Lousa, Diaz, Fernandez Gonzalez & Costa 1990

- * *Astidamio latifoliae-Chenoleetum tomentosae* Gehu & Biondi 1998

- * *Frankenio laevis-Zygophylletum fontanesi* Gehu & Biondi 1998
- * *Leontodonto tingitani-Reichardietum picroides* Deil 1994
- * *Limonietum emarginati* Asensi 1984
- * *Limonio mucronati-Astidamietum latifoliae* Gehu & Biondi 1998

CAKILETEA MARITIMAE

Tüxen & Preising ex Braun-Blanquet & Tüxen 1952

— CAKILETALIA INTEGRIFOLIAE

Tüxen *in* Braun-Blanquet & Tüxen 1952 corr. Rivas-Martinez, Costa & Loidi 1992

— Cakilion maritimae Pignatti 1954

- * *Cakiletum susicae* Géhu & Biondi 1996
- * *Salsolo kali-Cakiletum maritimae* Costa & Mansanet 1981

AMMOPHILETEA AUSTRALIS

Braun-Blanquet & Tüxen ex Westhoff, Dijk & Passchier 1946

— AMMOPHILETALIA AUSTRALIS Braun-Blanquet 1933

— Ammophilion australis Braun-Blanquet 1921 corr. Rivas-Martinez, Costa & Izco *in* Rivas-Martinez, Lousa, Diaz, Fernandez Gonzalez & Costa 1990

- * *Cypero kali-Euphorbietum paraliae* Sunding 1972
- * *Loto cretici-Elymetum farcti* Géhu & Sadki 1995
- * *Otantho maritimae-Ammophiletum australis* Géhu & Tüxen 1975
- * *Polycarpaeo niveae-Ammophiletum australis* Géhu & Biondi 1996
- * *Polycarpaeo niveae-Crucianelletum maritimae* Géhu & Biondi 1996
- * *Polycarpaeo niveae-Elymetum farcti* Géhu & Biondi 1996
- * *Polycarpaeo niveae-Sporobolietum arenarii* Géhu & Biondi 1996
- * *Zygophyllo waterlotii-Euphorbietum paraliae* Géhu & Biondi 1996

— ZYGOPHYLLO-POLYCARPETALIA NIVEAE Santos 1977

— Ononido ramosissimae-Polycarpion niveae Biondi, Allegranza, Taffetani & Wildpret 1994

- * *Cypero kali-Polycarpaeetum niveae* Géhu & Biondi 1996
- * *Frankenio corymbosae-Ononidetum ramosissimae* Géhu & Biondi 1996
- * *Polycarpaeo niveae-Bubonietum imbricati* Géhu & Biondi 1996
- * *Polycarpaeo niveae-Helichrysetum* Géhu & Biondi 1996
- * *Polycarpaeo niveae-Lotetum pseudoretici* Géhu & Biondi 1996

PEGANO HARMALAE-SALSOLETEA VERMICULATAE

Braun-Blanquet & Bolòs 1958

— CHENOLETALIA TOMENTOSAE Sundig 1972

— Traganion moquinii Sunding 1972 *em* Rivas-Martinez, Wildpret, del Arco, Rodriguez, Pérez, Garcia-Gallo,

Acebes, Diaz & Fernandez Gonzalez 1993

- * *Frankenio ericifoliae-Traganetum moquinii* Bendaanoun 1991
- * *Traganetum moquinii* Sunding 1972

— SALSOLO-NITRARIETALIA Quézel 1965

— Limoniastro-Nitrarion Braun-Blanquet 1949

- * *Lycio intricati-Rhusetum albidi* Géhu & Biondi 1996
- * *Lycio intricati-Retametum monospermae* Géhu & Biondi 1996

— Limoniastro-Zygophyllion Quézel 1965

- * *Limoniastro-Nitrarietum retusae* Quézel 1965

— Autres groupements

- * *Artemisio reptantis-Salsoletum longifoliae* Bendaanoun 1991
- * *Frankenio (corymbosae) gracilis-Suaedetum longifoliae* Bendaanoun 1991
- * *Frankenio (corymbosae) gracilis-Atriplicetum halimi* Bendaanoun 1991
- * *Lycio intricati-Salsoletum longifoliae* Bendaanoun 1991
- * *Plantago litardieri-Atriplicetum malvanae* Bendaanoun 1991
- * *Spergulario fimbriatae-Frankenietum velutinae* Bendaanoun 1991
- * *Spergulario fimbriatae-Suaedetum longifoliae* Bendaanoun 1991

HELIANTHEMETEA GUTTATI

(Braun-Blanquet ex Rivas-Goday 1958) Rivas-Goday & Rivas-Martinez 1963

— MALCOLMIETALIA Rivas Goday 1958

— Ononidion tournefortii Géhu & Biondi 1996

- * *Cypero kali-Ononidetum tournefortii* Wildpret & al. 1983
- * *Euphorbio paraliae-Ononidetum tournefortii* Géhu & Biondi 1996

THERO-SALICORNIETEA STRICTAE

Tüxen *in* Tüxen & Oberdorfer 1958

- * *Arthrocnemum glauci-Salicornietum ramosissimae* Brullo & Furnari 1976
- * *Salicornietum ramosissimae* J.M. Géhu, J. Géhu & Caron 1978
- * *Salicornietum strictae* Christiansen 1955

NERIO OLEANDRI-TAMARICETEA AFRICANAE

Braun-Blanquet & Bolòs 1958

— TAMARICETALIA AFRICANAE

Braun-Blanquet & Bolòs 1958 *em*. Izco, Fernandez-Gonzalez & Molina 1984

— Tamaricion africanae Braun-Blanquet & Bolòs 1958

- * *Phragmites altissimae-Tamaricetum africanae* Bendaanoun 1991
- * *Sarcocornio alpini-Tamaricetum africano/lagunae* Bendaanoun 1991
- * *Scirpo compacti-Tamaricetum africanae* Bendaanoun 1991
- * *Spartino (juncea) patentis-Tamaricetum africanae* Bendaanoun 1991

— **Tamaricion boveano-canariensis**

Izco, Fernandez-Gonzalez & Molina 1984

* *Inulo crithmoidis*-*Tamaricetum boveano/africanae* Izco et al. 1984 em. Bendaanoun 1991

* *Sarcocornio alpini*-*Tamaricetum boveano/africanae* Bendaanoun 1991

— **Tamaricion boveano-malenconianae** Bendaanoun 1991

* *Arthrocnemo glauci*-*Tamaricetum boveano/malenconianae* Bendaanoun 1991

* *Sarcocornio fruticosae*-*Tamaricetum boveano/malenconianae* Bendaanoun 1991

JUNCETEA MARITIMAE

Braun-Blanquet in Braun-Blanquet, Roussine & Nègre 1952

— **JUNCETALIA MARITIMAE** Braun-Blanquet ex Horvatič 1934

— **Juncion maritimae** Braun-Blanquet ex Horvatič 1934

* *Astero-Puccinellietum fasciculatae* (Beetink 1965) Géhu 1976

* *Cynodo hirsutissimi*-*Juncetum maritimi* Bendaanoun 1991

* *Frankenio (corymbosae) laxae*-*Juncetum maritimi* Bendaanoun 1991

* *Inulo crithmoidis*-*Juncetum acuti* Bendaanoun 1991

* *Limonio cymuliferi*-*Juncetum acuti* Bendaanoun 1991

* *Limonio ferulacei*-*Juncetum maritimi* Bendaanoun 1991

* *Samolo valerandi*-*Juncetum maritimi* Fukarek 1961

* *Spergulario (marginatae) angustatae*-*Juncetum maritimi* Bendaanoun 1991

* *Triglochino laxiflorae*-*Juncetum maritimi* Braun-Blanquet 1931

* *Triglochino mariitimi*-*Juncetum maritimi* Braun-Blanquet 1931

PHRAGMITO AUSTRALIS-CARICETEA ELATAE

Klika in Klika & Novak 1941

— **NASTURTIO-GLYCERIETALIA** Pignatti 1954

— **Glycerio-Sparganion**

Braun-Blanquet & Sissingh in Boer 1942

* *Trifolio micheliani*-*Oenanthetum fistulosae* Deil 1997

— **PHRAGMITETALIA** Koch 1926 em. Pignatti 1954

— **Phragmition communis**

Koch 1926 em. Braun-Blanquet 1931

* *Phragmitetum altissimae* (Chapman 1959) em. Bendaanoun 1991

* *Phragmito (australis) altissimae*-*Scirpetum lacustris* Tüxen & Preising 1942

* *Phragmito altissimae*-*Typhetum latifolio/angustifoliae* Bendaanoun 1991

* *Scirpetum lacustris* Bendaanoun 1991

* *Scirpetum maritimi* (Braun-Blanquet 1931) Tüxen 1937

* *Scirpetum tabernaemontani* Passarge 1964

* *Scirpo lacustris*-*Phragmitetum altissimae* Braun-Blanquet 1931

* *Scirpo lacustris*-*Typhetum latifolio/angustifoliae* Bendaanoun 1991

* *Tamarico (gallicae) lagunae*-*Phragmitetum altissimae* Bendaanoun 1991

* *Typhetum latifolio-angustifoliae* Bendaanoun 1991

* *Typho angustifoliae*-*Scirpetum lacustris* (Braun-Blanquet & Bolòs 1958) Rivas-Martinez 1966

— **MAGNOCARICETALIA ELATAE** Pignatti 1954

— **Magnocaricion elatae** Koch 1926

* *Cladietum marisci* (Allorge 1922) Zobrist 1939

— **SCIRPETALIA COMPACTI** Hejny in Holub & al. 1967 corr.

Rivas-Martinez, Costa, Castroviejo & Valdés 1980

— **Scirpion compacto-litoralis** Rivas-Martinez in Rivas-Martinez, Costa, Castroviejo & Valdés 1980

* *Crypsido aculeatae*-*Scirpetum compacti* Bendaanoun 1991

* *Cynodo hirsutissimi*-*Scirpetum (maritimi) compacti* Bendaanoun 1991

* *Paspalo vaginati*-*Scirpetum (maritimi) compacti* Bendaanoun 1991

* *Phragmito (australis) humilis*-*Scirpetum compacti* Bendaanoun 1991

* *Scirpetum (maritimi) compacti* (Van Langendonck 1931) Beetink 1957

ZOSTERETEA MARINAE Pignatti 1954

— **ZOSTERETALIA** Béguinot 1941 em. Tüxen & Oberdorfer 1958

— **Zosterion marinae** Christiansen 1934

* *Zosteretum marinae* (Børg. 1905) Harms 1936

* *Zosteretum noltii* Harms 1936

RUPPIETEA MARITIMAE Tüxen 1960

— **RUPPIETALIA MARITIMAE** Tüxen 1960

— **Ruppion maritimae** Braun-Blanquet ex Westhoff 1943

* *Ruppium maritimae* (Warm. 1906) Hocq. 1927

SPARTINETEA MARITIMAE Tüxen in Beetink 1962

— **SPARTINETALIA MARITIMAE** Conard 1935

— **Spartinion maritimae** Conard 1935

* *Bostrychio scorpioides*-*Spartinetum maritimae* Bendaanoun 1991

* *Bostrychio scorpioides*-*Spartinetum townsendii* Bendaanoun 1991

* *Fuco axillaris*-*Spartinetum maritimae* Bendaanoun 1991

* *Fuco vesiculosi*-*Spartinetum maritimae* Bendaanoun 1991

* *Spartinetum maritimae* (Emb. & Reg. 1926) Corillion 1953

* *Spartinetum townsendii* (Tansley 1939) Corillion 1953

* *Suaedo (maritimae) perennantis*-*Spartinetum townsendii* Bendaanoun 1991

— **Spartinion junceae** Bendaanoun 1991

* *Paspalo vaginati*-*Spartinetum densiflorae* Bendaanoun 1991

* *Spartinetum densiflorae* Rivas-Martinez 1980

- * *Spartinetum junceae patentis* Beeftink 1968 em. Bendaanoun 1991
- * *Spartinetum junciformis* Bendaanoun 1991
- * *Trigochino maritimi-Spartinetum junciformis* Bendaanoun 1991

— **Autres groupements**

- * *Bubonio imbricati-Centaureetum gentilii* Peltier 1982
- * *Chrysanthemo carinati-Senecietum gallici* Peltier 1982
- * *Ononido angustissimae-Helianthemetum confertae* Peltier 1982

9. Formations annuelles ou pérennes (incl. adventices, messicoles, rudérales)

Les groupements herbacés restent encore très peu étudiés au Maroc. Seules les plaines cultivées au nord-ouest des Atlas ont été plus ou moins investies. Ailleurs, tout reste à faire pour la connaissance phytosociologique de ces formations. Le nombre d'unités à décrire serait très important eu égard au nombre élevé enregistré actuellement : 81 associations ou groupements, 14 alliances, 14 ordres et 5 classes, sur une aire (soit celle des plaines indiquée ci-dessus) qui représente environ un dixième de la surface totale du pays.

