

FONCTIONNEMENT DES ECOSYSTEMES MEDITERRANEENS

Ahmed AIDOU
Laboratoire d'Écologie Végétale, Université de Rennes 1,
Complexe Scientifique de Beaulieu, 35042, Rennes
tél. 02 99 28 61 52, fax 02 99 28 16 26
aidoud@univ-rennes1.fr

Introduction

I. Les principaux écosystèmes

1. Climat et sol

. Le climat

B. Le sol

2. Diversité et types de formations

. Biodiversité végétale

B. Les groupements végétaux

II. Fonctionnement

1. Diversité fonctionnelle des écosystèmes méditerranéens

2. Biomasse et productivité des écosystèmes méditerranéens

III. Le fonctionnement en milieu aride méditerranéen

1. Définition et répartition des principales steppes

2. Fonctionnement des écosystèmes steppiques

. Variation de la composition floristique

. Variation inter-annuelle de composition floristique

b. Phénologie

c. Variation de richesse

B. Production primaire nette

Conclusion

BIBLIOGRAPHIE

INTRODUCTION

La caractéristique première de l'écosystème méditerranéen est climatique. Le climat méditerranéen est défini par un été sec et chaud et une période pluvieuse correspondant aux saisons relativement froides allant de l'automne au printemps.

L'ensemble des écosystèmes méditerranéens définis sur la base des grandes zonations climatiques de la biosphère, forment un des grands biomes (ou zonobio-mes au sens de Walter, 1979).

Par rapport aux autres zones climatiques, la zone méditerranéenne est probablement la plus limitée dans l'espace. Elle l'est également dans le temps puisque ce climat est apparu au Pleistocène (Axelrod, 1973). Un changement climatique global qui supprimerait les influences génératrices du climat méditerranéen, pourrait faire disparaître ce dernier et son existence aura été un court moment à l'échelle géologique (Raven, 1973).

Cette extension relativement limitée dans l'espace et dans le temps est sans commune mesure avec la grande diversité des milieux, de la végétation et de la flore qui constituent les paysages et les écosystèmes méditerranéens.

Les formations végétales ont évolué dans des milieux marqués par l'hétérogénéité géologique et oro-topographique mais surtout par une longue et profonde pression humaine.

L'homme a, depuis environ 7000 ans, marqué par son empreinte tous les écosystèmes méditerranéens. Devenant agriculteur, il s'est sédentarisé, et ses activités et l'usage qu'il a fait de la nature ont abouti à la destruction presque totale de la végétation originelle. Tout ce qu'il y a actuellement de « nature sauvage », ne correspond en fait qu'à des mosaïques successionales (Whittaker et Levin, 1977) de dégradation. Dans cet ensemble très diversifié, nous retiendrons les systèmes les moins artificialisés, qui peuvent être considérés comme des stades d'équilibre plus ou moins stables.

La distinction des différents écosystèmes méditerranéens se base sur l'architecture d'ensemble : la physionomie déterminée par les végétaux dominants. Ces derniers restent les meilleurs bio-indicateurs car ils représentent les espèces qui structurent activement le système. Les principaux éco-systèmes sont subdivisés selon la taille de ces végétaux, partant des forêts dites sclérophylles aux steppes en passant par les matorrals. La hauteur et la structure des formations végétales constituent la première manifestation des conditions de milieu et d'usage. L'homme intervient par la transformation de la répartition spatiale de ces trois types d'écosystème en favorisant les phénomènes de rudéralisation, de steppisation et de désertification.

Les trois grandes voies de recherche menées dans l'étude des écosystèmes méditerranéens correspondent aux trois dimensions

fondamentales de la théorie générale des systèmes : structure, fonctionnement et évolution. La phytoécologie et la phytosociologie tentent d'expliquer, par l'assemblage d'espèces en relation avec certains facteurs du milieu, l'établissement, la composition et l'agencement des groupements végétaux méditerranéens.

L'étude du fonctionnement permet de comprendre les relations des organismes entre eux et des organismes avec le milieu pour les fonctions principales. Enfin, l'approche évolutionniste est basée sur l'identification, pour les éléments dominants de l'écosystème, des principales stratégies d'évolution et des principales forces guidant ces stratégies.

La présente description synthétique des écosystèmes méditerranéens se base sur leurs traits de convergence les plus représentatifs à une échelle régionale. En vue de caractériser le fonctionnement de ces écosystèmes, principal objectif, nous avons retenu les groupes fonctionnels, la biomasse et la productivité. D'autres traits sont abordés dans le cas particulier du fonctionnement dans les milieux steppiques arides.

index



1.0





1. Les principaux écosystèmes

Les critères suffisamment significatifs retenus pour la typologie de la structure des écosystèmes mé-diterranéens sont les traits physiologiques et les facteurs physiques qui les sous-tendent.



1.1 Climat et sol

A. Le climat

Le climat, en région méditerranéenne est un facteur déterminant en raison de son importance dans l'établissement, l'organisation et le maintien des écosystèmes. Ainsi, un des objets essentiels de l'écologie méditerranéenne a été de rechercher la meilleure relation entre les différentes formations végétales et le climat vu sous l'angle biologique : le bioclimat.

A la suite de De Martone (1927), de nombreux indices climatiques sont proposés. Les plus courants sont basés essentiellement sur la pluie et la température. C'est le cas du quotient pluvio-thermique d'Emberger (Emberger, 1930, 1955 ; Sauvage, 1963) et de l'indice xérothermique de Bagnouls et Gaussen (1953) qui sont les plus utilisés.

Le quotient d'Emberger permet empiriquement de faire ressortir des paramètres bioclimatiques comme la sécheresse et l'amplitude thermique. La représentation du quotient en fonction de « m » (moyenne des températures minimales du mois le plus froid) est la base du climagramme, permettant de situer une localité, une essence, une formation végétale ou un groupement (fig. 1). La délimitation de la zone méditerranéenne varie selon les conceptions (fig.2) :

- elle peut être restrictive comme celle de Aschmann (1973) qui réduit cette zone à une étroite frange côtière qui ne concerne que les milieux pour lesquels 65%, au moins, des précipitations sont concentrés « en hiver », P est, en moyenne, compris entre 275 et 900 mm et la température moyenne mensuelle en hiver est inférieure à 15°C.
- elle peut être plus large, comme pour Daget (1977), qui partant du système d'Emberger, intègre dans la « zone isoclimatique méditerranéenne », une grande partie du Moyen-Orient à l'Ouest et une grande partie du Sahara vers le Sud. Il est vrai, qu'Emberger, considéré comme le père fondateur de la bioclimatologie méditerranéenne, définit un étage bioclimatique aride. L'intégration, dans le cadre du climat méditerranéen, de l'étage bioclimatique hyper-aride demeure cependant discutable, les critères de régime des pluies devenant peu significatifs.

L'aire de certaines espèces végétales comme le chêne vert ou l'olivier (fig. 3), considérées comme les plus expressives de la « méditerranéité », a été souvent utilisée pour délimiter le bassin méditerranéen.

La variabilité du climat constitue un des facteurs déterminants dans le fonctionnement des écosystèmes méditerranéens. La variabilité de la pluviosité, exprimée le plus souvent par le coefficient de variation, est inversement proportionnelle à l'aridité. La variabilité de la pluie est analysée par Le Houérou (1992, 1996). Cette variabilité connaît des différences en relation avec les types de climat et les situations

B. Le sol

Le deuxième critère physique dans la caractérisation des écosystèmes est le sol. De façon générale, le trait le plus caractéristique des sols méditerranéens est la fersiallisation qui correspond, en relation avec la décarbonatation (Bottner, 1982), à un ensemble de processus d'altération et de migration de composés du fer dans le sol d'où la coloration rouge caractéristique (« sols rouges méditerranéens »). Ce type de sol connaît en fait son extension maximale dans les milieux où l'humidité est suffisamment grande pour favoriser l'altération. On peut reconnaître ainsi une relation entre les sols et le climat, en particulier la pluviosité, d'une part et entre les sols et la végétation d'autre part. Cependant, si ces relations sont relativement claires à une échelle générale, elles deviennent assez complexes à une échelle plus locale. Bottner (1982) avance les raisons suivantes :

- l'évolution des sols varie, pour une large part, en fonction de la nature de la roche mère. Bien que présentant des propriétés très diversifiées entraînant des comportements édaphiques variables, les carbonates relativement abondant dans les sols, constitue en général un facteur de blocage de l'évolution de ces sols ;
- certains paléosols développés à la faveur d'importantes fluctuations du climat durant le quaternaire, se sont maintenus sans aucun lien avec les conditions actuelles; c'est en particulier le cas des sols à croûte calcaire des milieux arides (Pouget, 1980); inversement, les phénomènes relativement fréquents d'érosion, conduisent à un rajeunissement des sols dans les horizons de surface en particulier ;
- enfin, la fragmentation des milieux fait que dans certains cas, les caractéristiques locales de topographie et de lithologie créent des conditions « azonales » d'humidité ou de salure indépendantes du climat général.

La [figure 4](#) permet de mettre en relation les types de climat et les types de végétation avec le taux de matière organique du sol, paramètre édaphique indicateur du niveau trophique.



1.2. Diversité et types de formations

La grande diversité des milieux méditerranéens terrestres est le résultat d'un ensemble de facteurs que l'on peut résumer comme suit :

1. les grandes variations paléoclimatiques ont donné lieu à des successions de formations végétales et de sols ;
2. les écosystèmes méditerranéens, situés entre des zones tempérées et désertiques, présentent toute une gamme de situations marquées par la transition et l'influence de ces milieux ;
3. l'hétérogénéité géomorphique due à une topographie accidentée contribue à la fragmentation du milieu aux plans édaphique et micro-climatique ;
4. la flore et la faune de différentes origines biogéographiques, survivants de formations soit tempérées soit tropicales qui y ont existé avant même l'apparition du climat méditerranéen. Ces espèces se sont adaptées aux nouvelles conditions estivales essentiellement xériques ou bien ont ré-ajusté leur profil écologique dans le large spectre d'opportunités offertes par l'hétérogénéité spatiale et temporelle de ces zones ;
5. l'occupation par l'homme forte et ancienne, dont l'action, à travers les activités diverses mais surtout agricoles et d'élevage, a profondément modifié le milieu.



A. Biodiversité végétale

Le nombre d'espèces végétales des régions méditerranéennes est évalué entre 45000 et 60000 espèces selon l'importance des territoires d'Afrique du Sud qui sont intégrés (Heywood, 1995). Les évaluations récentes (tabl. 1) montrent la remarquable biodiversité des régions méditerranéennes qui avec seulement 2% de la surface de la planète contiennent 20% de la richesse spécifique végétale. A titre d'exemple, pour illustrer la richesse du biome méditerranéen, l'ensemble de l'Afrique tropicale ne comporte que 30 000 espèces et le territoire de l'ex URSS compte 4000 espèces de moins que le bassin méditerranéen alors que sa surface est de 10 fois supérieure.

	surface (km ²)	nombre d'espèces		espèces endémiques	
		total	1000 km ²	total	%
HEMISPHERE NORD :					
bassin méditerranéen	2 300 000	25 000	10.8	12 500	50
Californie	324 000	4 450	13.7	2 140	48
HEMISPHERE AUSTRAL :					
Chili	140 000	2 900	20.7	1 450	50
Australie	112 260	8 000	71.0	6 000	75
Afrique du Sud	90 000	8 600	95.5	5 860	68
total	2 966 260	48 950	16.5	27 950	57

B. Les groupements végétaux

En raison de la forte pénétration humaine et des différents usages, très peu de systèmes peuvent être considérés à un stade proche du « climax ». La plupart des écosystèmes d'un même ensemble paysagés, se trouvent à différents stades dynamiques formant des mosaïques de stades successionnels (Whittaker et Levin, 1977) et montrent donc des structures et des fonctions très diverses. Certains sont issus de la dégradation de systèmes plus anciens et plus complexes, d'autres plus jeunes se trouvent à des stades pionniers ou encore à des stades issus d'actions de restauration ou de réhabilitation par l'homme.

L'hétérogénéité spatiale et la variabilité temporelle a généré une mosaïque d'écosystèmes différents pouvant exister dans une surface limitée. De plus, au sein de la flore d'une même communauté, peuvent coexister des taxons d'origine différente. Ainsi, plusieurs espèces, en particulier herbacées annuelles ou vivaces, trouvent leur plus grande diversité dans ces régions, malgré les contraintes climatiques. Cette hétérogénéité existe dans les cinq régions méditerranéennes qui pourtant, ont évolué indépendamment les unes des autres avec des composantes biotiques d'origine phyllogénétique différente. Malgré cela, de grandes similitudes existent d'un point de vue climatique, au plan de la physiologie végétale et de la structure des écosystèmes. Les auteurs qui se sont intéressés au problème de convergence entre les régions méditerranéennes (Mooney, 1977 ; Cody et Mooney, 1978 ; Di Castri, 1981 ; Quézel, 1983) ont montré que les similitudes concernent également certaines caractéristiques plus subtiles concernant par exemple les originalités floristiques, le fonctionnement comme la fixation de carbone le long de gradients d'aridité, les structures dominantes de production et les tendances dans la distribution des ressources.

Sur la base d'un critère physiologique, sont définis trois principaux types d'écosystèmes méditerranéens qui montrent cependant différents stades intermédiaires.

Les forêts se retrouvent surtout dans les étages humide à semi-aride. Les forêts de chênes à feuilles caduques correspondent aux milieux les plus humides. C'est *Quercus pubescens* dans le Sud de la France qui peut être accompagné ou remplacé par *Q. cerris* en Italie, *Q. frainetto* en Grèce, *Q. faginea* en Espagne et au Maghreb.

Dans les milieux plus xériques, sont installées des forêts de Pin d'Alep (*Pinus halepensis*) remplacé par *P. brutia* en Grèce. Les pinèdes pouvant former des massifs forestiers importants, ont été favorisées par l'homme sous forme de reboisements comme en Espagne, en Provence et en Algérie. La forêt typique prend, en région méditerranéenne, le qualificatif de « sclérophylle » en raison de la consistance des feuilles persistantes. La formation à chêne vert (*Quercus ilex*), a été considérée pendant longtemps comme la plus typique de la végétation méditerranéenne. *Q. ilex* est remplacé en Grèce par une essence proche (*Q. calliprinos*). Cette chênaie sclérophylle, est vue comme le stade

climacique dans la série du chêne vert. La sclérophyllie, caractère typiquement méditerranéen aurait été en fait favorisée par l'homme (Pons, 1981 ; Barbero, 1990). Les recherches en paléobotanique ont montré que depuis presque 8000 ans, l'usage systématique du feu pour le déboisement a favorisé les essences résistantes comme le chêne vert qui aurait pris la place du chêne pubescent dans le Sud de la France (Pons et al., 1990). Du fait de la dégradation du chêne lui-même, ces formations se présentent, dans la plupart des cas, à l'état de taillis (Leonardi & Rapp, 1982) assurant la transition avec des formations ligneuses plus basses : les matorrals.