TILAEETEA MUSCOSAE Nègre 1959

— **SPERGULARIETALIA FIMBRIATAE Nègre 1959**

- * *Plantagineto-Vagarietum legionarii* Nègre 1959
- * *Rumeceto bucephalophori-Plantaginetum coronopiae* Nègre 1959
- * *Tunico illyricae-Spergularietum fimbriatae* Nègre 1956

— **SPERGULARIETALIA PURPURAE Nègre 1959**

- * *Aizoo-Spergularietum rubrae* Nègre 1956
- * *Androcymbio-Iridetum sisyrynchiae* Nègre 1959
- * *Androcymbio-Notoceretum bicornae* Nègre 1959
- * *Artemisio-Plantaginetum ovatae* Nègre 1959
- * *Haloxyllo-Plantaginetum ovatae* Nègre 1959
- * *Lycio-Plantaginetum ovatae* Nègre 1959
- * *Notocero-Astragaletum maroccani* Nègre 1959
- * *Notocero-Plantaginetum ovatae* Nègre 1959
- * *Spergulario purpurae-Hannonietum hesperidae* Nègre 1959
- * *Stipo retortae-Notoceretum bicornae* Peltier 1982
- * *Stipo retortae-Resedetum myriospermae* Nègre 1959
- * *Stipo retortae-Silenetum adustae* Nègre 1959

NOTOCERETEA Nègre 1959

— **ORMENETALIA MIXTAE Nègre (1956) 1978**

- * *Bromo rigidi-Sclerosciadetum nodiflorae* Peltier 1982
- * *Calendulo arvensi-Matthioletum parviflorae* Nègre 1959
- * *Evacido pygmae-Leyseretum leyserioidis* Nègre 1959
- * *Iflogo spicati-Filagetum heteranthae* Nègre 1959
- * *Limonio beaumieranae-Malcolmietum broussonnetii* Peltier 1982

- * *Ormenio mixtae-Malcolmietum patulae* Nègre 1959

— **HALOXYLETALIA SCOPARIAE Nègre (1956) 1978**

- * *Haloxyllo scopariae-Erucetum longirostris* Nègre 1959
- * *Haloxyllo scopariae-Leyseretum leyserioidis* Nègre 1959
- * *Haloxyllo scopariae-Matthioletum parviflorae* Nègre 1959
- * *Haloxyllo scopariae-Spergularietum purpurae* Nègre 1959
- * *Iflogo spicati-Aizoetum canariensis* Nègre 1959
- * *Iflogo spicati-Leyseretum leyserioidis* Nègre 1959
- * *Leysero-Mesembryanthemetum nodiflori* Nègre 1959
- * *Leysero-Salsoletum vermiculatae* Nègre 1959
- * *Notocero-Leyseretum leyserioidis* Nègre 1959
- * *Notocero-Mesembryanthemetum nodiflori* Nègre 1959
- * *Salvio aegyptiacae-Picridetum coronopifoliae* Nègre 1959

— **Autres groupements**

- * *Asterisco pygmae-Salsoletum sieberi* Nègre 1959
- * *Filago heteranthae-Calenduletum algeriense* Nègre 1959
- * *Haloxyllo scopariae-Aizoetum hispanicae* Nègre 1959
- * *Plantago ovatae-Calenduletum algeriense* Nègre 1959

CALENDULETEA ALGERIENSIS Nègre 1959

— **CHRYSANTHEMETALIA SEGETI Nègre 1959**

- * *Chrysanthemo segeti-Vaccarietum pyramidae* Nègre 1959

— **Ceratocnemion rapistroidis Nègre 1978**

(= *Calenduletalia algeriensis* Nègre 1959)

- * *Calendulo algeriensis-Psychetum stylosae* Nègre 1956
- * *Scolymo maculati-Rhagadioletum stellati* Nègre 1959

— **DIPLLOTAXIDETALIA ASSURGENTIS Nègre 1978**

— **Volutarion crupinoidis Nègre 1978**

- * *Anacyclo valentinae-Diplotaxetum tenuisiliquae* Nègre 1959
- * *Atriplo halimi-Calenduletum algeriensis* Nègre 1956
- * *Erucio sativae-Calenduletum algeriensis* Nègre 1959
- * *Fumario parviflorae-Diplotaxetum tenuisiliquae* Nègre 1959
- * *Iriso sisyrynchiae-Anabasetum aphyllae* Nègre 1956
- * *Lycio-Asparagetum stipularis* Nègre 1956
- * *Salsolo vermiculatae-Aizoetum hispanicae* Nègre 1959
- * *Salsolo vermiculatae-Frankenietum corymbosae* Nègre 1956

— **Vicion monanthae Nègre 1978**

- * *Hypeco pendulae-Silenetum vulgaris* Nègre 1959
- * *Vicio biflorae-Silenetum vulgaris* Nègre 1959

— **CLADANTHETALIA ARABICAE Nègre (1956) 1978**

- * *Aizoo hispanicae-Adonidetum dentatae* Nègre 1959
- * *Cladanto-Calenduletum algeriense* Nègre 1959
- * *Cladanto-Silenetum muscipulae* Nègre 1959
- * *Fumario densiflorae-Diplotaxetum virgatae* Nègre 1959
- * *Fumario densiflorae-Silenetum muscipulae* Nègre 1959
- * *Launaeo nudicauli-Volutarietum lipii* Peltier 1982
- * *Notocero-Calenduletum arvensis* Nègre 1959
- * *Notocero-Spergularietum purpureae* Nègre 1959

STELLARIETEA MEDIAE

- Tüxen, Lohmeyer & Preising ex Von Rochow 1951
(= *RUDERALI-SECALIETEA CEREALIS* Braun-Blanquet in Braun-Blanquet, Gajewski, Wraber & Walas 1936)
- **BROMETALIA RUBENTI-TECTORUM** (Rivas Goday & Rivas-Martinez 1963) Rivas-Martinez & Izco 1977
 - **CENTAUREETALIA CYANI** Tüxen 1950 ex Von Rochow 1951
(= *SECALIETALIA* Braun-Blanquet in Braun-Blanquet, Gajewski, Wraber & Walas 1936)
(= *APERETALIA SPICAE-VENTI* J. & R. Tüxen in Malato-Beliz, J. Tüxen & R. Tüxen 1960)
 - **Caucalion lappulae** Tüxen 1950 ex Von Rochow 1951
 - * *Cirsio acarnae-Isatisetum tinctoriae* (Nègre 1961) El Antri 1983
 - **Launeion nudicaulis** El Antri & Montégut in El Antri 1983
 - * *Psychino-Ceratocnemum rapistroidis* El Antri & Montégut in El Antri 1983
 - **Ridolfion segeti** (Nègre 1956) El Antri 1983
 - * *Capnophylletum peregrinae* El Antri & Montégut in El Antri 1983
 - * *Psoraleo americanae-Otospermetum glabri* El Antri 1983 em. Lastic 1989
 - * *Triguero-Convolvuletum gharbensis* El Antri & Montégut in El Antri 1983
 - **Rumio-Brassicion barrelieri** El Antri & Montégut in El Antri 1983
 - * *Ononido-Linarietum gharbensis* El Antri & Montégut in El Antri 1983
 - * *Sclerosciadetum nodiflori* (Braun-Blanquet & Maire) El Antri 1983
 - **Autres groupements**
 - * *Papavero rhoeas-Loeflingietum baeticae* Lastic 1989
 - **SOLANO NIGRI-POLYGONETALIA CONVULVULI** (Sissingh ex Westhoff *et al.* 1946) Bolòs 1962
 - **Diplotaxion eruroidis** Braun-Blanquet in Braun-Blanquet, Gajewski, Wraber & Walas 1936
 - * *Brachiarietum cruciformis* El Antri 1983
 - * *Oxalo cernuae-Cyperetum rotundii* El Antri 1983
 - * *Torylidetum arvenso-neglectae* El Antri 1983
 - **GERANIO PURPUREI-CARDAMINETALIA HIRSUTAE** Brullo in Brullo & Marceno 1985
 - **Valantio-Galion muralis** Brullo in Brullo & Marceno 1985
 - **Geranio pusilli-Anthriscion caucalidis** Rivas-Martinez 1978
 - * *Corydali heterocarphae-Succowietum balearicae* Daumas, Quézel & Santa 1952

- * *Geranio rotundifolii-Theligonetum cynocrambis* Rivas-Martinez 1978
- * *Mercurialidi ellipticae-Theligonetum cynocrambis* Peinado Lorca, Martinez Parras & Bartolomé 1986
- * *Parietario-Ceratocapnetum* Martinez Parras 1982

- **CHENOPODIETALIA MURALIS** Braun-Blanquet in Braun-Blanquet & al. 1936 em. Rivas-Martinez 1978
 - **Onopordion** Braun-Blanquet 1926
 - * *Malvetum sylvestris-subacaulis* Quézel 1952
 - **Chenopodium muralis** Braun-Blanquet in Braun-Blanquet, Gajewski, Wraber & Walas 1936
 - * *Oxalo pedis-caprae-Fumarietum capriolatae* Poli 1966 ex Nezdal 1988
- **URTICO-SCROPHULARIETALIA PEREGRINAE** Brullo in Brullo & Marceno 1985
 - **Allion triquetri** Bolòs 1957

THERO-BRACHYPODIETA RAMOSI

- Braun-Blanquet ex A. & O. Bolòs 1950
- **THERO-BRACHYPODIETALIA RAMOSI** Braun-Blanquet ex Molinier 1934
 - **Thero-Brachypodium ramosi** Braun-Blanquet 1925
 - * *Silenetum abieto-cuatrecasii* Quézel, Barbéro, Benabid, Loisel & Rivas-Martinez 1988
 - **Autres groupements**
 - * *Asphodelo tenuifoliae-Spergularietum albae* Nègre 1956
 - * *Centaureo pungensi-Cynodonetum dactyli* Nègre 1959
 - * *Chenopodio murali-Sonchetum maritimae* Peltier 1982

CONCLUSION

L'inventaire syntaxonomique du Maroc est certainement encore très incomplet. D'après la littérature disponible, seuls les milieux forestiers et préforestiers ont été relativement bien prospectés. Tous les autres types d'écosystèmes n'ont été abordés que très partiellement. Comparativement à des pays voisins, il reste sans doute beaucoup d'unités à décrire. Rivas Martinez *et al.* (1998) recensent 71 classes, 127 ordres et 362 alliances pour la Péninsule Ibérique et les îles Canaries. En France, un travail assez ancien (Guinochet & Vilmorin, 1973) donne la clé de pas moins de 47 classes, 67 ordres et 138 alliances. Rappelons que notre présent inventaire comprend 36 classes, 61 ordres et 87 alliances.

Il faut également signaler que pour un bon nombre d'associations, les valeurs phytosociologiques, écologiques et biogéographiques nécessitent encore d'être revues et

précisées. Les spécialistes ne manqueront pas non plus de relever que la plupart des unités n'ont pas été valablement publiées comme l'exige le code de nomenclature phytosociologique (Barkman *et al.*, 1986).

C'est dire que la phytosociologie au Maroc a besoin d'un nouveau départ pour subvenir à toutes ses lacunes et essayer de rattraper un retard malheureusement de plus en plus accusé. L'absence d'une synthèse à l'échelle nationale était certainement un handicap pour les chercheurs, nous espérons l'avoir enlevé par cette contribution. Il reste à souhaiter aussi une prise de conscience de l'urgence des recherches qui restent à faire et de leur utilité pour une bonne gestion de la biodiversité végétale du pays.

Références bibliographiques

- ABBAYES (DES) H. & R. CORILLION, 1949. L'*Obionetum* des halipèdes du Nord de la Bretagne. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 28 : 935-937.
- ACHHAL A., 1986. Étude phytosociologique et dendrométrique des écosystèmes forestiers du bassin du N'fiss. Thèse doct. d'État Univ. Aix-Marseille III, Marseille, 240 p. + annexes.
- AIDOU-DOUNIS, 1984. Contribution à la connaissance des groupements à sparte (*Lygeum spartum* L.) des Hauts Plateaux sud-oranais ; étude phytosociologique et syntaxonomique. Thèse doct. 3^e cycle, Univ. Alger.
- ALLORGE P., 1922. Les associations végétales du Vexin français. *Rev. Gén. Bot.*, 33 : 113-115.
- ARENES J., 1933. *Étude sur la végétation des côtes de la France I. La végétation littorale de la Baie de Bourgneuf*. Mirecourt, 242 p.
- ASENSI A., 1984. *Limonietum emarginati* (*Crithmo-Limonion*), nueva asociación para los sectores gaditano y Tingitano. *Doc. Phytosoc. N.S.*, 8 : 45-51.
- BAUDIÈRE A., P. SIMONNEAU & Ch. VOELCKEL, 1976. Les groupements à *Arthrocnemum glaucum* de la plaine du Roussillon. *Coll. Phytosoc. IV* (Les vases salées), 62-80.
- BARBÉRO M., BENABID A., QUÉZEL P., S. RIVAS-MARTINEZ & A. SANTOS, 1982. Contribution à l'étude des *Acacio-Arganietalia* du Maroc sud-occidental. *Doc. Phytosoc. N.S.*, 6 : 311-338.
- BARBÉRO M., R. LOISEL & P. QUÉZEL, 1974. Problèmes posés par l'interprétation phytosociologique des *Quercetea ilicis* et des *Quercetea pubescentis*. CNRS, Coll. intern. n° 235 : pp. 481-197.
- BARBÉRO M., QUÉZEL P. & RIVAS-MARTINEZ, 1981. Contribution à l'étude des groupements forestiers et préforestiers du Maroc. *Phytocoenologia* 9(3) : 311-412.
- BARKMAN J. J., J. MORAVEC & S. RAUSCHERT, 1986. Code de nomenclature phytosociologique. *Végétatio* 67 (3) : 174-195.
- BEEFTINK W.G., 1962. Conspectus of the phanerogamic salt plant communities in the Netherlands. *Biol. Jaarb.*, 1962 : 325-362.
- BENABID A. & M. FENNANE, 1994. Connaissances sur la végétation du Maroc : phytogéographie, phytosociologie et séries de végétation. *Lazaroa*, 14 : 21-97.
- BENABID A., 1988. Contribution à l'étude des groupements non forestiers du Moyen-Atlas central (Maroc). *Bull. Inst. Sci. Rabat*, 12 : 79-98.
- BENABID A. & F. Cuzin, 1997. Populations de dragonnier (*Dracaena draco* subsp. *ajgal*) au Maroc : valeurs taxinomique, biogéographique et phytosociologique. *C. R. Acad. Sci. Paris, Sci. de la vie*, 320 : 267-277.
- BENDAANOUN M., 1991. Étude écologique de la végétation halophile, halohygrophile et hygrophile des estuaires, lagunes, deltas et sebkhas du littoral atlantique et méditerranéen et du domaine continental du Maroc. Thèse doct. d'État, Univ. Aix-Marseille III, Marseille.
- BIONDI B., M. ALLEGREZZA, F. TAFFETANI & W. WILDPRET, 1994. La vegetazione delle coste basse sabbiose delle isole di Fuerteventura e lazarote (Isole Canarie). *Fitosociologia*, 27 : 107-121.
- BOLÒS O., 1957. De vegetatione valentina I. *Collect. Bot.*, 5(2) : 527-599.
- BOLÒS O., 1962. *El paisaje vegetal barcelonès*. Fac. Filosofia Letras, Catedra Ciudad de Barcelona, 192 pp.
- BOLÒS A. & O. BOLÒS, 1950. *Végétation de las comarcas barcelonenses. Descripción geobotánica y catálogo florístico*. Inst. Esp. Estud. Medit. Publ. Bot., Barcelona, 579 pp.
- BRAUN-BLANQUET J., 1931. Aperçu des groupements végétaux du Bas Languedoc. *Commun. Stat. Inst. Géobot. Médit. et Alpine (SIGMA)*, 9 : 35-40.
- BRAUN-BLANQUET J., 1933. *Prodrome des groupements végétaux, fasc. 1. (Ammophiletalia et Salicornietea)*. Montpellier, 23 pp.
- BRAUN-BLANQUET J., 1948. *La végétation alpine des Pyrénées orientales*. Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Barcelona.
- BRAUN-BLANQUET J., 1949. Übersicht der Pflanzengesellschaften Rätians III. *Végétatio*, 1 : 285-316.
- BRAUN-BLANQUET J., 1949. Übersicht der Pflanzengesellschaften Rätians IV. *Végétatio*, 2 : 20-37.
- BRAUN-BLANQUET J. & O. BOLÒS, 1958. Les groupements végétaux du bassin moyen de l'Ebre et leur dynamisme. *Anales Estac. Exp. Aula Dei*, 5 : 1-266.
- BRAUN-BLANQUET J., W. GAJEWSKI, M. WRABER & J. WALAS 1936. *Prodrome des groupements végétaux, fasc. 3. Groupements messicoles, culturaux et nitrophiles-rudéraux du cercle de végétation méditerranéen*. Comité Int. Prodr. Phytosoc., Montpellier, 37 p.
- BRAUN-BLANQUET J. & H. JENNY, 1926. Vegetations-Entwicklung und Bodenbildung in der alpinen Stufe der Zentralpen. *Denkschr. Schweiz. Naturf. Ges.*, 63 : I-VIII, 183-349.