Le matorral, terme d'origine espagnol a été adopté par l'Onesco et Sauvage (1962) pour décrire, au Maroc, les formations de ligneux bas n'excédant pas 7 m de hauteur. Il représente la forme considérée comme la plus typique de la végétation méditerranéenne (di Castri, 1981). Différentes dénominations existent selon par exemple la taille, la nature de la roche mère : garrigues et maquis français, chaparrals californiens, mallee australien... Le matorral est considéré comme issu de la régression de formations forestières suite à différentes perturbations. Selon Trabaud (1994), ce sont les feux répétés et la pauvreté du sol en éléments biogènes qui ont favorisé la formation d'écosystèmes de ligneux bas dont l'évolution est en général bloquée de façon précoce. Parmi les principales espèces dominantes, citons, selon Ozenda (1994), le chêne kermès (*Q. coccifera*), le lentisque (*Pistachia lentiscus*), l'alaterne (*Rhamnus alaternus*), les cistes (*Cistus* sp.), le romarin (*Rosmarinus officinalis*, *R. tournefortii*). Leur dégradation extrême conduit aux pelouses sèches.

La steppe, en région méditerranéenne, est une formation basse et ouverte, dominée par des xérophytes en touffes, laissant paraître le sol nu dans des proportions variables. En fonction du végétal dominant, qui peut être herbacé (graminée) ou ligneux (sous-arbrisseaux), il est possible de reconnaître différents types de steppes qui peuvent exister en formation pures ou en mélange (Le Houérou, 1995).

Deux grands types de steppe sont prépondérants :

- les steppes dominées par des poacées (=graminées) pérennes dont les principales sont *Stipa tenacissima* (alfa), *Lygeum spartum* (sparte), *Stipagrostis pungens* (drinn)...
- les steppes ligneuses formées de sous-arbrisseaux dont les plus typiques sont celles à armoise blanche (*Artemisia herba-alba* = *A. inculta*), à *Noaea mucronata*, *Thymelaea* sp., *Salsola* sp et à *Hammada scoparia* dans les milieux pré-sahariens à sahariens.

Les autres types de steppe sont d'importance secondaire. Ce sont les steppes succulentes à base de glycophytes charnues spontanées ou naturalisées qui se développent dans les milieux à humidité atmosphérique élevée ; les steppes pulvinées formées de xérophytes épineux qui se rencontrent sous climat de Hautes montagnes aride à semi-aride très froid ; les steppes crassulescentes formées d'espèces halophiles qui sont liées à des sols salés. D'autres formations basses comme l'erme (à rythme saisonnier marqué), des prairies et des pelouses sont à déterminisme essentiellement anthropique. Signalons que par rapport à ces grands types, des formations mixtes telles que matorral arboré ou steppe arborée, traduisent les transitions (écotones) d'un type de formation à un autre.

2. Fonctionnement

Le fonctionnement d'un écosystème peut être défini simplement comme la réalisation d'un ensemble de fonctions vitales nécessaires au maintien de l'écosystème. C'est une dimension fondamentale d'un système qui représente son « organisation dans le temps », comme la structure correspond à son « organisation dans l'espace » (Vieira da Silva, 1979). Les fonctions biogéochimiques principales d'un écosystème comprennent, entre autres, l'accumulation et la décomposition de la matière vivante, les cycles des éléments biogènes, l'accumulation et la perte de nutriments, le développement du sol et de sa fertilité, le flux d'énergie à travers l'écosystème.

L'approche fonctionnelle de l'étude des écosystèmes utilise des fonctions intégratives comme la production primaire, fonction principale pouvant être appréhendée au niveau des végétaux autotrophes.

Elle est assurée grâce à la photosynthèse, fonction physiologique, qui met en jeu à la fois des processus énergétiques (transformation d'une énergie lumineuse en une énergie chimique) et un transfert de matière (incorporation de composés minéraux du sol sous forme organique dans le végétal). Par ailleurs, la détermination de groupes fonctionnels permet de simplifier l'analyse des interactions entre les organismes vivants et le milieu et entre les organismes eux mêmes. Un groupe fonctionnel peut être défini comme un ensemble d'espèces qui partagent les mêmes ressources et qui réagissent de façon analogue à une perturbation (Gitay et Noble, 1997). Ainsi, la diversité fonctionnelle d'un écosystème retient le groupe fonctionnel comme unité élémentaire (Le Floc'h, 1993).

2.1. Diversité fonctionnelle des écosystèmes méditerranéens

Les milieux méditerranéens sont, par définition, caractérisés par une forte variation saisonnière (saisonnement). Pour les différents types de végétation, des critères de regroupement des espèces peuvent être fondés sur les stratégies utilisées pour leur survie durant la période défavorable.

Etablie sous des conditions tempérées froides, la classification des types biologiques de Raunkiaer (1934) est basée sur la localisation des bourgeons de rénovation par rapport à la surface du sol. Les bourgeons de rénovation peuvent être situés :

- en dessous de la surface du sol (dans le sol), ce sont les géophytes ;
- au niveau de la surface du sol, et donc à moitié cachés : ce sont les hémicryptophytes ;
- à 25-30 cm de hauteur par rapport à la surface du sol, ce sont les chaméphytes ;
- à une hauteur supérieure à 25-30 cm par rapport à la surface du sol, ce sont les phanérophytes ;

Enfin, seule la graine persiste pendant la saison défavorable chez les thérophytes à cycle en général annuel.

Le type biologique n'est cependant pas un caractère indissociable de l'espèce. C'est souvent le cas de nombreuses hémicryptophytes qui, sous climat aride, se comportent en thérophytes (*Launaea resedifolia*, *Crepis vesicaria*). Par ailleurs *Stipa tenacissima*, dans les Hautes Plaines et l'Atlas saharien en Algérie, se présente souvent comme un hémicryptophyte en sous-bois de matorral mais un géophyte en steppe aride.

Les différents types biologiques renseignent ainsi sur les formes de croissance et donc sur la réponse des végétaux aux conditions locales de milieu et de perturbation et la classification de Raunkiaer est largement utilisée à travers différents biomes.

En vue de comparer les communautés végétales, en complément des méthodes phytosociologiques basées sur la composition floristique, des relations sont recherchées entre les types biologiques, les traits fonctionnels des plantes et l'environnement (Orshan et al., 1988 ; Danin et Orshan, 1990 ; Floret et al., 1990). Il ressort de ces travaux, une bonne adaptation à la sécheresse des chaméphytes parmi les espèces persistantes et des thérophytes parmi les éphémères, alors que les hémicryptophytes et géophytes augmentent avec la pluviosité et le froid. Ces relations, à l'échelle régionale, sont cependant masquées par l'influence de l'action de l'homme.

En vue d'illustrer la diversité fonctionnelle des milieux méditerranéens, nous avons retenu les thérophytes et les hémicryptophytes qui semblent montrer des variations significatives à travers les différents milieux (fig. 5).

Sous climat aride, les espèces dont l'unique source d'eau est atmosphérique, adoptent deux stratégies majeures face à la sécheresse accusée de l'été (Evenari et al., 1975) :

- les espèces arido-actives (persistantes ou pérennes) maintiennent une activité photosynthétique même très faible en période de forte sécheresse ; ce sont surtout des phanérophytes et des chaméphytes et quelques hémicryptophytes et géophytes. Leur principale réaction aux conditions sèches saisonnières s'exprime par un dimorphisme du feuillage qui assure une diminution de la surface transpirante) ;
- les espèces arido-passives (éphémères) cessent toute activité métabolique et regroupent, en milieu aride, les thérophytes, de nombreuses hémicryptophytes, géophytes voire même certains chaméphytes (*Helianthemum virgatum*).