- BRAUN-BLANQUET J., A.R. PINTO DA SILVA, A. ROZEIRA & F. FONTES, 1952. Résultats de deux excursions géobotaniques à travers le Portugal septentrional et moyen. I. Une incursion dans la Serra da Estrela. *Agron. Lusit.*, 14 (4) : 303-323.
- BRAUN-BLANQUET J., N. ROUSSINE & R. NÈGRE, 1952. *Les groupements végétaux de la France méditerranéenne*. CNRS, Montpellier. 297 pp.
- BRAUN-BLANQUET J. & R. TÜXEN, 1952. Irische Pflanz. *Veröff. Geobot. Inst. Rübel Zürich*, 25 : 222-421.
- BRULLO S. & C. MARCENO, 1985. Contributo alla conoscenza della vegetazione nitrofila della sicilia. *Coll. Phytosoc.*, 12 : 23-148.
- BRULLO S. & F. FURNARI, 1976. Les associazioni vegetali degli ambienti palustri costieri della Sicilia. *Not. Phytosoc.*, 11 : 1-43.
- CHRISTIANSEN W., 1934. Das pflanzengeographische und soziologische Vergalten der Salzpflanzen mit besonderer Berücksichtigung von Schleswig-Holstein. *Beitr. Biol. Pfl.*, 22 : 139-154.
- COQUILLARD P., 1982. Approche phytocéologique d'une enclave saharienne : le Taffilalet. Thèse Univ. Nice. 364 p. + annexes.
- CORILLION R., 1953. Les halipèdes du Nord de la Bretagne : Étude phytosociologique et phytogéographique. *Rev. Gén. Bot.* 60 : 609-775.
- COSTA M. & J. MANSANET, 1981. Les ecosistemas dunares Levantinos : La dehesa de la Albufera de Valencia. *Anales Jard. Bot. Madrid*, 37(2) : 277-299.
- DAUMAS P., P. QUÉZEL, S. & SANTA, 1952. Contribution à l'étude des groupements végétaux rupicoles d'Oranie. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique du Nord*, 43 : 186-202.
- DEIL U., 1984. Zur vegetation im Zentralen Rif (Nordmarokko). *Dissert. Bot.*, 74.
- DEIL U., 1989. Contribution à l'étude des groupements secondaires du Rif central (Maroc). Comparaison avec quelques séries de dégradation de la végétation ibérique. *Studia Botanica*, 8 : 79-90.
- DEIL U., 1996. *Adiantetetea* communities in the mediterranean area with general remarks about ecological scales within their habitats and about the saturation of plant. *Phytocoenologia*, 26(4) : 481-536.
- DEIL U., 1998. The class *Adiantetetea* in the Mediterranean area — A state of knowledge report. *Annali di Botanica*, 61(1) : 73-78.
- DEIL U., 1997. Vegetation cover and human impact. A comparison of the Almarchal region (Gibraltar) and the Tangier hinterland (Morocco). *Lagascalia*, 19 : 745-758.
- DEIL U., 1994. Felsgesellschaften beiderseits der Straße von Gibraltar. *Hoppea, Denkschr. Regensb. Bot. Ges.* 55, Honester-Festschrift, pp. 757-814.
- DEIL U. & A. GALAN DE MERA, 1996. Contribution à la connaissance de la phytosociologie et de la biogéographie des groupements rupicoles calcaires du Maroc. *Bull. Inst. Sci. Rabat*, 20 : 87-111.
- DEIL U. & M. HAMMOUMI, 1997. Contribution à l'étude des groupements rupicoles des Bokkoya (littoral du Rif central, Maroc). *Acta Bot. Malacitana*, 22 : 131-146.
- DEIL V., JACOB Kh. & H. MOSCHNER, 1988. Groupements écosociologiques messicoles de la Haute-Chaouia (Maroc) et valeur fourragère de quelques espèces. *Ann. A. N. P. P.*, 32 : 419-427, Dijon.
- EL ANTRI M., 1983. Approche synsystématique des groupements commensaux des cultures du Maroc. *Coll. Phytosoc. N. S.*, 12 : 283-311.
- ESTEVE CHUECA F. & FERNANDEZ CASAS J., 1971. De vegetacion baetica, I. *Cuad. Ci. Biol.*, 1 : 65-71.
- FENNANE M., 1988. Phytosociologie des tétraclinaies marocaines. *Bull. Inst. Sci. Rabat*, 12 : 99-148.
- FERNANDEZ M. & A. SANTOS, 1983. La vegetacion de litoral de Canarias I. *Arthrocnemetea. Lazaroa*, 5 : 143-155.
- FUKAREK F., 1961. *Die vegetation des Darss ihre Geschichte*. Pflanzensoziologie 12. G. Fischer, Stuttgart, 321 pp.
- GALAN DE MERA A. & J. A. VICENTE ORELLANA, 1997. Sobre las comunidades con *Poa bulbosa* (*Poaceae*) del Medio Atlas central (Marruecos). *Acta Bot. Malacitana*, 22 : 227-230.
- GÉHU J.M., 1976. Approche phytosociologique synthétique de la végétation des vases salées du littoral atlantique français (synsystématique et synchorologie). *Doc. Phytosoc.*, 4 : 395-462.
- GÉHU J.M. & E. BIONDI, 1998. Nature et limites de quelques végétations littorales de type macaronésien sur les côtes sud-occidentales du Maroc. *Acta Bot. Barc.*, 45 : 439-453.
- GÉHU J.M. & E. BIONDI, 1996. Apport à la connaissance de la végétation du littoral marocain sud-occidental : les communautés végétales psammophiles des dunes et placages sableux du Maroc macaronésien. *Bull. Soc. Bot. du Centre-Ouest, N. S.*, 27 : 179-214.
- GÉHU J.M., J. GÉHU & B. CARON, 1978. Les *Salicornietum emereci* et *ramosissimae* du littoral méditerranéen français. *Acta Bot. Malacitana*, 4 : 79-88.
- GÉHU J.M. & N. SADKI, 1995. Remarques de phytosociologie et de synchorologie comparée sur le littoral algérois. *Doc. Phytosoc. N.S.*, 15 : 341-357.
- GUINOCHET M. & R. DE VILMORIN, 1973. *Flore de France*, fasc. 1. CNRS., Paris, 366 p.
- HOLUB J., S. HEJNY, J. MORAVEC & R. NEUHAUSL, 1967. Ubersich der höheren vegetationseinheiten der Tschechoslowaki. *Rozpr. Cs. Akad. Véd. Ser. Math. Natur.*, 77(3) : 1-75.
- HORVATIĆ S., 1934. Flora i vegetacija otoka Paga. *Prirod. Istraz. Jugosl. Akad.* 19.
- HORVATIĆ S., 1939. Ubersicht der soziologischen Vegetationseinheiten der Quaterno-Insel Rab. *Periodoslovna Istria zivanja Jugosl. Akad. Zuan. i umjet*, sr. 22 : 1-96.
- IZCO J., F. FERNANDEZ CONZALEZ & A. MOLINA, 1984. El orden *Tamaricetalia* Br.-Bl. & Bolòs y su ampliacion con los tarayales hiperhalofilos. *Doc. Phytosoc. N.S.*, 8 : 377-392.

- KAABECHE M., 1996. La végétation steppique du Maghreb (Maroc, Algérie, Tunisie). Essai de synthèse phytosociologique par application des techniques numériques d'analyses. *Doc. Phytosoc.* N.S., 16 : 45-58.
- KLIKA J. & E. HADAC, 1944. Rostlinna spolocenstva Evropy (Plant communities of Central Europe). *Priroda*, 36 : 1-26.
- KLIKA J. & V. NOVAC, 1941. *Praktikum rostlinné sociologie, podoznalství, klimatologie a ekologie*. Praha.
- KOCH W., 1926. Die Vegetationseinheiten der Linthebene. *Nordostschwiz. Jb. St. Gall. Naturwiss. Ges.*, 61 : 1-134.
- LASTIC Y. P., 1989. *Les communautés adventices des cultures de la plaine du Gharb (Maroc)*. Dissertation Fakultät für Biologie, Chemie und Geowissenschaften der Universität Bayreuth. [en allemand]
- LEMEÉ G., 1953. Contribution à la connaissance phytosociologique des confins saharo-marocains. *Vegetatio*, 4 : 137-154.
- MALATO-BELIZ J., J. TÜXEN & R. TÜXEN, 1960. Zur systematik der unkrutgesellschaften der west und mitteleuropäischen wintergetreidefelder. *Mitt. flor.-soz. Arbeitsgem. N.F.*, 8 : 145-147.
- MARTINEZ PARRAS J.M., 1982. *Parietario mauritanicae - Ceratocarpum heterocarphae* ass. nova. *Anales Jard. Bot. Madrid*, 39 : 187-190.
- MARTINEZ PARRAS J.M. & M. PEINADO LORCA, 1990. Ensayo sobre la vegetación rupícola basofila de la clase *Asplenietea trichomanis* en la provincia chorológica bética. *Acta Bot. Malacitana*, 15 : 193-202.
- MÉDAIL F. & P. QUÉZEL, 1999. The phytogeographical significance of SW Morocco compared to the Canary Islands. *Plant Ecology*, 140 : 221-244.
- MOLINIER R., 1934. Études phytosociologiques et écologiques en Provence occidentale. *Ann. Mus. Hist. Nat. Marseille*, 27(1) : 1-273.
- NÈGRE R., 1978. Données phytosociologiques sur les associations thérophytiques du Maroc aride. *Coll. phytosoc. N. S.*, 6 : 23-32.
- NÈGRE R., 1952. Les associations végétales du jbel Saa (Moyen Atlas d'Itzer). *Bull. Soc. Sci. Nat. Maroc*, 32 : 139-165.
- NÈGRE R. 1961 Les associations végétales du jbel Saa (2ème partie). *Bull. Soc. Sc. Nat. Phys. Maroc*, 41 : 19-62
- NÈGRE R., 1956. Recherches phytosociologiques sur le Sedd-El-Messjoun. *Trav. Inst. Sci. Chérif, Sér. Bot.*, 10 : 1-193.
- NÈGRE R., 1959. Recherches phytogéographiques sur l'étage de végétation méditerranéenne aride au Maroc occidental. *Trav. Inst. Sci. Chérif, Sér. Bot.*, 13 : 1-385.
- NÈGRE R., 1960. Les associations végétales du lac Zima. *Bull. Soc. Sci. Nat. Phys. Maroc*, 40 : 1-16. Rabat.
- NEZADAL W., 1988. *Unkrutgesellschaften der getreide und frühjahrshackfruchtkulturen (Stellaria mediae) im mediterranean Iberian*. Habill.-Schrift Naturwiss. Fak. II. Uni. Erlangen-Nürnberg.
- OBERDORFER E., 1977. *Süddeutsche Pflanzengesellschaften* Teil. I. G. Fischer, Stuttgart & New York, 311 pp.
- PASSARGE H., 1964. Über Pflanzengesellschaften der Moore in Lieberoser Endmoränengebiet. *Abhandl. u. Berichte des Naturk. Görlich.*, 39(1) : 1-26.
- PAWLOWSKI B., M. SOKOLOWSKI & K. WALLISH, 1928. Die Pflanznassoziationen des Tatra-Gebirges. VII. Teil. Die Pflanznassoziationen und die Flora des Morskie Oko-Tales. *Bull. Int. Acad. Polon. Sci., Cl. Sci. Math., Ser. B., Sci. Nat.* 1927, suppl. 2 : 205-272 + pl., carte.
- PEINADO LORCA M., MARTINEZ PARRAS J.M. & C. BARTOLOMÉ, 1986. Notas sobre vegetación nitrófila II : algunas novedades fitosociológicas en Andalucía. *Studia Botanica*, 5 : 53-69.
- PELTIER J. P., 1982. La végétation du bassin versant de l'oued Souss (Maroc). Thèse doctorat d'État, Univ. Scientifique et Médicale de Grenoble, Grenoble.
- PELTIER J.P. & F. MSANDA, 1995. Diversité et originalité de la steppe à *Euphorbia officinarum* subsp. *echinus* (Hooker fil. & Cosson) Vindt du sud-ouest marocain. *Feddes Repertorium*, 106 (3-4) : 215-229.
- PÉREZ LATORRE A. V., A. GALAN DE MERA, 1997. Datos sobre *Rupicapnion africanae* Br. Bl. & Maire et la subregion Mediterranea occidental. *Acta Bot. Malacitana*, 21 : 233-234.
- PIGNATTI S., 1954. Introduzione allo studio fitosociologico della pianura veneta orientale. *Archiv. Bot.*, 12(28) : 265-329 ; 13(29/1) : 1-25 ; 13(29/2) : 65-98 ; 13(29/3) : 129-174.
- PONS A. & P. QUÉZEL, 1955. Contribution à l'étude de la végétation des rochers maritimes du littoral de l'Algérie centrale et occidentale. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord*, 46 : 48-80.
- PREISING E., 1949. Nardo-Callunetea. *Mitt. Florist.-Soziol. Arbeitsgem. N. F.*, 1 : 82-94.
- QUANTIN A., 1935. L'évolution de la végétation à l'étage de la chaîne dans le Jura méridional. Thèse Paris. Comm. SIGMA, 37.
- QUÉZEL P., 1957. *Peuplement végétal des hautes montagnes de l'Afrique du Nord*. Encycl. Biol. Ecol. Lechevalier, Paris, 463 p.
- QUÉZEL P., 1952. Contribution à l'étude phytogéographique et phytosociologique du Grand Atlas calcaire. *Mém. Soc. Sci. Nat. Maroc*, 50 : 1-56.
- QUÉZEL P., 1965. *La végétation du Sahara, du Tchad à la Mauritanie*. G. Fisher, Stuttgart.
- QUÉZEL P. & BARBÉRO M., 1981. Contribution à l'étude des formations pré-steppiques à genévriers au Maroc. *Bol. Soc. Brot., Sér.2*, 53(2) : 1137-1160.
- QUÉZEL P. & BARBÉRO M., 1986. Aperçu syntaxinomique sur la connaissance actuelle de la classe des *Quercetea ilicis* au Maroc. *Ecol. Médit.*, 12(3-4) : 105-112.
- QUÉZEL P., BARBÉRO M. & BENABID A., 1987. Contribution à l'étude des groupements forestiers et préforestiers du Haut Atlas oriental (Maroc). *Ecol. Médit.*, 13(1-2) : 107-118.
- QUÉZEL P., BARBÉRO M., BENABID A. & RIVAS-MARTINEZ, 1992. Contribution à l'étude des groupements forestiers et pré-

- forestiers du Maroc oriental. *Studia botanica*, 10 : 57-90.
- QUÉZEL P., BARBÉRO M., BENABID A. & RIVAS-MARTINEZ, 1995. Les structures de végétations arborées à Acacia sur le revers méridional de l'Anti-Atlas et dans la vallée inférieure du Drâa (Maroc). *Phytocoenologia*, 25(2) : 279-304.
- QUÉZEL P., BARBÉRO M., BENABID A., LOISEL & RIVAS-MARTINEZ, 1992. Contribution à la connaissance des matorrals du Maroc oriental. *Phytocoenologia*, 21 (1/2) : 117-174.
- QUÉZEL P., BARBÉRO M., BENABID A., LOISEL R. & S. RIVAS-MARTINEZ, 1988. Contribution à l'étude des groupements préforestiers et des matorrals rifains. *Ecol. Médit.*, 14(1/2) : 77-122.
- QUÉZEL P., M. BARBÉRO, A. BENABID & S. RIVAS-MARTINEZ, 1994. Le passage de la végétation méditerranéenne à la végétation saharienne sur le revers méridional du Haut Atlas oriental (Maroc). *Phytocoenologia*, 22(4) : 537-582.
- RIVAS GODAY S., 1958. Nuevos ordenes y alianzas de *Helianthemetea annuae* Braun-Blanquet. *Anales Jard. Bot. Madrid*, 15 : 539-651.
- RIVAS GODAY S., 1964. *Végétation y florula de la cuenca extrema del Guadiana*. Publ. Diputac. Prov. Badajoz. 777 pp.
- RIVAS GODAY S., 1970. Revision de las comunidades hispanas de la clase *Isoeto Nanojuncetea*. *Anales Inst. Bot. Cavanilles*, 27 : 225-276.
- RIVAS GODAY S. & J. BORJA, F. ESTEVE CHUECA, F. GALIANO, A. RIGUAL & S. RIVAS-MARTINEZ, 1959. Contribucion al estudio de la *Quercetea ilicis* hispanica. *Anal. Inst. Bot. Cavanilles*, 17(2) : 285-414.
- RIVAS GODAY S. & M. LADERO, 1970. Pastizales cespitosos de *Poa bulbosa* L., origen, sucesion y sistematica. *Anal. Real. Acad. Farm. Madrid*, 36(2) : 139-181.
- RIVAS GODAY S. & S. RIVAS-MARTINEZ, 1963. *Estudio y clasificacion de los pastizales españoles*. Publ. Ministerion de Agricultura, Madrid.
- RIVAS-MARTINEZ S., 1966. Esquema de la vegetacion psamofila de las costas gaditanas. *Albareda Herrera Barcelona* : pp. 150-158.
- RIVAS-MARTINEZ S., 1975. La vegetacion de la clase *Quercetea ilicis* en Espana et Portugal. *Anales Inst. Bot. Cavanilles*, 31 : 205-259.
- RIVAS-MARTINEZ S., 1975. Mapa de la vegetacion de la provincia de Avilla. *Anales Inst. Bot. Cavanilles*, 32 : 1493-1556.
- RIVAS-MARTINEZ S., 1978. Sur la syntaxonomie des pelouses thérophytiques d'Europe occidentale. *Coll. Phytosoc.*, 6 : 55-71.
- RIVAS-MARTINEZ S., 1979. Brezales y jarales de Europa occidental (revision fitosociologica de las clases *Calluno-Ulicetea* y *Cisto-Lavanduletea*). *Lazaroo*, 1 : 5-127.
- RIVAS-MARTINEZ S., 1987. *Memoria del mapa de series de vegetacion de Espana 1:400 000*. Ministerio de Agric., Pesca y Alimentacion, ICONA. Madrid.
- RIVAS-MARTINEZ S., J. BASCONES, T.E. DIAZ, F. FERNANDEZ GONZALEZ & J. LOIDI 1991. La vegetacion de Pirineo occidental y Navarra. *Itinera Geobot.*, 5 : 5-456.
- RIVAS-MARTINEZ S. & M. COSTA, 1984. Sinopsis sintaxonomica de la clase *Arthrocnemetea* Br.-Bl. & R. Tx. 1943 en la Peninsula Iberica. *Doc. Phytosoc. N. S.*, 8 : 15-26.
- RIVAS-MARTINEZ S., M. COSTA, S. CASTROVIEJO & E. VALDÉS 1980. Vegetacion de Donana (Hueva, Espana). *Lazaroo*, 4 : 5-189.
- RIVAS-MARTINEZ S., M. COSTA & J. ITZCO, 1986. Sintaxonomia de la clase *Quercetea ilicis* en el Mediterraneo occidental. *Note Fitosoc.*, 19(2) : 71-98.
- RIVAS-MARTINEZ S., M. COSTA & J. LOIDI, 1992. La vegetacion de las islas Ibiza Formentera (Islas Baleares). *Itinera Geobot.*, 6 : 99-235.
- RIVAS-MARTINEZ S., M. COSTA *et al.*, 1983. *Sinopsis sintaxonomica de la clase Arthrocnemetea Braun Blaquet & Tüxen en la Peninsula Iberica. III Jornadas de Fitosociologia, la vegetacion litoral Valencia*, 26-28/9/1983.
- RIVAS-MARTINEZ S., T.E. DIAZ, J.A. FERNANDEZ PRIETO, J. LOIDI & A. PENAS 1991. *Festuco hystericis-Ononidetea striatae* y *Rosmarinetea officinalis*, clases de vegetacion independiantes. *Itinera Geobot.*, 5 : 505-516.
- RIVAS-MARTINEZ S., F. FERNANDEZ-GONZALEZ & J. LOIDI, 1998. Check-list of the high syntaxa of Spain and continental Portugal (Iberian Peninsula, Balearctic and Canary Islands). *Folia Bot. Madritensis*, 17 : 1-23.
- RIVAS-MARTINEZ S. & J. IZCO, 1977. Sobre la vegetacion terofitica subnitrofila mediterranea (*Brometalia rubenti-tectori*) *Anales Inst. Bot. Cavanilles*, 34(1) : 355-381.
- RIVAS-MARTINEZ S., M. LOUSA, T.E. DIAZ, F. FERNANDEZ GONZALEZ & J.C. COSTA, 1990. La vegetacion del sur Portugal (Sado, Alentejo y Algarve). *Itinera Geobot.*, 3 : 5-126.
- RIVAS-MARTINEZ S., W. WILDPRET, M. DEL ARCO, O. RODRIGUEZ, P.L. PÉREZ DE PAZ, A. GARCIA-GALLO, J.R. ACEBES, T.E. DIAZ & F. FERNANDEZ GONZALEZ 1993. Las comunidades vegetales de la Isla de Tenerife (Islas Canarias). *Itinera Geobot.*, 3 : 169-374.
- ROMO A., 1988. *Drabo lutescentis-Violetum minimae* ass. nov. del Gran Atlas central. *Acta Bot. Barcin.*, 37 : 331-334.
- SANTOS GUERRA A., 1977. *Ensayo sintaxonomico de la vegetacion de las Islas Canarias*. La Laguna. pp. 205-220.
- SUNDING P., 1972. The vegetation of Gran Canaria. *Skr. Norske Vidensk.-Akad. Oslo, Mat.-Naturvidensk. Kl.*, N.S. 29 : 1-186 + 53 tab.
- TANSLEY A.G., 1939. *The British islands and their vegetation*, 2 vol. Cambridge Univ. Press.
- TÜXEN R., 1937. Die Pflanzengesellschaften Nordwestdeutschlands. *Mitt. Florist.-Soziol. Arbeitsgem. Niedersachsen*, 3 : 1-170.
- TÜXEN R., 1960. Zur systematik der west und mitteliuropäischen Buchenzälder. *Bull. Inst. Agron. Stat. Rech. Gemblox*, H. S., 2 : 45-58.
- TÜXEN R., 1963. Kurze Anmerkungen zur Exkursion des Internationalen vereinigung für vegetationskunde. *Végétatio*, 11 : 395-400.

- TÜXEN R. & E. OBERDORFER, 1958. Die Pflanzenwelt Spaniens. II. Eurosiberische Phanerogamen-Gesellschaften Spaniens. *Veröff. Geobot. Inst. Rübel Zürich*, 32 : 1-328.
- TÜXEN R. & E. PREISING 1942. Grundbegriffe und methoden zum studium der wasser und sumpfpflanzengesellschaften. *Deutsche Wasserwirtschaft*, 37 : 10-17, 57-69.
- TREGUBOV V., 1963. Etude des groupements végétaux du Maroc oriental méditerranéen. *Bull. Mus. Hist. Nat. Marseille*, 23 : 121-196.
- VARO ALCALA J. & J. FERNANDEZ CASAS, 1970. Notas sobre algunas comunidades béticas con *Adiantum capillus-veneris* L. *Ars Pharm.*, 11 : 517-520.
- VLIEGER J., 1937. Aperçu sur les unités phytosociologiques supérieures des Pays-Bas. *Ned. Kruidk. Arch.*, 47 : 335-353.
- WESTHOFF V., J.W. DIJK & H. PASSCHIER, 1946. *Overzicht der plantengemeenschappen in Nederland*. B. W. Breughel, Amsterdam.
- ZERAIA L., 1981. Essai d'interprétation des données écologiques, phénologiques et de production subéro-ligneuse dans les forêts de chêne liège de Provence cristalline et d'Algérie. Thèse doctorat d'État, Univ. Aix Marseille III, 367 p. + annexes.

Faits de conservation en Méditerranée

Mediterranean Conservation News

The Argentine ant invasion and the new ant services for Mediterranean myrmecochores

Biotic invasions are one of the components of the Global Change and one of major threat for Mediterranean ecosystems. The process starts when organism are transported to new localities from their natives habitats and its spread can lead to changes in biodiversity and functioning of ecosystems. In the Iberian Peninsula 12 exotic ant species have been detected, of which two are invasive species: *Linepithema humile*, the Argentine ant, and *Lasius neglectus*. The Argentine ant, native to South America, has spread into areas with Mediterranean-type climates throughout the world and decimated native ant faunas. Due to their ubiquity in terrestrial ecosystems and feeding habits, ants are frequently involved in seed dynamics and many examples of ant-mediated seed dispersal (myrmecochory) have been described in various ecosystems around the world. Variation in the composition of a local ant assemblage can generate variation in the overall balance between seed predation and seed dispersal for a given plant species. The seed dispersal process of six Mediterranean myrmecochores is influenced by the Argentine ant presence. Observations made in Mediterranean cork-oak secondary forest (Gavarres Massif, Catalanian, NE Spain) gave some interesting results. In our study we observed a total displacement of all native ant species involved in seed dispersal of the six Mediterranean myrmecochores we studied. The seed removal by ants in vertebrate exclusions trials was the same in the invaded and non-invaded zones. It was an unexpected result. We document that *L. humile* can provide true seed dispersal. It is thus possible that *L. humile* could partially replace the services provided by native ants to myrmecochorous seeds, although perhaps not at the levels of seed dispersal by ants that existed before invasion. However, seed dispersal process is a process, not a single event, and a total replacement of services is possible if the iteration of contacts (ant workers and seeds) finally results in similar numbers of seeds reaching nests.

For more information read:

— GÓMEZ, C. & OLIVERAS, J. 2003. Can the Argentine ant (*Linepithema humile* Mayr) replace native ants in myrmecochory? *Acta Oecologica* 24: 47-53.

CRISANTO GÓMEZ and JORDI OLIVERAS
Departament de Ciències Ambientals.
Universitat de Girona.
Campus de Montilivi. 17071-Girona. Spain.
e-mail: crisanto.gomez@udg.es

Orthopterans and vultures, living together in the Mediterranean

Dadia Reserve – a paradise for raptors and birdwatchers! Thirty-six out of the 38 species of European species of eagles, vultures, hawks and falcons glide over a beautiful and natural forested area of Aegean pinewoods (*Pinus brutia*), in Evros area, in N.E Greece. The Reserve hosts one of the two remnant European colonies of black vulture (*Aegypius monachus*) (Fig. 1). Black vultures breed mainly inside the forested (84% forest cover) core areas (7.290 ha), where Aegean pinewoods are the main vegetation type and less in the buffer zone (35.170ha), where forests are less extended (72% forest cover) and oakwoods are mostly encountered. Under a frame of a Ph.D. study focusing on the biodiversity of the forest, we studied the Orthoptera fauna of the Reserve (Kati et al., 2003) and we recorded 39 species, including *Paranocarodes chopardi*, an apterous rare pamphagid species (Fig. 2). The open thermophilous oak woodlands with grassy substrate or undergrowth of scrubs and the rural mosaics, consisting of small plots separated by grasses, hedges and tree lines host the richest fauna of orthopterans. These sites together with a site of serpentine grassland form a complementary network of six sites, where all Orthoptera species are represented. On the contrary, shaded forests have no conservation value for Orthoptera, as they host no species or just generalist species, and they are not included in the complementary network. Shade, humidity, and the existence of bushes are the three most pronounced environmental factors regulating Orthoptera distribution in the Reserve. Surprisingly, the extended Aegean pinewoods, an important habitat for the conservation of the black vulture nests, has no real conservation value for the Orthoptera fauna. We found that the buffer zone of the Reserve is more important than the strictly protected zones. Therefore, «what is good for black vulture is not good for Orthoptera». What does it mean in practice? Black vulture is an endangered species and the emblem of the Reserve; current management policy focuses and should continue to focus on the conservation of black vulture and raptors. However, it should be understood that ecosystem health and the rich local biodiversity are the factors that support their high populations and guarantee their long-term survival. Our results open new perspectives in the conservation management of the Reserve, giving to the buffer zone an important role for the maintenance of local biodiversity. Current management for the conservation of raptors is in general compatible with the conservation of Orthoptera, since it involves the maintenance of forest openings as hunting biotopes of several species of birds of prey. In other words, «what we do right for raptors is also good for Orthoptera». Our study suggests apart from the maintenance of forest clea-

rings, the maintenance of forest heterogeneity and the enhancement of periodical livestock grazing, as management practices for the benefit of the Reserve Orthoptera fauna. The question that arises next is «what is good for Orthoptera is also good for orchids, for amphibians, for reptiles, for woody plants or for passerine birds?» and vice versa. This big issue on biodiversity indicators is going to be discussed soon (Kati et al. *under revision*), in order to shed new light on the conservation management of this wonderful area of the Mediterranean.

For more information, read:

— Vassiliki K., Dufrêne M., Legakis A., Grill A. and Lebrun P. Conservation management for Orthoptera in the Dadia reserve, Greece. *Biological Conservation*, *in press*.

VASSILIKI KATI

University of Ioannina, Department of Environmental and Natural Resources Management.