2.0 ◀

2.2 ▶



2.2. Biomasse et productivité des écosystèmes méditerranéens

La production végétale (ou primaire) est une fonction essentielle d'un écosystème sur laquelle se construit l'ensemble de la chaîne trophique. Pour des raisons pratiques (disponibilité de données à l'échelle d'écosystèmes), nous considérons ici la production nette aérienne c'est à dire la quantité de matière végétale accumulée dans les organes aériens durant un temps donné et par unité de surface. C'est une production de biomasse qui s'exprime à un instant donné.

La productivité, au sens le plus courant en écologie, est définie comme un taux de production et exprimée en unité de production par unité de temps. Souvent, la productivité annuelle est approchée ou estimée par une seule année d'observation. En milieu méditerranéen, en particulier aride et semi-aride, une assez longue période de mesure est nécessaire pour couvrir une gamme assez large de variations. Une autre conception de productivité est celle qui, au sens des économistes, la définit non pas par rapport au temps mais par rapport à un facteur de production. Il s'agit d'une "productivité relative" que les écologues préfèrent appeler "efficacité". Dans les écosystèmes méditerranéens, soumis à la fois à l'action du climat et de l'homme, cette efficacité est le plus souvent exprimée en fonction de la quantité de pluie reçue et de la biomasse qui exprime souvent l'état de vigueur du peuplement.

Les structures de production dans les écosystèmes sont variables à l'image des types de végétation rencontrés. La biomasse aérienne des écosystèmes méditerranéens varie à travers un intervalle allant de moins de 1000 kgMs/ha pour les steppes à près de 300000 kg/ha pour une forêt de chêne. Ce grand intervalle de biomasse reflète les groupes fonctionnels dominants, différant par leur type biologique, leur forme de croissance, leur vigueur.

Comparativement à la biomasse, la productivité primaire n'est pas aussi variable en raison de facteurs de compensation. Par exemple, une espèce à feuilles caduques a une activité photosynthétique élevée avec une accumulation de matière végétal à coût énergétique faible. Alors qu'un végétal à feuilles persistantes a une faible capacité photosynthétique mais un plus fort indice foliaire avec une allocation de ressources vers les racines plus faible (Ehleringer et Mooney, 1983). Ainsi, pour quatre types de végétation méditerranéenne du Midi de la France, Eckardt et al. (1975) ont donné un rapport de 1 à 30 pour la biomasse aérienne et seulement de 1 à 2 pour la production aérienne. Pour différentes formations sclérophylles méditerranéennes, l'incrément de biomasse aérienne est de 1000 à 2000 kg/ha/an, incrément qui diminue avec l'âge (Spetch, 1981).

Dans la [fig. 6a](#) la productivité annuelle nette primaire est représentée en fonction de la biomasse pour différentes formations végétales méditerranéennes. Les trois grands systèmes, forêts, matorrals et steppes se distinguent nettement. Il est intéressant de placer ces

données dans un schéma général à l'échelle de la biosphère (fig. 6b).

Les écosystèmes méditerranéens sont relativement plus étendus. Notons la particularité des formations herbacées dont la productivité est élevée par rapport à la biomasse (toundra, savane, prairie, pelouse). Notons que les formations steppiques s'en rapprochent en raison des faibles ressources en liaison avec le climat et le sol, mais également suite à l'action humaine qui réduit les espèces pérennes au profit des annuelles et petites vivaces (cf. infra).

2.1 ◀

3.0 ▶



3. Le fonctionnement en milieu aride méditerranéen

La steppe est l'écosystème où s'exacerbent l'ensemble des contraintes méditerranéennes par le déficit hydrique qui devient permanent (aridité) et par la pression anthropique qui est, dans la plupart des cas, de plus en plus intense. Nous prendrons l'exemple des steppes arides des Hautes Plaines d'Algérie.



3.1. Définition et répartition des principales steppes

Les communautés steppiques à *Stipa tenacissima*, à *Lygeum spartum* et à *Artemisia herba-alba* constituent les principales formations végétales ayant marqué, durant plus d'un siècle, le paysage végétal des Hautes Plaines. Celles ci constituent un ensemble orotopographique homogène, enserré entre les reliefs de l'Atlas Tellien et de l'Atlas Saharien. Dans sa partie élargie, dans le Sud-Oranais, la dynamique de ces trois steppes, couvrant 80 à 90% de cette région, a été suivie durant une vingtaine d'années (Aidoud, 1994 ; Aidoud et Touffet, 1996 ; Aidoud et al., 1997).

Les steppes à *Stipa tenacissima* constituent le système dont sont issus par dégradation, la majorité des groupements steppiques (Le Houérou, 1969 ; Celles 1975 ; Le Houérou et al., 1975 ; Djébaïli 1978 ; Aidoud-Lounis 1984, 1997). Cependant, ce système ne peut être retenu comme un « climax » steppique car, pour de nombreux auteurs, (Djébaïli, 1978 ; Quézel et al., 1990 ; Le Houérou, 1995), il représente l'ultime stade de régression des formations forestières.

Selon une conception récente, les steppes à *Stipa tenacissima* correspondraient au « système historique indigène » (Aronson et al., 1995). Les steppes, comme celles à *Lygeum spartum* et à *Artemisia herba-alba*, qui en dérivent par dégradation, peuvent se maintenir durablement, et constituent des « stades alternatifs stables » (Westoby et al., 1989).

Par rapport à l'ensemble des Hautes Plaines, les steppes à *Stipa tenacissima* du Sud-Oranais, se distinguaient par leur homogénéité et leur densité mais en restant cantonnées en reliques aux altitudes plus élevées (>1100 m), aux abords des reliefs de l'Atlas Tellien au nord et de l'Atlas Saharien au sud. La steppe à *Lygeum spartum* est nettement plus hétérogène. Elle se présente le plus souvent en mosaïque incluant divers peuplements steppiques. Son optimum de développement se situe cependant dans le Sud-Oranais où peuvent être rencontrés les peuplements les plus denses et les plus homogènes. L'armoise blanche (*Artemisia herba-alba*) quant à elle, édifie une steppe d'une grande homogénéité physionomique et s'étend d'un seul tenant sur environ trois millions d'hectares.

Trois stations de surveillance continue, ont été installées chacune dans un des faciès les mieux conservés de ces trois steppes. Elles ont été choisies de façon à minimiser l'hétérogénéité locale sur les plans topographique (pente < 2 %), des caractères de surface du sol et de la densité des espèces pérennes (tabl. 2).

Tableau 2 - Localisation et principales caractéristiques des stations permanentes d'étude pour la pluviosité^a, le sol^b, la couverture sableuse de surface^c et la végétation^d.

	Steppe à alfa	Steppe à armoise	Steppe à sparte
Latitude	33°56'12" N	34°27'25" N	33°49'57" N
Longitude	00°51'10" E	00°26'33" E	00°15'05" W
Altitude (m)	1095	1050	1050
P1 (mm)	250 ± 20	220 ± 20	210 ± 20
P2 (mm)	220 ± 26	210 ± 30	200 ± 26
Pr (cm)	25-30	20-25	25-40
Texture	SL	LS	S-SL
MO (%)	1-3,5	1-1,5	0,4-1
Sb (%)	2	1	21
Espèce dominante	<i>Stipa tenacissima</i>	<i>Artemisia herba-alba</i>	<i>Lygeum spartum</i>
D (ind./ha)	10 000	30 000	7000
V (%)	50	35	40
Cs (%)	80	70	50
B1(kgMS/ha)	1100	1350	600
B1(kgMS/ha)	1000	1200	400

^a Moyenne pluviométrique annuelle (mm/an) : à long terme (P1) ; de la période d'étude de 1977-1993 (P2).

^b Sol : - Pr (cm) : profondeur du sol ;
texture : sablo-limoneuse (SL) ; limono-sableuse (LS) ; sableuse (S) ;
MO (%) : taux de matière organique

^c Sb (%) : Proportion de la surface de sol couverte par le sable.

^d Végétation

Biomasse aérienne (kgMS/ha) : totale (B1) ; des espèces pérennes (B2).

D (individus/ha) : densité de l'espèce dominante.

V (%) : couvert végétal global.

Cs (%) : contribution de l'espèce dominante au tapis végétal.

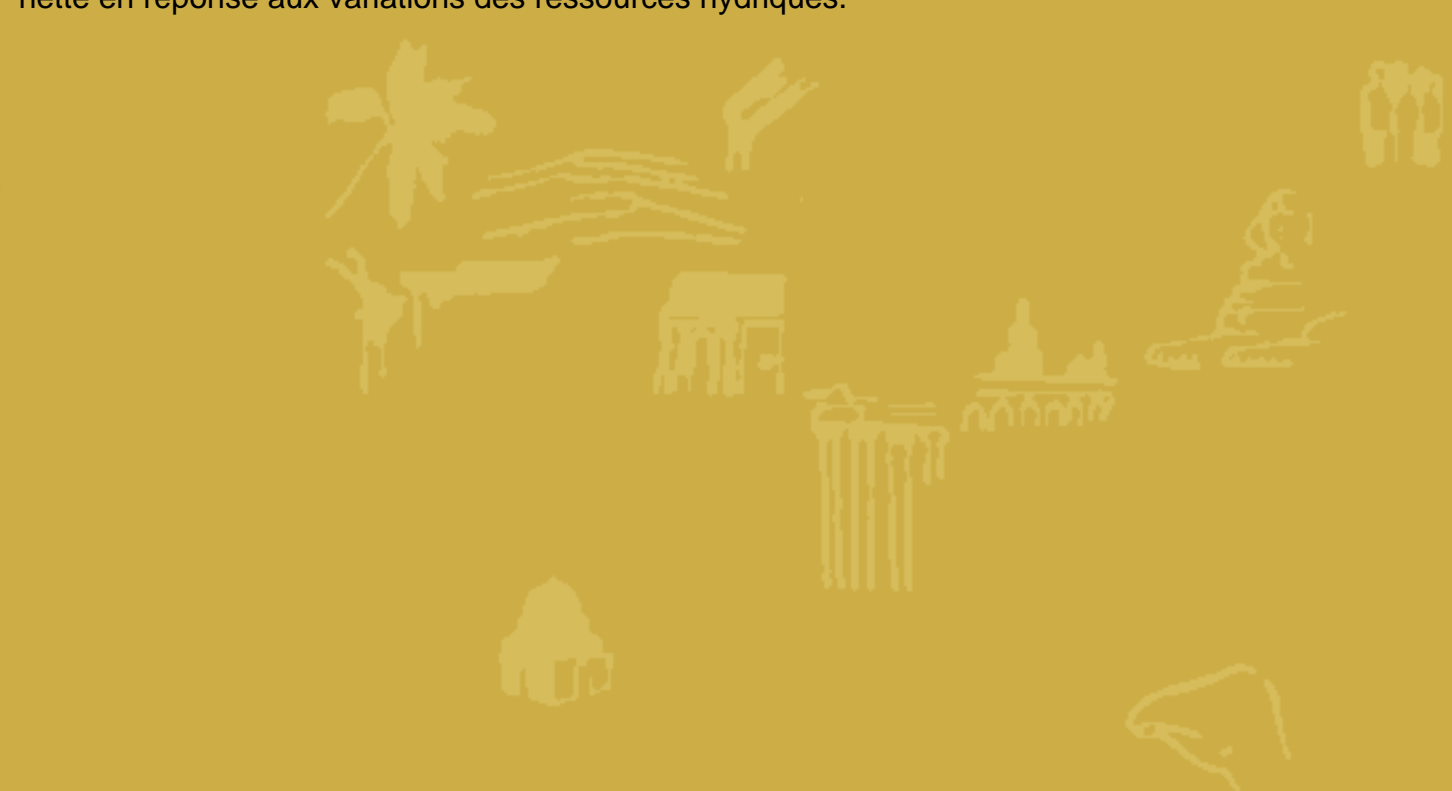
3.0 

3.2 



3.2. Fonctionnement des écosystèmes steppiques

Dans le fonctionnement des écosystèmes steppiques, les deux facteurs déterminants sont l'aridité et son corollaire la variabilité. Les paramètres fonctionnels choisis pour exprimer le fonctionnement sont les variations de la composition spécifique et de la diversité et la productivité primaire nette en réponse aux variations des ressources hydriques.



A. Variation de la composition floristique

Dans un milieu hétérogène et variable, le suivi des combinaisons d'espèces pouvant apparaître d'une année à l'autre peuvent donner des indications précieuses sur le fonctionnement et la dynamique de l'écosystème.



a. Variation inter-annuelle de composition floristique

La richesse floristique est marquée par une importante variabilité inter-annuelle (tabl. 3) illustrée par les coefficients de variation (cv). Globalement, ce sont les thérophytes qui représentent la catégorie la plus fluctuante déterminant in fine la variabilité de la diversité globale.

Tableau 3. - Richesse spécifique^a totale, des thérophytes et des arido-passives pour les stations d'étude. La variabilité de la richesse annuelle est exprimée par l'étendue des valeurs et le coefficient de variation (cv %).

Station à : Espèce dominante	Stipa tenacissima		Artemisia herba-alba		Lygeum spartum	
Richesse spécifique	nombre d'espèces	taux de richesse (%)	nombre d'espèces	taux de richesse (%)	nombre d'espèces	taux de richesse (%)
Totale	108	100	56	100	105	100
moyenne annuelle	53,3 ± 7,5	49,4 ± 6,9	25,9 ± 5,8	46,3 ± 10,4	48,1 ± 11,3	45,8 ± 10,8
étendue	26 - 79	24,1 - 73,1	8 - 45	14,3 - 80,4	20 - 96	19,0 - 91,4
cv %	28,6		44,2		44,9	
Arido-passives	103	95,4	53	94,6	99	94,3
moyenne annuelle	48,3 ± 7,5	44,7 ± 6,9	22,9 ± 5,8	41,0 ± 10,4	42,1 ± 11,3	40,1 ± 10,7
étendue	21-74	19,4 - 68,5	5 - 42	8,9 - 75,0	14 - 90	13,3 - 85,7
cv %	31,6		50,0		51,1	
Thérophytes	71	65,7	42	75,0	72	68,6
moyenne annuelle	29,1 ± 5,9	26,9 ± 5,4	17,5 ± 5,1	31,2 ± 9,1	25,4 ± 9,4	24,2 ± 8,9
étendue	9 - 50	8,3 - 46,3	1 - 34	1,8 - 60,7	4 - 65	3,8 - 61,9
cv %	41,2		57,7		70,4	

^a La richesse spécifique est exprimée par le nombre d'espèces (fréquence absolue) et par la richesse relative (Rr) exprimée en pour-cent par rapport à la richesse totale stationnelle recensée durant la période d'observation.

dans la catégorie des éphémères (thérophytes et petites vivaces), l'analyse des variations inter annuelles fait ressortir des groupes d'espèces dont le trait majeur est leur affinité phytogéographique qui renseigne sur leur origine :