Seferi 2, 30100 Agrinio, Greece. vkati@cc.uoi.gr

Studying the diet of an insular herbivorous endemic pigeon by microhistological methods: implications for conservation

The Madeira Laurel Pigeon (*Columba trocaz*) is mainly restricted to the laurel forest areas located in the northern slopes of this island. Since its discovery in 1420, much of this relict forest has been cleared for agriculture and timber use. Nowadays, the laurel forest with 15 000 ha (about 20% of the total 737 km² of the island surface) is well protected by Nature Reserves. Although most of the pigeon population, estimated as 8,400 birds, is included within these areas, this species is threatened due to illegal hunting and poisoning.

The knowledge of some important biological aspects, nowadays poorly documented, as the food spectrum and its seasonal pattern variation, is basic for conservation and management of threatened species. The status of this pigeon as an island endemic bird requires that this basic information be obtained by applying non damaging methods. Most of the pigeons' diet in the world has been obtained by direct observation and it is subject to significant observational bias. According to this, we decided to use a microhistological analysis of faecal samples, a typical method used in herbivorous mammals, which may allow less biased quantification of the diet. This technique is based on the resistance of plant epidermal tissues after the digestion by the herbivore species and it requires a complete reference collection of leaves, stems, flowers and fruits for the main plant species present in the laurel forest (about 140).

Our aim was to study the composition and seasonal pattern of the diet of the Madeira Laurel Pigeon in relation to the availability of their native fruit resources in the laurel forest, and confirm the pigeon's role as seed disperser or predispersal seed predator, depending on the digestive treatment of seeds of each plant species. Furthermore, we evaluated the reliability of the microhistological methods for these kinds of studies.

The study took place in Ribeira da Janela (from spring 1996 through winter 1997), a well preserved laurel forest area (≈ 3366

ha) located in the north-western part of the Madeira Island (33°10' N, 15°50' W) where we collected a total of 224 faecal samples (Oliveira et al., 2002). Total percentage of optical fields ($n = 50$ per sample, at 10x magnification of microscope) containing a food type and their occurrence in the faecal samples were used to quantify the diet. Furthermore, fruit production from the five main tree species of the forest was assessed by the mean number of fruits per ha of foliage cover of each species and the proportion of trees with fruits.

The diet of the Madeira Laurel Pigeon included over 33 plant species. This bird is largely frugivorous, especially in autumn and winter, coinciding with the highest abundance of the main fruit species in the laurel forest. *Ocotea foetens*, *Laurus azorica* and *Persea indica* (basically fruits) were used in proportion to their importance, dominance and density in the forest, while *Ilex canariensis* (fruits and leaves) has a patchy distribution in the Madeira laurel forest. However, in the drier seasons (spring and summer), leaves and flowers of shrubs and herbs particularly, were the most consumed resources. These results showed that Madeira Laurel Pigeon behaved as an opportunistic bird, using available food items. The varied vegetarian diet composition has also been described for other insular forest fruit pigeons, such as the Chatham Island Pigeon, Henderson Island Fruit Dove, Bolle's Laurel and White-tailed Pigeon.

According to the external state of seeds found in the samples, the Madeira Laurel Pigeon acted as seed disperser of *Ilex canariensis*, *Myrica faya*, *Visnea mocanera*, *Ocotea foetens* and *Apollonias barbujana*, and as seed predator of *Persea indica* and especially from *Laurus azorica*. This differential digestive treatment of seeds by the pigeons could influence the composition and structure of laurel forest, which suggest an evolutionary relationship between this vulnerable endemic bird species and their unique forest habitat. Moreover, the presence of shrubs and herbaceous plants in the diet indicated that pigeons feed on the ground and at the edges of the forest. So, conservation of the species depends on preserving all habitat types required to meet their resource needs throughout the year. The diet detailed information presented here may help to understand the food needs of these pigeons in the laurel forest, their movements and habitat use.

Finally, we suggest that the microhistological techniques provide an acceptable level of accuracy, that they are appropriate for the study of herbivorous pigeon diet, and that they may be extensible to other bird species that consume abundant plant food.

For more information read:

— OLIVEIRA P., MARRERO P. & NOGALES M., 2002.

Diet of the endemic Madeira Laurel Pigeon and fruit resources availability: a study using microhistological analyses.

Condor 104: 811-822.

PATRICIA MARRERO¹, MANUEL NOGALES¹ & PAULO OLIVEIRA²

1. Departamento de Biología Animal (Zoología), Universidad de La Laguna, 38206, Tenerife, Canary Islands, Spain. e-mail: mnogales@ull.es

2. Serviço do Parque Natural da Madeira, Quinta Bom Sucesso, Caminho do Meio, 9050 Funchal, Madeira, Portugal.

Conservation of priority habitats in the Valencian community, Spain (Project life99 NAT/E/006417)

This project, developed between July 1999 and December 2003, deals with experimental practices to conserve selected plots of 17 priority habitats of the Directive 92/43/CEE, through 38 Sites of Community Interest (SCIs) of the network Natura 2000, in the Valencian Community – provinces of Castellon, Valencia and Alicante, Spain –. The project combines in situ conservation activities – reinforcements or reintroductions of endangered plants, experimental plantations of structural and flagship species – with ex situ practices -plant production, in vitro germination and/or micropropagation, germplasm banks-, legal protection measures, and educational activities and infrastructures. Its budget reaches 1.382.328 €, co-financed by the European Commission (65%) and the Generalitat Valenciana (35%).

The main objective is to establish successful protocols for plant conservation and vegetation restoration, under scientific and technical advice, fitting those 17 priority habitats: Coastal lagoons, Salt steppes (*Limnietalia*), Gypsum steppes (*Gypsophiletalia*), Dune juniper thickets, Wooded dunes with *Pinus* spp., Mediterranean temporary ponds, Matorral with *Ziziphus*, Matorral with *Laurus*, Karstic-calcareous grasslands, Important orchid sites, Pseudosteppes with grasses and annuals (*Thero-Brachypodietea*), Petrifying springs with tufa formation (*Cratoneurion*), Calcareous fens with *Cladium mariscus*, *Tilio-Acerion* ravine forests, Mediterranean pine forests with endemic black pines, Endemic Mediterranean forests with *Juniperus* spp., and *Taxus baccata* woods. Some long-term discusses problems – i.e., how to plant rupicolous species? – try to be analyzed and solved if possible. Simultaneously, equilibrated solutions to approximate the vision of plant conservation and ecological restoration techniques, are experienced and enhanced. For instance, the plantations to recovery of calcareous fens combines the use of structural or dominant species (*Cladium mariscus*, *Iris pseudacorus*, etc.), rare or protected plants at regional level (*Kosteletzkya pentacarpa*, *Hydrocotyle vulgaris*, etc.) and the reinforcement of populations for some endemic taxa (i.e., *Thalictrum maritimum*, *Centaurea dracunculifolia*, etc.).

The *in situ* actions are developed on 225 plots, over 996 hectares, and mainly consist of plantations using 200 native species – most of them never produced before –, after establishing their germination and cultivation protocols. Other parallel activities are developed in some representative plots: eradication of plant invaders (*Carpobrotus edulis*, *Ailanthus altissima*, *Robinia pseudoaccacia*, etc.), removal of trees coming from high-density prior reafforestations, clearcutting of pirophytic matorral, landmarking and signalisation for visitors, fencing for scientific long-term monitoring and so on. Simultaneously 38 outstanding zones, occupying 374 hectares, are designated as plant micro-reserves, a legal regime for site protection only existing in the Valencian Community (see LAGUNA, E. 2001. *The micro-reserves as a tool for conservation of threatened plants in Europe*. Nature and Environment series n° 121, Council of Europe), that was developed during the former project LIFE94 NAT/E/000766

'Establishment of a network of plant micro-reserves in the Valencian Community'. Since 1997, when the declaration of the first plant micro-reserves started in the region of Valencia, 202 sites have been legally protected, occupying 1.183 hectares, and holding at least 1 population of 85% of the Spanish endemic species living in the region; the Valencian Community houses one of the richest floristic patrimonies of Western Europe, holding 350 endemic plant species to Spain – 60 of them being exclusive Valencian endemics –.

Some experiences to involve local people in habitat restoration tasks have been developed, including popular plantations, activities agreed with conservationist NGOs, etc. The educational activities deals with the publication of 3 informative brochures, 1 poster, 1 book, 1 video, and the development of 1 technical workshop, 1 electronic conference – Microhabitats Forum – and 1 scientific congress – the First Spanish Congress on the Conservation Biology of Plants. In addition, two kinds of eco-educative infrastructures have been set up: 1 self-guided pathway to know the Valencian high-mountain priority habitats – 13 km long, in the Valencian side of Javalambre mountains –, and a set of educative rocky gardens made with rare, endangered and endemic plants. One of these rocky gardens is adapted to hold the visit of disabled people.

The project involves the activity of several research centres such as the IVIA (Instituto Valenciano de Investigaciones Agrarias) and the Botanical Garden of the University of Valencia, mainly working for the *ex situ* actions. Simultaneously, some entities and research units have developed studies on the monitoring of vegetation steps and evolution, using selected animal species – protected by the Directive of Habitats – as bioindicators; the most remarkable case involves the Valencian species of protected butterflies, *Graellsia isabelae*, *Euphydryas aurinia* and *Parnassius apollo*, whose presence and abundance can be linked to a good habitat conditions in several Mediterranean high-mountain ecosystems.

To develop this project, up to 12 biologists and specialists in ecological restoration have been partially or fully involved, working as technicians and several equipments have been purchased (1 car, 5 personnel computers and related hardware).

Emilio LAGUNA, Gabriel BALLESTER, Amparo OLIVARES, Luis SERRA, Patricia PÉREZ-ROVIRA, Vicente DELTORO, Joan PÉREZ-BOTELLA and Simón FOS.
Generalitat Valenciana, Conselleria de Medi Ambient.
Servicio de Conservación y Gestión de la Biodiversidad.
c/ Arquitecto Alfaro, 39. E-46011 Valencia. Spain.
webpage: <http://www.microhabitats.org>
e-mail: floraval@gva.es

Conservation value of salinas

Worldwide, intertidal habitats are threatened by human disturbance and sea level rise. The loss or degradation of these natural habitats could have major negative implications for many waterbirds that rely on intertidal areas during their annual migrations. Accordingly, it is vitally important to identify alternative wetlands that may supplement declining natural habitats.

Coastal salinas or salt pans are anthropogenic habitats used for obtaining salt by evaporation of seawater. Salinas occur in

large expanses in several geographical regions, extending over 100,000 in the Mediterranean basin. Although these anthropogenic habitats are secondary wetlands, they support nationally and internationally important populations of non-breeding waterbirds around the world. Despite this, the importance of salinas as feeding habitats relative to natural habitats is poorly understood.

In the case of shorebirds (Charadriiformes), recent research has demonstrated that salinas provide valuable winter feeding habitat for small-sized species, and therefore alleviate, in part, the loss of intertidal habitats in some wintering areas. Masero (2003) evaluated coastal salinas as feeding habitats relative to natural intertidal habitats by comparing time spent foraging, prey-size selection, and net energy intake rate of four overwintering small-sized shorebird species (Little Stint *Calidris minuta*, Sanderling *C. alba*, Dunlin *C. alpina*, and Curlew Sandpiper *C. ferruginea*) on intertidal mudflats and on adjacent salinas. Net energy intake rates (kJ min^{-1}) were significantly higher on the salina than on the intertidal mudflats in 60% of all comparisons. On average, salina contributed $25.2 \pm 24.2\%$ of daily consumption ($\text{kJ bird}^{-1} \text{ day}^{-1}$) in winter and $78.7 \pm 16.4\%$ of daily consumption in the pre-migration period. This study supports the idea that salinas are valuable buffer wetlands that may supplement declining natural habitat for migrating shorebirds. Salinas will become more critical to shorebirds as natural feeding habitats progressively decrease on coastal wetlands where salinas occur in large expanses, for example on Mediterranean coasts.

Unfortunately, the value of salinas is being threatened by loss due to changing economics driven world trade and competing land-uses. Salina loss has been especially extensive in the Mediterranean basin. Therefore, the most important conclusion of the Masero's study is that the conservation, restoration or enhancement of salinas at coastal wetlands is a viable approach to the conservation of shorebirds.

For more information, read:

— MASERO JA, 2003. Assessing alternative anthropogenic habitats for conserving waterbirds: salinas as buffer areas against the impact of natural habitat loss for shorebirds. *Biodiversity and Conservation* 12: 1157-1173.

José A. MASERO
Departamento de Biología
Facultad de Ciencias del Mar y Ambientales
Universidad de Cádiz
E-11510 Puerto Real
Spain
E-mail: joseantonio.masero@uca.es

Ten years of Spanish plant conservation

Plant conservation in Spain mainly rests on regional governments initiatives, which have funded (or co-funded together with the European LIFE programme) research and management projects on threatened flora, giving rise to a 'lift-up' in plant conservation during the last ten years. Nowadays, fourteen autonomous governments have approved their corresponding catalogues of protected flora, and most of them have also published updated 'Red Data' books.



Viola cazorlensis, an endemic plant from Andalusia, classified as vulnerable by IUCN (photo F. Médail).

The 'Threatened Flora Atlas' project, funded by the Spanish Ministry of Environment, is now in charge of covering certain lack of knowledge, mainly on extinct, critically endangered and endangered plant species. In the near future it will produce a new Spanish 'Red Data' book on vascular flora (covering about 500 taxa), preliminary results on population's viability analyses of forty species, a selection of critical areas for plant conservation and other public materials which will be 'hanged' on internet. Among other indirect results is the recent creation of the Spanish society of conservation biology of plants to join its nearly two hundreds participants.

Despite such encouraging panorama, some worrying coordination faults concerning management of endangered flora still appear, and the legal declaration of protected species has not giving rise to the correspondent recovery plans regulated by law.

In a recent paper published in *Biological Conservation* (see below), we reviewed the last decade of plant conservation in Spain and analyse those topics which would be considered their main pending tasks: to guarantee the continuity of research and management procedures, renew the legal frame and its categories of protection, add the cryptogamic flora to the process, etc.

For more informations, read:

— JUAN CARLOS MORENO SAIZ, FELIPE DOMÍNGUEZ LOZANO & HELIOS SAINZ OLLERO, 2003.

Recent progress in conservation of threatened Spanish vascular flora: a critical review. *Biological Conservation*, 113:419-431.

Corresponding author:

J.C. MORENO SAIZ,
Department of Biology (Botany).
Universidad Autónoma de Madrid. E-28049 Madrid.
E-mail: jcarlos.moreno@uam.es.