- un cortège d'espèces décrites comme appartenant à des milieux de matorral ou forêt. Elles sont pratiquement exclusives de la station d'alfa (*Erysimum grandiflorum*, *Achillea leptophylla*, *Astragalus caprinus*, *Linum strictum*) mais en sont souvent absentes en année défavorable ; c'est un groupe, qui en raison de son caractère relictuel, se trouve en situation d'équilibre fragile en relation avec la dynamique actuelle de ces écosystèmes ;
- à l'opposé de ce groupe, des espèces courantes et relativement régulières forment un fond commun aux trois types de steppes. Ces espèces peuvent être présentes même en année sèche, ce qui témoigne d'une certaine adaptation à la sécheresse ; c'est en particulier le cas de *Alyssum linifolium*, *A. granatense* et *A. scutigerum*, *Koeleria pubescens*, *Koelpinia linearis* et *Schismus barbatus*.) ; en fait, un trait commun à ces espèces, qualifiées d'éphémérophytes, est de pouvoir se développer à la faveur d'épisodes humides même de très courte durée, ce qui peut avoir lieu même en année considérée globalement comme sèche. Ainsi, *Schismus barbatus* peut germer et fleurir trois fois durant la même année (Aidoud, 1989).
- un groupe d'espèces connues dans des milieux surtout méditerranéens mais nettement plus humides. N'apparaissant également qu'en année humide à moyenne ou avec des densités faibles, ces espèces peuvent être rattachées à deux catégories principales :
 - . celle des espèces xérophiles des pelouses méditerranéennes calcaires avec comme caractéristiques les graminées annuelles telles que *Brachypodium distachyon*, *Bromus squarrosus*, *Bromus rubens* (Barbero et Loisel, 1971 ; Guinochet, 1977 ; Brullo, 1985) ;
 - b. celle d'espèces connues comme des synanthropes, autrement appelées « mauvaises herbes ». Ces dernières, n'apparaissant pour la plupart qu'en année favorable, n'ont cependant pas gardé le caractère d'espèces envahissantes qui leur est connu dans leur milieu d'origine. Par exemple, dans cette catégorie, de nombreuses espèces, comme *Crepis vesicaria*, *Sonchus oleraceus*, *Medicago hispida*, *Launaea resedifolia*, constituent dans les steppes pâturées, de bonnes espèces pastorales.

La figure 7a montre que les espèces qui apparaissent en bonne année sont pour la plupart des synanthropes, celles qui sont recensées également en année moyenne sont caractéristiques des pelouses calcaires alors que ce sont surtout les espèces steppiques qui sont présentes en mauvaise année. Cette répartition se retrouve dans les trois communautés (fig. 7 b, c et d), sauf pour les synanthropes mieux représentées dans la station à *Lygeum spartum*. Cette dernière station est

soumise à une plus grande pression anthropique, ce qui est confirmé par l'abondance de synanthropes. Ces dernières et dans une moindre mesure, les espèces de pelouses calcaires présentent, en conditions favorables d'humidité, de plus grandes capacités de préemption. C'est le cas de *Eruca vesicaria* dont la présence est à peine signalée chaque année dans la steppe d'alfa et qui arrive, durant l'année 1986, à produire presque 100 kgMS/ha ce qui constitue un maximum jamais atteint par une espèce éphémère dans cette steppe.

3.2.A 

3.2.A.b 





b. Phénologie

Le comportement phénologique c'est à dire les variations morphologiques saisonnières des espèces est très variable d'une année à l'autre. A une échelle saisonnière, les phénophases ne sont homogènes ni d'une année à l'autre ni d'une population (voire individu) à l'autre. Le suivi de la biomasse dans la steppe d'armoise, montre que chacune des principales populations (les plus abondantes) présente une évolution particulière (fig. 8). Durant l'automne et une partie de l'hiver, la seule espèce qui, outre l'armoise, occupe le terrain c'est *Poa bulbosa*. Cette espèce vivace est connue par ailleurs pour son cycle très précoce (espèce hivernale) à travers toute son aire de répartition. L'autre espèce vivace, *Helianthemum virgatum* est plus tardive.

Les cycles des principales thérophytes se succèdent en commençant par *Helianthemum apertum*, suivie de *Schismus barbatus*, *Alyssum linifolium* et enfin de *Silene setacea* la plus tardive. Le pic de phytomasse coïncide en général avec le début de floraison. Ce phénomène de relais entre espèces est connu sous le nom de fluctuations asynchrones que la théorie de « niche de régénération » sensu Grubb (1977), permet de comprendre. L'exclusion compétitive peut être ainsi différée en raison des variations des conditions de milieu qui favorisent la ségrégation de niches « temporelles ».

L'évolution dans la steppe à sparte montre en revanche des courbes spécifiques plus homogènes. Hormis le cycle particulier de *Helianthemum virgatum*, les autres espèces, pour la plupart des thérophytes ont un comportement similaire. Remarquons que seules *Astragalus* sp. et *Lolium rigidum* ont une phytomasse élevée. Les conditions écologiques semblent l'emporter sur les relations interspécifiques dans cette station ce qui semble être une caractéristique des zones les plus arides (Noble, 1986). Par ailleurs, à la différence de la steppe d'armoise blanche, ce sont là des niches spatiales en mosaïque qui sont créées par l'hétérogénéité locale qui favorise ainsi la diversité et explique une certaine synchronisation des cycles.

à une échelle pluriannuelle, des fluctuations asynchrones peuvent exister également. Dans la steppe à armoise, l'espèce la plus importante après l'armoise est *Poa bulbosa*. Sa production moyenne est de 45 kgMS/an (tabl.24) mais peut atteindre environ 150 kgMS (enregistrée en 1981). Signalons que pour cette espèce, la phytomasse souterraine non racinaire est trois fois plus élevée que la phytomasse épigée. Les valeurs de production données pour cette espèce représentent environ 25% du total. Comme pour les autres espèces, la production ne semble pas suivre exactement celle de la pluviosité (malgré une corrélation significative).

En effet, comme nous pouvons le remarquer (fig. 9) les pics de production spécifique ne coïncident pas en général avec ceux de la

production totale de la communauté. Chaque année pluvieuse semble bénéficier à une espèce ou une catégorie différente: *Helianthemum apertum* en 1977; *Herniaria hirsuta* en 1980; *Poa bulbosa* en 1981 et *Alyssum sp.* en 1986. D'une année à l'autre, c'est une espèce particulière qui peut dominer montrant par là le rôle des conditions annuelles sur la préemption définie comme la possibilité qu'a une population d'occuper l'espace et d'empêcher ainsi d'autres de s'y installer (Barbault, 1992).

3.2.A.a 

3.2.A.c 



c. Variation de richesse

La richesse floristique est marquée par une importante variabilité inter-annuelle illustrée par les coefficients de variation (cv). Globalement, ce sont les thérophytes qui représentent la catégorie la plus fluctuante déterminant in fine la variabilité de la diversité globale.

Le facteur déterminant dans cette variabilité est la pluviosité. La pluie intervient d'abord par sa quantité puis par les différentes caractéristiques de répartition dans l'année, d'intensité et de durée).

La mise en relation de la richesse relative annuelle (fig. 10) avec la quantité de pluie annuelle donne une corrélation hautement significative ($r = 0.703^{***}$). La régression globale indique qu'à partir de 230 mm/an, 50% des espèces peuvent être présentes. Cependant, à partir de cette limite de pluie, les points sont nettement plus dispersés et la courbe s'infléchit. La courbe obtenue rappelle celle « hump-backed curve » décrite par Huston (1994), indiquant une baisse de diversité aux niveaux élevés de ressources (Grime, 1973). Ceci serait donc dû à l'existence d'une limite fonctionnelle du système mais peut également être le fait de l'impact plus significatif une fois que le caractère limitant de l'eau s'atténue. En effet, aux valeurs de P élevées, les conditions climatiques saisonnières deviennent déterminantes par la température mais surtout par la répartition des pluies (Pitt et Heady 1978 ; Aronson et Shmida 1992).