Factors influencing productivity in Bonelli's eagle *Hieraaetus fasciatus* in SE Spain

Bonelli's eagle (*Hieraaetus fasciatus*) populations have suffered a sharp decline over a great area of the Western Mediterranean region, although the southern populations of the Iberian Peninsula are not affected by this regression process. During the 1994-2001 period, we analysed the productivity of the Bonelli's eagle in relation to 26 variables that account for physiography, level of human presence, land-use, climate, laying date, and nest orientation, in the province of Granada (SE Spain), where a stable population exhibits the highest productivity value for the species in Europe (1.34 ± 0.76 ; $n = 150$). Of the variables characterising nesting cliffs and territories, the regression models identified productivity to be significantly correlated with cliff availability within territories and nest orientation. Ample cliff availability in territories appears to be advantageous, since this situation gives pairs the opportunity to choose the best nest-site orientation and to move if pairs are disturbed, displaced by another species, or if their first breeding attempts fails early, thereby favouring high productivity. In fact, nests in the preferred orientation (SE) had 35% higher productivity than those with non-preferred orientations, and preferred nest orientation correlated strongly with cliff availability. Higher productivity in the nest with the preferred orientation might be related to warmer conditions, since Bonelli's eagle is an accipitrid generally confined in fairly warm and dry regions, being the earliest breeder among all Mediterranean eagles.

The study area is largely mountainous, and thus Bonelli's eagle could change nesting sites upon undergoing human disturbance, but the lack of alternative nesting cliff in other less rugged regions might preclude higher productivity of the eagle. High productivity in the study area could offset the main problem for Bonelli's eagle conservation in Europe that is, high adult and preadult mortality. Actions required to ensure the recovery of neighbouring populations should focus on the preservation of ample cliff availability free of human disturbances and the reduction of preadult mortality in southeastern Spain. This would favour the restocking of the decreased northern populations by juvenile dispersion from the southern ones.

For more informations, read:

— ONTIVEROS, D. and PLEGUEZUELOS, J.M. 2003. Influence of climate on Bonelli's eagle (*Hieraaetus fasciatus* V. 1822) breeding success through the Western Mediterranean. *Journal of Biogeography*, 30(5): 755-760.

DIEGO ONTIVEROS and JUAN M. PLEGUEZUELOS

Address: Departamento de Biología Animal y Ecología, Facultad de Ciencias, Universidad de Granada, Granada, E-18071, Spain
E-mail: dontive@ugr.es

Conservation of European mink in Catalonia Project Life Nature LIFE 02 NAT/E/ 8604

The European mink (*Mustela lutreola*) is a small Carnivore with a semiacquatic life regime. Its natural distribution area is entirely European, and in past times occurred in a large area of

North and Central Europe. Since last century this species has gone through a deep extinction process that has caused its disappearance in almost every country of its former range. This dynamics has led the species to an extremely precarious world-wide situation and is now considered by the experts as one of the animals that will likely disappear from Earth the next decade, unless urgent measures are carried out.

Nowadays we only know of the existence of two relevant European mink populations in the world: the first one is a little and isolated nucleus settled in wet zones of North of Iberian Peninsula and Southwest France, it is the last one to survive within the European Union (the so called Western population); the second one, more important but through a huge and dramatic demographically and geographical decline, occurs in several areas Northwest of Moscow (Eastern population)

In the whole world, the "best" European mink populations according to its conservation state are located in the high basin of River Ebro (Spain) flowing across La Rioja, Basque country, Navarra and Castilla-Leon. In Catalonia, inhabits a very small and non stable population, with few animals. Spanish European mink population has maintained until recent dates an acceptable conservation state. However, several worrying aspects have been recently detected: its area has been invaded by feral populations of American mink (*Mustela vison*) spreading from adjacent regions; this foreign species is a very serious competitor that have caused the extinction of the European species in numerous countries during the last years. 30% of the European mink analysed in Spain gave a positive reaction to Aleutian Mink Disease Parvovirus (ADV).

The main goal of this LIFE Project is to try to preserve, in middle term, the European mink population settled in Spain, contributing to the spreading of European mink on the Ebro river ecosystem and, contributing to avoid its extinction in European Union. With it, we pursue the actuation on the following problems that threaten the species: Avoiding the spreading of American mink (*Mustela vison*) in Catalonia and, its settle in the Ebro basin, contributing to the creation of a stock of European mink to avoid its disappearance in the future, do applied investigation and reintroduction if required, controlling over pathologies, contamination and genetically decay, protecting its habitat (natural bank and aquatic vegetation) and contributing to a better social knowledge of the species and its problems.

These actuation work on aspects contained in the *Shock Plan for the Conservation of European mink in Spain*, carried out by the Spanish Environment Office and have been properly co-ordinated with the conservation measures promoted by the Autonomous Communities where the species occurs, making up an Actuation Program.

Contact : Jordi Ruiz Olmo
Generalitat de Catalunya
Departament de Medi Ambient
Servei de Protecció de la Fauna, Flora i Animals de Companyia
Dr. Roux, 80
08017 Barcelona, Spain
email: ajruiol@gencat.net

The LIFE Project “Conservation of Mediterranean temporary pools”

Mediterranean temporary pools are a priority biotope for the UE Habitat Directive ; these extremely vulnerable habitats also host many species included in Annexe II and IV. Their small size, patchy distribution and temporary flooding make them little attractive, and their ecological wealth often remains unsuspected. This limited interest adds up to the other important threats which they face :

- destruction through land-filling or drainage for agriculture or urban developments ;

- degradation through qualitative or quantitative changes in their hydrology (watershed management), or through negative vegetation successions linked to a change in management practises (removal of grazing).

Taking further its 1996-2000 integrated programme on the conservation of this habitat type in the Mediterranean, Tour du Valat Biological Station developed in partnership with over 12 partners a LIFE project for the conservation of this habitat type in France, which was accepted by the European Commission in July 1999. The project of ca. 1.1 Million Euros will last till mid-2004.

To act upon one site only would bear little meaning ; so the project is active in the three administrative French Mediterranean regions, and concerns 7 Natura 2000 sites (single pools or complexes of sites). Altogether, they represent a wide array of ecological and functional characteristics, threats, and conditions found in the wider Mediterranean area. The project mobilises many partners already involved in the conservation of these habitats. Its structure as a network will also contribute to a long-lasting conservation of temporary pools in the Mediterranean. The French Ministry of the Environment, the three Regions and the municipalities involved, as well as a number of local/regional NGOs and Conservancies, all contribute to this project, technically and/or financially.

While the general project objective is to contribute to the conservation of temporary pools in the Mediterranean, the specific objectives are to manage 7 sites (single pools or complexes) in order to conserve or reinforce their natural values, and to develop management methods for these habitats, and make them available for the wider Mediterranean area. The ongoing activities can be subdivided in 4 components:

1. On-site actions

- to develop management plans and preliminary studies on key biodiversity or hydrologic functioning,
- to buy ca. 80 ha on 3 sites,
- to run through contracts at least part of 4 of the sites,
- one-off and periodic habitat management actions on 5 sites (bush-clearing, protection against overgrazing...),
- continuous surveillance.

2. Cross-sites “integrated management” component

- an initial workshop for Mediterranean managers and scientists,
- development of management methods and tools adapted to the major management issues facing these pools,



The Catchéou Pond (bois de Palayson, Var), one of the most valuable temporary pool in siliceous Provence (photo F. Médail).

- technical assistance to site managers, including the production of a management guidebook,
- an international, final conference.

3. Cross-sites “public awareness” component

- development of boards and signposts at all sites,
- publication of a leaflets, a video, articles in local newspapers and specialized magazines...,
- on-site visits organized for the public, schoolchildren, etc.
- development of a “Mediterranean pools” educational kit for schoolchildren.

4. Coordination

Due to the number of partners, sites and co-funding bodies, the coordination is a vital and significant task.

Achievements

By mid-2003, after nearly 4 years of project, most of the activities have been done or initiated as planned, with one exception. Land buying was initially planned on more sites and a larger surface, and had to be cancelled/ reduced on several sites due to owners’ change of mind, or administrative problems. However, the project has no doubt contributed to a significant profile-raising for this little-known habitat, and many more actions have been launched consequently by various partners : the development of pool inventories in Corsica and (planned) in Languedoc ; a Ramsar resolution passed, requesting greater attention for this wetland type ; on-site projects funded on more pools ; specific attention given in the current National Plan for Wetlands in France...

Contact : Christian Perennou, Station Biologique de la Tour du Valat, Le Sambuc, 13200 Arles, France.
perennou@tourduvalat.org
<http://www.tourduvalat.org>

Wildlife at Risk! Cultural differences endanger conservation

Nature conservation is a far-sighted concept developed in affluent countries, but which most third-world countries can rarely afford, generally having other priorities. Hunting and gathering still provides the essential protein for many people in various poor countries, and is an integral part of their culture. Emigrants and guest workers arriving from poor to more affluent countries often bring with them customs that are not compatible with the conservation laws in their new home. For example, Italian and Greek immigrants to Australia after the Second World War were involved in the large-scale hunting of birds that is customary in many Mediterranean countries.

In Israel, all wildlife is protected by law, and hunting (only by license) is allowed of certain animals that are recognized as agricultural pests, and of several other species that are common. In the early 1990s Israel began bringing in agricultural workers from Thailand, and at present hosts about 22,000 such workers, mainly on 2-year contracts. The large majority are male, who have an excellent reputation for efficiency and hard work, and they are employed on most farms throughout the country. Most of these workers originate from the poor Isaan region in north-east Thailand, where the major source of income is from agriculture, supplemented by gathering and hunting of animals.

Illegal hunting and gathering of wildlife is wide-spread among Thai workers in Israel. The methods used include traps (mainly noose traps), hand-held catapults to hunt birds and reptiles, collection of slow-moving vertebrates and invertebrates as well as of bird eggs, and netting of fish, amphibians, reptiles, birds and mammals. At least 22 species of mammals, 22 species of birds, 7 species of reptiles, 3 species of amphibians and many species of fish, mollusks and other invertebrates, in addition to 6 species of domesticated mammals, have been found in traps laid by Thai workers or hunted otherwise by them. The number of traps in the country is estimated to be at least 43,000, but there are reasons to believe that this is an underestimation. Many of the traps had been infrequently checked, leaving the trapped animal to die after days of suffering in the hot sun, exposed to the elements and predators.

Although poaching by Thai workers is widespread, no study has been carried out to quantify its effect on a particular species. However, there are several examples suggesting that poaching may be having a serious and deleterious effect on certain species. The isolated population of the wild boar *Sus scrofa*, which inhabits an area south of the Dead Sea, numbered several hundred animals during the 1980s. It almost completely disappeared during the 1990s due to the common use of metal noose traps. During a three-year study of the wolf *Canis lupus* in the Golan, 18 animals were radio-collared, and four (22%) of these were found in noose traps allegedly laid by Thai workers. The spiny-tailed lizard *Uromastix aegyptius*, formerly a common inhabitant of desert areas in the Arava Valley, has been almost wiped out near agricultural settlements there, having been caught in noose traps placed around the opening of their conspicuous burrows.

Due to the alien (and perhaps incomprehensible) nature of Western conservation laws to many immigrants and guest workers from south-east Asia, these laws appear to be having little deterrent effect. Consequently, because education and information take much time before they begin to have a positive effect, greater attention must be paid to broadening and enforcing the law, as well as to ensuring adequate living conditions for guest workers, if many species of wildlife in Israel and elsewhere are not to pay too high a price.

For more information read:

— YOM-TOV Y., 2003. Poaching of Israeli wildlife by guest workers. *Biological Conservation*, 110 : 11-20.

YORAM YOM-TOV

Department of Zoology, Tel Aviv University, Ramat Aviv 69978, Israel.

E-mail address: yomtov@post.tau.ac.il

EPIDEMIE: a major new Mediterranean research initiative on invasive plants, within insular habitats

Future biodiversity scenarios highlight dramatic future increases in biological invasions in Mediterranean ecosystems, proportionally more so than in any other global ecosystem (Sala *et al.* 2000). Furthermore, biological invasions are seen as one of the most important drivers of change in Mediterranean ecosystems, second only to land use change and more important than climate, nitrogen deposition or rising CO₂ concentration. In addition, interacting effects among drivers suggest that biological invasions will be facilitated by rising atmospheric CO₂ concentrations, warmer temperatures, greater nitrogen deposition, altered disturbance regimes and increased habitat fragmentation (Dukes &



Hottentot figs (Carpobrotus spp.), invading species from South Africa, are among the target aliens considered by the EPIDEMIE programme (photo F. Médail).

Mooney 1999). Non-indigenous plant species may have fundamental impacts on Mediterranean ecosystems, including the altering of soil C and N fluxes (e.g. low decomposition rates for *Eucalyptus* litter) as well as reducing indigenous biodiversity (e.g. *Carpobrotus* spp. reducing natural regeneration of dune communities). To date the Mediterranean Basin has contributed more non-indigenous species to other parts of the globe than it has received. This tide is now turning, and the scale of problems faced by California, South Africa and Australia may soon become a European reality. The urgency of the situation and the lack of coordinated problem solving are only just dawning on an unprepared Mediterranean Basin.

Mediterranean island floras have historically been very vulnerable to invasion by exotic species. Whereas the proportion of the flora of the Mediterranean basin composed of exotics is only 1% it is substantially higher for Mediterranean islands > 10%. As an important historical centre of civilization, the region is highly populated with a long record of agriculture. Many trade links with other parts of the world in crops, natural products and garden plants has led to a high rate of introduction. The landscape is diverse and has been heavily altered by man, both through cultivation and urbanisation. The Mediterranean basin contains more than 5 000 thousand isles, many of which are of great cultural and ecological interest. The region holds an exceptionally diverse flora (Heywood 1995). It is estimated that at least 25 000 species occur and a high proportion (approximately 38%) are endemic, making regional conservation a priority.

It is within this background that the EU funded project EPIDEMIE (Exotic Plant Invasions: Deleterious Effects on Mediterranean Island Ecosystems) was initiated. EPIDEMIE aims to raise awareness and advance existing understanding of the vulnerability of Mediterranean ecosystems to invasion by harmful exotic plants in order to promote sustainable management of habitats and species in line with Community obligations under the Biodiversity Convention. The project is the result of a partnership among eight European partners and will assess, both locally and regionally, the relative importance of the environmental and socio-economic factors that determine the likelihood of exotic plant invasions in order to evaluate the sustainability of management strategies directed towards reducing these risks of invasion. In addition to drawing together data from published floras to produce MIDAS (Mediterranean Islands Database of Alien Species) detailed studies focus on the Balearics, les Iles d'Hyères, Sardinia, Corsica, Lesvos and Crete. Research includes mapping species distributions, assessing their performance and impacts as well as determining the attitudes of stakeholders to non-native species. These studies will be integrated so as to predict the current and future vulnerability of ecosystems to exotic plant invasions, identify optimum management strategies and highlight appropriate planning and policy development to mitigate harmful impacts. It is hoped that project outputs will increase awareness and understanding among the general public (including tourists), stakeholders, scientists, teachers, and both local and regional policy makers of the vulnerability of semi-natural ecosystems to exotic invasion, the risks posed by exotic plant species and the ecological and eco-

nomic consequences of invasion in Mediterranean islands. Further details of the project, participants and preliminary outputs can be found at www.ceh.ac.uk/epidemie.