La variabilité de richesse dans les milieux arides ressort ainsi, de façon globale, comme une de leurs caractéristiques fondamentales. Le suivi de la composition floristique, dans le temps, à une échelle saisonnière et annuelle a permis de recenser un total de 139 taxons différents qui représente en fait la richesse totale. Une des caractéristiques principales de la liste floristique recensée est la prééminence des taxons méditerranéens (80 %) qui souligne l'appartenance à la région méditerranéenne. Cette relative richesse contraste avec la pauvreté floristique généralement attribuée aux régions arides, ce qui relève du « paradoxe » des milieux difficiles (Went, 1949 ; Whittaker et Neiring 1965 ; Mac Mahon 1981).

La coexistence d'un grand nombre d'espèce dans un même habitat s'oppose au principe de « l'exclusion compétitive ». Selon Chesson et Case (1986), le fonctionnement dit « en non-équilibre » qui caractérise les milieux perturbés et/ou hétérogènes, permet d'éviter cette exclusion et de favoriser la diversité. Ce mode de fonctionnement semble induire un déterminisme de la diversité plus temporel que spatial. En effet, dans les trois types de communautés à l'échelle du Sud-Oranais, la comparaison des répartitions spatiale et temporelle de la richesse, montre que la variabilité est toujours plus élevée dans le temps que dans l'espace.

Les variations interannuelles de composition floristique des communautés steppiques arides révèlent une difficulté essentielle dans

l'établissement des typologies phytosociologiques. A titre d'exemple *Brachypodium tenellum*, espèce rare, n'a été relevée en une vingtaine d'années que quatre fois dans deux stations et toujours en un ou deux exemplaires. Ainsi, un relevé instantané de la flore peut ne donner qu'une vue partielle de la phytocénose dont la définition reste étroitement conditionnée par la situation climatique de l'année. En année défavorable, le nombre d'espèces pouvant être recensé, serait insuffisant pour caractériser la diversité en particulier dans les communautés les plus riches en thérophytes. Par ailleurs, les espèces qui n'apparaissent qu'en bonne année ne seraient pas les plus représentatives de la végétation steppique.

Les facteurs dits endogènes qui peuvent influencer sur le fonctionnement sont les potentialités propres à chaque espèce telles le stock de semences ou la diversité génétique. Dans les trois stations étudiées, la production de graines peut subir de grandes fluctuations qui semblent suivre, globalement, la variation de la pluviosité (Hanifi et Touffet, 1989). Il semble cependant difficile d'établir un lien direct entre le taux de germination d'une espèce, sa biomasse produite, le taux de fructification et le stock de graines viables ; ce qui semble se vérifier dans d'autres milieux méditerranéens perturbés (Bonis, 1993). Quant à la diversité génétique, un exemple parlant est fourni par deux espèces du genre *Bromus* connu pour son caractère envahissant (Roy et al. 1991) : *B. squarrosus* et de *B. rubens*. La première reste limitée dans la steppe d'alfa, aux conditions annuelles relativement humides. C'est une espèce qui, comme de nombreuses autres espèces diploïdes, a tendance à régresser en région méditerranéenne (Ainouche et al. 1995). Dans le cas des steppes d'alfa, son extinction est directement liée au surpâturage (Aidoud 1994). La deuxième qui est tétraploïde, sous la pression anthropique, semble au contraire, se maintenir sinon être favorisée (Amstrong 1988).

3.2.A.b



3.2.B



B. Production primaire nette

La production nette aérienne est basée sur des mesures de la phytomasse tout au long de la saison de croissance végétale (Aidoud, 1989). La production est évaluée par la différence entre un minimum et un maximum de phytomasse. Le suivi saisonnier de la phytomasse permet de minimiser les erreurs liées à la différence de cycle phénologique entre les espèces. Par ailleurs, la communauté doit être suffisamment homogène car une hétérogénéité spatiale importante peut masquer les variations saisonnières. Les résultats de 11 ans de mesures sont résumés dans le tableau 4.

Tableau 4 - Productivité primaire nette de trois steppes arides et efficacité biotique des espèces pérennes.

Steppe	Productivité (kg de matière sèche / ha /an)				
	Totale	espèces pérennes (Pr)	autres espèces	Phytomasse maximale (B)	Efficacité biotique (%)
à alfa	480 (41)	410 (40)	80 (85)	1030	40
à armoise	470 (47)	340 (41)	140 (90)	1200	37
à sparte	420 (73)	260 (64)	160 (140)	310	84

Entre parenthèses sont donnés les coefficients de variation en %. L'efficacité biotique exprimée par le rapport Pr/B pour lequel la phytomasse maximale est une moyenne sur 11 ans. Dans le rapport Pr/B de l'armoïse, la phytomasse B inclut la partie ligneuse évaluée à 100 kgMS/ha/an.

Notons que la productivité totale ne présente pas de différence significative entre les stations. La différence est plus nette pour les espèces pérennes dominantes et surtout pour les annuelles et petites vivaces.

L'efficacité biotique est, au plan dynamique, diversement interprétée par les auteurs. Elle exprime le taux de renouvellement (Margalef, 1958) ou à l'inverse un taux d'accumulation de la biomasse (NoyMeir, 1985) ce qui va de pair avec la stabilité des communautés ou encore le degré de maturité d'un écosystème (Ramade, 1981). En milieu steppique, l'efficacité biotique exprime la taux de pérennité qui constitue un important indicateur de dynamique. En comparant l'alfa et le sparte considérées comme deux espèces pérennes, nous remarquons que le rapport est nettement plus élevé chez le sparte, ce qui lui confère une plus faible pérennité. De façon générale, de nombreux paramètres fonctionnels (phénologie, taux d'espèces annuelles) relevés dans cette de steppe, indiquent une moindre stabilité. Ce caractère se confirme à l'examen de la variabilité inter-annuelle de la production.

La variabilité inter-annuelle de la production est élevée ; elle est exprimée par le coefficient de variation (tabl. 4). Quelle que soit la catégorie considérée, la variabilité dans la station à sparte est toujours la plus

importante. Elle est nettement plus élevée pour la catégorie des éphémères composée en majorité par des thérophytes.

Cette variabilité est nettement déterminée par la pluviosité.

La [figure 11](#) montre la relation entre la production annuelle totale et la quantité de pluie cumulée de septembre à juin jugée comme la plus efficace (corrélation la plus significative). Comme pour la richesse spécifique, bien que moins nette, la dispersion des points est plus grande pour les valeurs élevées de pluie. Il est probable que pour ces valeurs, d'autres facteurs, comme la répartition des pluies ou la température interviennent. Cependant, la relation de la production totale avec la pluviosité saisonnière ou avec la température ne donne pas des corrélations plus significatives.

La productivité relative calculée par le rapport de la production à la pluie annuelle exprime l'efficacité du millimètre de pluie. La [figure 12](#) représente cette efficacité en fonction de la pluviosité elle même. La tendance représentée par une régression polynomiale est obtenue avec un coefficient hautement significatif. Ceci confirme le résultat similaire obtenu dans le Sud tunisien (Floret et Pontanier 1982), qui exprimerait comme pour la richesse floristique, l'existence d'une limite fonctionnelle que le système ne peut dépasser.