References:

- DUKES, J. S. & H. A. MOONEY, 1999. Does global change increase the success of biological invaders? *Trends in Ecology and Evolution* 14: 135-139.
- HEYWOOD V.H., 1995. The Mediterranean flora in the context of world biodiversity. *Ecologia Mediterranea*, 20, 11 - 18.
- SALA OE, CHAPIN FS III, ARMESTO JJ, BERLOW E, BLOOMFIELD J, DIRZO R, HUBER-SANWALD E, HUENNEKE LF, JACKSON RB, KINZIG A, LEEMANS R, LODGE DM, MOONEY HA, OESTERHELD M, LEROY POFF N, SYKES MT, WALKER BH, WALKER M, and WALL DH, 2000. Global Biodiversity Scenarios for the Year 2100. *Science* 287: 1770-1774

PHILIP E HULME,
NERC Centre for Ecology & Hydrology,
Banchory Kincardineshire AB31 4BW UK
pehu@ceh.ac.uk

Live populations of the threatened freshwater pearl mussel *Margaritifera margaritifera* found in Portugal

The freshwater pearl mussel *Margaritifera margaritifera* suffered a severe decline all over its distribution range in the past 100 years. It is currently protected in Europe by the Habitats Directive (Annexes II and V) and Bern Convention (Annex III). In Portugal It was known from a few northern rivers (Douro, Ferreira, Paiva, Sousa, Tâmega, Ul) in the beginning of the 20th century, but recently it had been considered extinct. Failure to find the species was due to its actual disappearance from the previously known occurrence sites, and to the absence of directed investigations in other sites. Since 2001 the Portuguese *Instituto da Conservação da Natureza* has promoted research on freshwater bivalves to update distribution, biology and conservation status data of each species. More than 15 river basins were already investigated, and so far *M. margaritifera* was found in six rivers. All of them belong to the northern basins of the Douro, Cávado and Neiva. In the river Paiva, where the species was known to occur 100 years ago, a small population was found. The other populations were all found in rivers not prospected before. Two populations (rivers Cávado and Neiva) are considered critically endangered because so far only 3 individuals were found in each of them. The other two populations (rivers Rabaçal/Mente and Tuella) all belong to the Tua water shed and constitute some of the best populations found in the Iberian Peninsula and even Europe. They are large, in the Rabaçal river case with several hundred thousands individuals distributed along 60 km river length, and juvenile recruitment is evident. This is more than just of local importance, as most European remnant populations are either small or fail in juvenile recruitment.

The disappearance of *M. margaritifera* from Portuguese rivers and its decrease in rivers such as the Cávado, Neiva or Paiva can be related to dam construction and to pollution. In some cases, as the Paiva, depletion of host fish populations (nowadays in

Portugal only the brown trout *Salmo trutta*) seems also to be responsible. Unfortunately these menaces are still spreading. New dams are projected at rivers such as the Rabaçal and Paiva, affecting partially the species distribution area. Dams however seem to have a profound long term effect on the entire population and not only on the affected parts, so compromising the survival of the species. If nothing is done, the future of *M. margaritifera* in Portugal may actually be extinction, but this time for real.

For more information, read:

— REIS J., 2003. The freshwater pearl mussel [*Margaritifera margaritifera* (L.)] (Bivalvia, Unionoida) rediscovered in Portugal and threats to its survival. *Biological Conservation*, in press.

JOAQUIM REIS

Instituto Português de Malacologia, Zoomarine, E.N. 125, km 65,
Guia, 8200-864 Albufeira, Portugal
Instituto da Conservação da Natureza,
Rua Filipe Folque 46 – 1º 105-114 Lisboa, Portugal
e-mail: jmc.reis@clix.pt

Iberian distribution model reveals priority spots for conservation of otters (*Lutra lutra*)

A. Márcia Barbosa, Raimundo Real, Jesús Olivero and J. Mario Vargas

The worldwide distribution of the Eurasian otter *Lutra lutra* (Carnivora: Mustelidae) has declined sharply in the last decades, though there seems to have been a recovery in recent years. The otter is classified as vulnerable in the 2000 IUCN Red List of Threatened Species and included in the List of Rare and Threatened Mammals of the Council of Europe, in Appendix II of the Berne Convention, in Appendices II and IV of the Habitat Directive, and in Appendix I of the CITES.

Investigation on the factors that affect otter conservation has been traditionally based on small-scale studies or on local habitat features. However, historical and environmental processes that act on a regional or continental scale also affect local populations, so the study of regional-scale processes is important to complement ecological analyses carried out on more local scales. Moreover, large-scale distribution models can be extrapolated to finer resolution scales, allowing for a more detailed knowledge of the species' potential distributions and the identification of areas where populations could be more vulnerable to habitat fragmentation or destruction.

Using the results of the Spanish national otter survey of 1994-96, a Geographic Information System (GIS) and the 5187 UTM

10x10-km squares as geographic units, a logistic regression model of otter distribution was elaborated. Spatial situation, indicators of human activity such as highways and major urban centres, and environmental variables related with productivity, water availability, altitude, and environmental energy were found to correctly predict ca. 73% of otter presences and absences in continental Spain. The model was extrapolated to the neighbouring territory of Portugal and its predictions compared with the actual distribution of the species in this country. The spatial resolution of the predictions was then increased by extrapolating the model to 1x1-km squares in the whole Iberian Peninsula. The model turned out to be fairly flexible, predicting otters to be very restricted to the courses of rivers in some mountain ranges, such as the Pyrenees, in the northeast, and the mountains of Ronda in the south, and more widespread in other regions as the northwest of the Peninsula. This allowed determining spots where otter populations may be more vulnerable to habitat changes or harmful human interventions. In areas where otter presence is restricted to the main course of a river and there is no connection with another appropriate territory, an intervention in the river might fragment the local population and make it become non-viable. On the other hand, in regions where otter presence probability is also high outside the main courses of rivers, otters are predicted to have a greater mobility along the territory, and an obstacle in the river would cause less damage to the local population, as the individuals would still be able to stay in contact and dislodged individuals would have a chance of getting to another suitable habitat.

The use of GIS for the modeling of otter distribution on a 1x1-km resolution starting from presence/absence data on 10x10-km squares allowed for a substantial increase in detail in the knowledge of the otter's potential distribution. This has implications in the management of ecosystems and the planning of the construction of infrastructures potentially harmful for otter populations, such as industrial, urban or tourist settlements, transportation infrastructures, and dams, for example.

For more information, read:

— BARBOSA, A. M., R. REAL, J. OLIVERO & J. M. VARGAS, 2003. Otter (*Lutra lutra*) distribution modeling at two resolution scales suited to conservation planning in the Iberian Peninsula. *Biological Conservation*, in press.

Corresponding person: A. M. Barbosa. Departamento de Biología Animal, Facultad de Ciencias, Universidad de Málaga, E-29071 Málaga, Spain. E-mail: ambarbosa@uma.es.

Perspectives pour une géobiologie des montagnes

Paul Ozenda

*Presses polytechniques et universitaires romandes, Lausanne : 195 p. (2002).
<http://www.ppur.org>*

Dans cet ouvrage, l'auteur livre une synthèse de ses réflexions sur le milieu montagnard à l'échelon nord-tropical, en mettant plus spécialement l'accent sur les étages sub-alpin et alpin. Il s'agit là certainement d'une tentative globalisatrice originale, réalisée par un des plus grands spécialistes de ces biomes. Il n'était pas évident de trouver un fil directeur entre les hautes montagnes européennes, asiatiques et nord-américaines, qui constituent autant d'ensembles originaux, mais où toutefois la structuration de la végétation est régie essentiellement par des critères orographiques, climatiques et biotiques ; ceci a permis à l'auteur de privilégier une approche globale, en soulignant à la fois les analogies ou les homologies, mais aussi les différences phytoécologiques et biogéographiques majeures.

Cet ouvrage reprend bien des idées énoncées par l'auteur au cours de sa longue carrière, notamment sur l'analyse climatique dans l'interprétation des gradients altitudinaux, le rôle de la situation latitudinale, l'instabilité dans la zonation entre étages de végétation. Les limites entre sub-alpin et alpin et la situation de la "timberline" sont justement interprétées à la lecture des facteurs climatiques et aussi anthropiques.

Paul Ozenda conduit ensuite sa réflexion sur la signification des systèmes orographiques en tant qu'observatoire privilégié de la biodiversité, et tente de définir cette dernière en fonction des critères historiques et des structures de végétation surtout arborées. Il établit un certain nombre de bilans floristiques et souligne aussi les difficultés d'analyse et les menaces qui actuellement pèsent sur elle. Une interprétation de la diversité et de la richesse floristique par massif est également tentée. Plusieurs paragraphes sont plus spécialement consacrés à l'étage alpin qui a toujours été un centre privilégié d'étude de la part de l'auteur. Il définit ainsi un certain nombre de types et s'intéresse plus spécialement à la montagne médio-européenne : limites, divisions écologiques et géobiologiques, pour arriver à une notion globalisée d'orosystème, dont certains sont actuellement bien connus : systèmes pontique, méditerranéen, boréo-atlantique et sibérien. D'autres restent par contre encore d'interprétation plus délicate (systèmes ou nébuleuses ?) : Asie centrale, Himalaya, ouest des États-Unis.

Le dernier chapitre propose une réflexion synthétique sur les notions d'orobio et d'orosystème. L'ensemble de cet ouvrage est dans le droit fil de ceux déjà réalisés par l'auteur, notamment sur l'arc alpin et l'Europe. Clair, aisé à lire, richement illustré, il représente sans doute la première synthèse réalisée sur l'ensemble des massifs nord-tropicaux et satisfera de nombreux lecteurs. Il traduit bien les qualités incontestables de l'auteur : approche didactique, esprit de globalisation et de synthèse, clarté de l'exposé. Toutefois, l'auteur sans doute par esprit d'originalité, propose une fois de plus des terminologies nouvelles qui risquent de compliquer encore une situation déjà assez confuse. La bibliographie est souvent incomplète notamment pour des travaux récents, ce qui rend un certain nombre de conclusions discutables, et le souci de globalisation trop réducteur sur diverses questions. Plusieurs tableaux et cartes, repris généralement sur d'autres auteurs, même s'ils sont clairs et lisibles, pèchent par esprit de simplification, ou ne répondent pas de façon précise à l'état actuel de nos connaissances.

PIERRE QUÉZEL
*Université d'Aix-Marseille III,
Faculté des Sciences et Techniques de Saint-Jérôme,
Case 461. F - 13397 Marseille Cedex 20.*

Introduction to Conservation Genetics

R. Frankham, J.D. Ballou & D.A. Briscoe

Cambridge University Press, Cambridge : 617 p. (2002)

« La génétique de la conservation est l'application de la génétique à la préservation des espèces en tant qu'êtres vivants capables de faire face aux changements de leur environnement ». C'est ainsi que débute le livre de R. Frankham (Université Mac-Quarie, Sidney, Australie), J.D. Ballou (Parc national de Washington DC, USA), et D.A. Briscoe (Université Mac-Quarie, Sidney, Australie), traitant d'une des branches des sciences de la conservation. Les activités d'exploitation, d'utilisation, et la dégradation des écosystèmes qui accompagnent le développement des sociétés humaines entraînent des extinctions en nombre croissant et représentent pour les espèces survivantes un facteur de changement évolutif. Au côté des études et actions écologiques, économiques et politiques de conservation, la génétique de la conservation va proposer un ensemble de méthodes permettant d'une part d'affiner nos connaissances des êtres à protéger, et d'autre part d'aider à l'élaboration de plans de gestion visant au maintien de leur diver-

sité génétique. Les sciences de la conservation peuvent trouver dans la génétique un ensemble de ressources pour appréhender la dimension évolutive des êtres vivants et favoriser leur survie sur le long terme. Les auteurs justifient clairement cette approche génétique au côté d'autres disciplines durant les chapitres 1 et 2. Ces chapitres traitent aussi bien de "la sixième extinction", de la célèbre "spirale de l'extinction" et du rôle de l'érosion génétique, que des particularités méthodologiques imposées par les espèces menacées, rares, fragiles et souvent en très faibles effectifs démographiques. Les chapitres 3 à 7 sont un résumé de génétique des populations, accompagné de nombreux exemples et références bibliographiques. Enfin, les chapitres 8 à 20 rentrent dans le vif du sujet en présentant les conséquences évolutives des réductions d'effectifs démographiques, de la fragmentation des populations et la notion de viabilité des populations. Dans les derniers chapitres, les auteurs soulignent l'intérêt de la biologie évolutive quand il faut trouver un compromis entre la conservation et les activités humaines. Il s'agit par exemple de déterminer quelles sont les populations à conserver prioritairement au sein d'un taxon ; là aussi, les auteurs développent les concepts les plus récents aidant à la détermination des "unités de conservation". Cette tâche difficile vient principalement d'un fait reconnu depuis longtemps par la biologie évolutive qui est la faiblesse du concept d'espèce à rendre compte de la diversité des êtres vivants. D'où le recours à des analyses intégrant l'étude de la diversité adaptative et de la phylogéographie des populations pour définir les priorités de conservation. Autre exemple d'application, la gestion des espèces en captivité utilise les outils génétiques pour éviter consanguinité et adaptation au "zoo" ou au "jardin". Parmi d'autres exemples, on appréciera le chapitre de clôture montrant comment les études génétiques peuvent s'intégrer aux difficiles analyses de viabilité des populations (PVA). Ces analyses offrent, à l'aide de modélisations, la possibilité d'émettre des prédictions sur le devenir démographique des populations selon différents modes de gestion. L'intégration de la dimension évolutive, va renforcer la solidité des modèles.

Ce livre de par son aspect exhaustif devient donc la référence d'une branche récente des sciences de la conservation. Les enseignants ainsi que les chercheurs apprécieront également la multitude d'exemples précis et bien décrits accompagnant le texte sous forme d'encadrés. On trouvera néanmoins quelques défauts, les chapitres présentant les notions de génétique sont trop lapidaires et renverront le lecteur néophyte à d'autres lectures. Le livre comptant déjà plus de 600 pages, ces chapitres auraient pu faire l'objet de simples encadrés théoriques. La partie traitant de la génétique quantitative montre au lecteur l'intérêt de telles analyses en biologie de la conservation, mais faute d'un développement suffisant des notions, celui-ci risque d'être peu convaincu de leur applicabilité. On notera également quelques oublis, comme l'absence de toute citation à la *Nested Clade Analysis*, méthode d'analyse couramment utilisée en phylogéographie. Enfin, on pourra également reprocher un recours peut-être trop systématique aux travaux de génétique réalisés sur les organismes modèles, drosophiles et autres, dont les populations et l'envi-

ronnement sont bien éloignés des conditions de vie des espèces menacées d'extinction. Mais, est-ce la faute aux auteurs ou à une communauté de généticiens trop inquiète de laisser ses "bêtes" de laboratoire ?

ALEX BAUMEL

*Institut Méditerranéen d'Ecologie et de Paléocologie
(IMEP, CNRS UMR 6116),
Université d'Aix-Marseille III,
Faculté des Sciences et Techniques de Saint-Jérôme,
Case 461. F - 13397 Marseille Cedex 20.*

The darkling beetles of the Sinai Peninsula

M. Lillig & T. Pavlíček

*Kasparek Verlag, Heidelberg, Allemagne : 87 p. (2003)
kasperek@t-online.de*

117

Cet ouvrage, publié sous la forme d'un numéro spécial de la revue allemande *Zoology in the Middle East*, constitue une contribution originale à la connaissance des insectes des déserts et semi-déserts de la péninsule du Sinaï (Proche-Orient). Il traite en particulier des insectes Coléoptères de la famille des Tenebrionidae (*darkling beetles*) dont de nombreuses espèces occupent les milieux chauds et arides et participent ainsi largement à la richesse biologique des zones désertiques.

Après une brève présentation de la zone d'étude et des caractéristiques biogéographiques de la faune tenebrionidienne, ce document propose une liste des espèces collectées par les auteurs ou par les différents naturalistes ayant exploré la péninsule. Pour chaque espèce, le lecteur trouvera la référence de la description d'origine de l'insecte, une mise à jour synonymique, sa position taxinomique, sa distribution géographique générale, les localités dans lesquelles il a été récolté, et enfin quelques commentaires sur son écologie quand elle est connue.

Le tout est enrichi d'une bibliographie de plus de 300 références comprenant à la fois des ouvrages européens incontournables dans le domaine de la taxinomie, mais aussi de nombreux articles très spécifiques à la région du Proche-Orient, publiés dans des revues internationales.

Cette publication apparaît donc être est tout d'abord l'expression écrite d'un énorme travail d'exploration et de collecte des Coléoptères sur l'ensemble de l'immense territoire de la péninsule (61 000 km²). Les auteurs y ont en effet : (i) recensé des espèces nouvelles pour la péninsule, (ii) redécouvert des espèces rares, et (iii) ont étoffé la liste des points de collecte de la région.

Elle est ensuite une précieuse mine d'informations d'ordre taxinomique et biogéographique qui ont été compilées, malgré la disparité des sources et la complexité de cette famille de Coléoptère (genres *Gonocephalum*, *Phtora* par exemple). En

recensant 121 espèces, dont 10 % d'endémiques à la péninsule, ce travail représente ainsi la mise à jour la plus récente et la plus synthétique de la faune tenebrionidienne de la région du Sinaï.

La convivialité générale aurait cependant pu être largement améliorée par des photographies couleur des principales espèces ou des espèces ayant développé les adaptations à la sécheresse les plus spectaculaires. Les quelques planches couleur, présentant les principaux types de paysages rencontrés dans la zone d'étude, ne suffisent cependant pas à faire oublier que cet ouvrage vise principalement un public d'entomologistes avertis et très spécialisés qui pourront y trouver des informations de grande qualité. La présentation et la clarté de lecture, notamment grâce à une numérotation des espèces, sont remarquables compte-tenu de la complexité et de la spécificité des informations.

En raison de l'importance de la région du Sinaï en tant que carrefour biogéographique et centre de spéciation, cet ouvrage constitue un élément clé de connaissance fondamentale, et sera sans doute largement utilisé par les entomologistes des régions arides.

JÉRÔME ORGEAS

*Institut Méditerranéen d'Ecologie et de Paléocologie
(IMEP, CNRS UMR 6116),
Université d'Aix-Marseille III,
Faculté des Sciences et Techniques de Saint-Jérôme,
Case 461. F - 13397 Marseille Cedex 20.*

ANNONCE DE PARUTION

Écologie et biogéographie des forêts du bassin méditerranéen

Pierre Quézel & Frédéric Médail

Elsevier (Collection Environnement), Paris, 573 p. (2003)

*Contact : Editions Elsevier, 23 rue Linois, 75724 Paris cedex 15 ;
<http://www.elsevier.fr/html/detlivre.cfm?code=EBF>. Prix: 85 euros
plus frais de port*

Charnière historique entre la région médio-européenne et le monde saharo-tropical, la région méditerranéenne héberge une forte biodiversité et des structures forestières originales qui reflètent son histoire, mais aussi les puissantes agressions que l'homme lui a imposées depuis au moins dix millénaires. Cet ouvrage a pour but de situer ces écosystèmes dans leur ambiance écologique très particulière, tant du point de vue climatique que dynamique. Sont d'abord analysées les conditions historiques de la mise en place du climat et de la flore du pourtour méditerranéen, essentiellement durant le Miocène et le Pliocène, et l'impact des grandes perturbations climatiques quaternaires. Ces épisodes de glaciations sont à l'origine de la fragmentation, voire de la quasi-extinction de divers éléments résiduels, mais ils s'avèrent aussi responsables d'une originalité et d'un brassage génétique intenses. En effet, l'importance des refuges quaternaires méridionaux qui ont assuré la reconstitution post-glaciaire des écosystèmes méditerranéens, rend compte de la diversité génétique et taxonomique des essences constitutives majeures. Puis, un état des lieux des formations forestières *sensu lato* est brossé à l'échelon circum-méditerranéen, et il souligne l'extrême diversité des habitats en place à l'heure actuelle, en fonction des types de bioclimats et des étages altitudinaux de végétation. Ce bilan met en évidence la profonde diversité de ces forêts, et aussi leur richesse, tant au niveau des essences constitutives que des cortèges floristiques associés. C'est ainsi que cette biodiversité est bien plus élevée que dans les forêts tempérées de type eurasiatique, ou que dans d'autres régions méditerranéennes du monde, notamment la Californie. Les toutes récentes avancées réalisées dans le domaine de la génétique des ligneux, avec les enseignements précieux tirés des études phylogéographiques sont discutées. La compréhension de la dynamique des systèmes forestiers méditerranéens, avec notamment la place jouée par des processus aussi déterminants que les modes de régénération, de dispersion, et la puissance des interactions biotiques (prédation, compétition, facilitation), permet de mieux saisir le rôle des contraintes écologiques et les conséquences fonctionnelles des perturbations surtout liées à l'impact humain. En effet, de très graves menaces anthropiques grèvent profondément la survie ou la conservation à court terme de nombreuses structures de végétation méditerranéenne, suivant des scénarios fondamentalement différents au nord et au sud du bassin. Un bilan de l'état de ces systèmes forestiers et l'esquisse de quelques solutions de gestion durable et de recherches à entreprendre concluent cette première synthèse sur l'écologie et la biogéographie des forêts du bassin méditerranéen.

Instructions aux auteurs

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

Les manuscrits sont soumis à des lecteurs spécialistes du sujet, ou à des membres du Comité de rédaction, ou aux Editeurs. La décision finale d'accepter ou refuser un article relève des Editeurs. L'article proposé doit être envoyé en triple exemplaire à l'adresse de la revue. Une fois leur article accepté, les auteurs devront tenir compte des remarques des lecteurs, puis ils renverront leur texte corrigé au secrétariat de la revue, sous 3 mois, imprimé en un exemplaire et informatisé (disquette 3.5", si possible PC et au format Word 7 ou RTF). Les auteurs devront s'assurer de la correspondance entre le texte imprimé et le texte informatisé. Les illustrations originales seront jointes à l'envoi. Les épreuves corrigées doivent être retournées au secrétariat de la revue sans délai. Les livres et monographies devant être analysés seront envoyés aux Editeurs.

Préparation du manuscrit

Les articles (dactylographiés en double interligne, en format A4) doivent être rédigés de préférence en français ou en anglais, mais les travaux en espagnol ou en italien sont aussi acceptés. Si l'article soumis n'est pas rédigé en anglais, il est demandé (en plus des résumés) une version anglaise abrégée ainsi qu'une traduction en anglais des titres des figures et tableaux.

L'article doit être complet : titres français et anglais, auteur(s) et adresse(s), résumés en français et anglais (au minimum), version anglaise abrégée (si le texte n'est pas en anglais), mots-clés, texte, puis remerciements, bibliographie, figures et tableaux. Le texte des articles originaux de recherche devrait normalement comporter quatre parties : introduction, méthodes, résultats, discussion.

En ce qui concerne la saisie du texte, il est simplement demandé aux auteurs de distinguer clairement les titres des différents paragraphes. Les titres ne seront pas numérotés. Pour numérotter les sous-titres, éviter les lettres. Attention, l'emploi de mots "soulignés" est à proscrire. Les noms d'auteurs cités figureront en minuscules dans le texte comme dans la bibliographie. En français, n'utilisez pas les majuscules que pour les noms propres, sauf exception justifiée. Les ponctuations doubles (: ; ? !) sont précédées d'un espace insécable, contrairement aux ponctuations simples (, .). En revanche, toutes les ponctuations sont suivies d'un espace. La mise en forme définitive du texte sera assurée par la revue. L'adresse de chaque auteur sera indiquée. Dans le cas où la publication serait le fait de plusieurs auteurs, il doit être précisé lors du premier envoi la personne à qui doit être retourné l'article après lecture.

Résumés, mots-clés et version abrégée

Les résumés doivent comporter 300 mots au maximum et la version anglaise abrégée 1000 mots (environ une page). Le nombre de mots-clés est limité à six, dans la langue des résumés ; ils ne doivent généralement pas figurer dans le titre.

Bibliographie

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

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

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

— **article d'ouvrage** : May R.M., 1989. Levels of organization in ecology. In : Cherret J.M. (ed.), *Ecological concepts*. Blackwell Scientific Public., Oxford : 339-363.

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

Citations et renvois appelés dans le texte

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

Abréviations, nomenclature et mots latins

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

Figures et tableaux

Les figures (précédées de leurs légendes) doivent être remises séparément du texte, sur fichiers séparés Adobe Illustrator ou Adobe Photoshop, prêtes à l'impression, sans nécessiter de réduction (donc au maximum : format 16 x 22 cm ou 8 x 22 cm).

Les tableaux doivent être saisis soit en texte, **avec une seule tabulation entre chaque occurrence**, soit sur Excel, mais toujours sur fichiers séparés.

Un fichier "Légendes tableaux" et un fichier "Légendes figures" doivent être fournis séparément.

Important : ne pas intégrer figures, tableaux et diagrammes dans les fichiers Word.

Tous les documents destinés être insérés dans le texte doivent y être annoncés, numérotés dans l'ordre croissant. Les tableaux informatisés ne doivent pas comporter de signes (: ou |) pour marquer les colonnes. Un original papier de chaque document est exigé.

Tirés-à-part

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

Instructions to authors

Ecologia Mediterranea publishes original research report and reviews in the fields of fundamental and applied ecology of Mediterranean areas, except descriptive articles or articles about systematics. The editors of *Ecologia Mediterranea* invite original contributions in the fields of: bioclimatology, biogeography, conservation biology, population biology, genetic ecology, landscape ecology, microbial ecology, vegetal and animal ecology, ecophysiology, palaeoecology, palaeoclimatology, but not marine ecology. Symposium proceedings, review articles, methodological notes, book reviews and comments on recent papers in the journal are also published.

Manuscripts are reviewed by appropriate referees, or by members of the Editorial Board, or by the Editors themselves. The final decision to accept or reject a manuscript is made by the Editors. Please send 3 copies of the manuscript to the editors. When an article is accepted, the authors should take the reviewers' comments into consideration. They must send back to the journal Editorial Office their corrected printed manuscript (one copy) and include the corresponding floppy disk (as far as possible: 3.5" PC, Word 7 or .RTF) within 3 months. The authors are asked to check the conformity between printed and computerised versions. Enclose the original illustrations. Corrected proofs must be returned to the journal Editorial Office without delay. Books and monographs to be reviewed must be submitted to the Editors.

Manuscript preparation

Manuscripts (typewritten with double spacing and A4 paper size) should preferably be written in French or English, but Spanish and Italian are accepted. If the language is not English, you should include an English short version and English titles for figures and tables.

The manuscript must be complete: French and English titles, author(s) and address(es), French and English abstracts (at least), an English short version (only if it is not the language used in the article), key-words, text, references, acknowledgements, figures and tables. For research papers, the text should normally consist of 4 sections: introduction, methods, results and discussion.

When typing the manuscript, please distinguish titles clearly from other paragraphs. Titles and subtitles should not be numbered. Avoid using letters to number subtitles. Use lower-case letters for names. Do not underline any words. In English, there is one space after punctuation, none before.

Copy editing of manuscripts is performed by the journal.

Each author's address should be specified. The first time, please state the complete address of the correspondent author to whom the proofs should be sent.

Abstract, key-words, abridged version

Abstracts should be no longer than 300 words. The English abridged version should not exceed one page (1000 words). Do not use more than six key-words (translated in the abstract's language). Key-words should not be present in the title.

References

All publications quoted in the text should be presented in a list of references following the text. The list of references should be arranged alphabetically by author and chronologically per author. You should abbreviate the titles of periodicals in the list of references (except if you are not sure of it). Make sure that all citations and references correspond. Use the following system for references:

— journal article:

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

— book:

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

— book section:

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

— conference proceedings:

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

Citations in-text

The words "figure" and "table" announced in-text should be written *in extenso* and in lower-case letters. In the text, refer to the author's name and year of publication (followed by pages only if it is a quotation). If a publication is written by more than two authors, the name of the first author should be used followed by "et al." (this indication, however, should never be used in the list of references : first author and co-authors should be mentioned). Examples: "Since Dupont (1962) has shown that...", or "This is in agreement with previous results (Durand et al., 1990 ; Dupont & Dupont, 1997)...".

Abbreviation, latin words

Explanation of a technical abbreviation is required when first used. International convention codes for nomenclature should be used. Latin words should be in italics (*et al.*, *a priori*, etc.), particularly for taxonomic classifications (the first time, please state the author's name: for example, *Olea europaea* Linné).

Figures and tables

Figures should be submitted **separately** (Adobe Illustrator or Adobe Photoshop) and they should be preceded by the figure legend. Figures should be sent "ready to be printed", without need to be reduced (so their size should be 16 x 22 cm or 8 x 22 cm maximum).

Tables should be submitted **separately** (Word, with only one tabulation between occurrences), or (Excel).

"Legends Tables" and "Legends Figures" should be submitted **separately**.

Important: Don't integrate figures and tables into Word.

All the illustrations being should be quoted in text, numbered in sequence and should have a legend. Computerised tables' columns should not be represented by signs (: or |).

You should send an original on paper of every document.

Reprints

Twenty-five reprints will be supplied free of charge. By request, additional reprints can be ordered with a charge.

Achévé d'imprimer en octobre 2003
Réalisation Atelier graphique Edisud
3120, route d'Avignon
13090 Aix-en-Provence