3.2.A.c

conclusion



CONCLUSION

Le caractère qui ressort dans le fonctionnement des systèmes méditerranéens et en particulier ceux de l'étage aride, est la variabilité (Went 1949 ; Noy-Meir 1985 ; Bowers 1987 Le Houérou, 1992). Celle-ci s'exprime à travers soit la diversité (Pitt et Heady 1978; Aronson et Schmida 1992 ; Tilman et El Haddi 1992 ; Naveh 1993) soit la production primaire (Aidoud, 1992, Le Houérou, 1992, 1996)). L'importance de cette variabilité montre la nécessité de couvrir une gamme la plus large possible de fluctuations afin de pouvoir évaluer les étendues des variables étudiées, l'importance de leur variabilité et d'étudier le déterminisme à travers les facteurs climatiques en particulier.

L'eau est le facteur limitant, ce qui souligne l'importance de la pluie. Il est à noter que par rapport à celles de la richesse ou de la production, la variabilité inter-annuelle de pluie est plus faible avec un coefficient de variation de 24 à 28 % selon les stations. Dans un but comparatif, Le Houérou (1992, 1996) calcule le rapport RVPP des variabilités de la production et de la pluie qui est de 1,5 pour l'ensemble des régions arides. Dans le cas présenté ici, il est relativement plus élevé avec une moyenne de 2.16 pour les trois steppes. En fait, c'est la steppe à sparte qui se distingue avec une valeur de 2.96. Les deux variables n'étant pas indépendants, cela signifie que l'écart à la moyenne de la production peut être jusqu'à 3 fois plus important (plus faible ou plus élevé selon que l'année est sèche ou humide).

Ceci souligne l'important handicap que peut représenter cette variabilité dans la gestion du pâturage. La situation actuelle de la steppe, fortement dégradée, favorise la tendance qui caractérise la steppe à sparte, ce qui se confirme d'ores et déjà dans la steppe à alfa (Aidoud, 1994). Ceci montre les risques encourus en période de sécheresse. La production s'effondre d'une année à l'autre alors que la pression de pâturage ne varie pas. Il est aisé de deviner alors la pression et les dommages que peut subir une espèce pérenne qui persiste en année sèche. La destruction des espèces pérennes exprime entre autres, un des principaux indicateurs biologiques de la désertification (Aidoud et Touffet, 1996).



BIBLIOGRAPHIE

Aidoud, A., 1983.

- Contribution à l'étude des écosystèmes steppiques du Sud-Oranais. Thèse 3ème Cycle, Univ. Sci. Technol. H. Boumediene, Alger, 253 p.+ ann.

Aidoud, A., 1989.

- Contribution à l'étude des écosystèmes pâturés (Hautes Plaines Algéro-Oranaises, Algérie). Thèse Doct. Etat, Univ. Sci. Technol. H. Boumediene, Alger, 240 p.+ ann.

Aidoud, A., 1992.

- Les parcours à alfa (*Stipa tenacissima* L.) des Hautes Plaines algériennes : Variations inter-annuelles et productivité. In : Gaston, A., Kernick, M. & Le Houérou, H.N. (eds), Actes du 4ème Congrès International des Terres de Parcours, Montpellier, France, 22-26 avril 1991, pp. 198-199. CIRAD, Montpellier

Aidoud, A., 1994.

- Pâturage et désertification des steppes arides en Algérie. Cas de la steppe d'alfa (*Stipa tenacissima* L.). *Paralelo* 37° 16 : 33-42.

Aidoud, A. & Touffet, J., 1996.

- La régression de l'alfa (*Stipa tenacissima*), graminée pérenne, un indicateur de désertification des steppes algériennes. *Sécheresse* 7(3) : 187-193.

Aidoud, A., Aidoud-Lounis, F. & Slimani, H., 1997

- Effects of grazing on soil and desertification. In: Ecological Basis of Livestock Grazing in Mediterranean Ecosystems (V.P. PAPANASTASIS (Ed.), Workshop, oct 1997, Univ. Thessaloniki (Greece), in press.

Aidoud-Lounis, F., 1984.

- Contribution à la connaissance des groupements à sparte (*Lygeum spartum* L.) des Hauts Plateaux Sud-Oranais; étude phyto-écologique et syntaxonomique. Thèse 3ème Cycle, Univ. Sci. Technol., H. Boumediene, Alger, 253 p.+ ann.

Aidoud-Lounis, F. 1997.

Le complexe alfa-armoïse-sparte (*Stipa tenacissima* L., *Artemisia herba-alba* Asso, *Lygeum spartum* L.) des steppes arides d'Algérie : structure et dynamique des communautés végétales. Thèse de Doctorat, Université d'Aix-Marseille, Marseille, 263 p.

Ainouche, M., Misset, M.T., et Huon, A., 1995.

- Genetic diversity in Mediterranean diploid and tetraploid *Bromus* L. (Section *Bromus* Sm.) populations. *Genome* 38 : 879-888.

Amstrong, K.C. 1988.

Chromosome evolution of *Bromus*. In : Tsuchiya T. & Gupta P.K.(eds), Chromosome engineering in plants (Part B), pp. 363-377. Elsevier, Amsterdam.

Aronson, J., Floret, C., Le Floc'h, E., Ovalle, C. & Pontanier R., 1995.
- Restauration et réhabilitation des écosystèmes dégradés en zones arides et semi-arides. Le vocabulaire et les concepts. In : Pontanier, R., M'hiri A., Aronson, J., Akrimi N. & Le Floc'h, E. (eds), L'homme peut-il refaire ce qu'il a défait ? pp. 11-29. J. Libbey Eurotext.

Aronson, J. & Shmida, A., 1992.
- Plant species diversity along a Mediterranean-desert gradient and its correlation with interannual rainfall fluctuations. *J. Arid Environ.* 23 : 235-247.

Aschmann, H., 1973.
- Distribution and peculiarity of Mediterranean ecosystem. In : di Castri, F. & Mooney, H.A.(eds), *Mediterranean Type Ecosystems, Origin and Structure*, pp. 11-19. Springer- Verlag, Berlin,

Axelrod, D.I., 1973.
- History of the mediterranean ecosystem in California. In : di Castri, F. & Mooney, H.A.(eds), *Mediterranean Type Ecosystems, Origin and Structure*, pp. 225-277. Springer- Verlag, Berlin,

Bagnouls & Gaussen, 1953.
- Saison sèche et indice xérothermique. *Doc. Cartes Product. Végét. Série Généralités* 3(1) : 1-47 + carte.

Bakker, J.P., Olf, H., Willems, J.H., & Zobel, M., 1996.
- Why do we need permanent plots in the study of long-term vegetation dynamics. *J. Veg. Sci.* 7 : 147-156.

Barbault, R., 1992.
- *Ecologie et peuplements : structure, dynamique et évolution*. Masson, Paris, 273 p.

Barbero, M., 1990.
- Méditerranée : bioclimatologie, sclérophyllie, sylvigénèse. *Ecologia Mediterranea* XVI : 1-12.

Barbero, R., & Loisel, M., 1971.
- Contribution à l'étude des pelouses à Brome méditerranéennes et méditerranéo-montagnardes. *Anales Inst. Bot. Cavanilles* 28 : 91-161.

Bonis, A., 1993.
- Dynamique des communautés et mécanismes de coexistence des populations de macrophytes immergées en marais temporaires. Thèse de Doctorat, Université de Montpellier, Montpellier.

Bottner, P., 1982.
- Evolutions des sols et conditions bioclimatiques méditerranéennes. *Ecologia Mediterranea* VIII : 115-134.

Bowers, M.A., 1987.
- Precipitation and the relative abundances of desert winter annuals : a 6-year study in the northern Mohave Desert. *J. Arid Environ.* 12 : 141-149.

Brullo, S., 1985.

- Sur la syntaxonomie des pelouses thérophytiques des territoires steppiques de l'Europe Sud-Occidentale. Doc. Phytosociol. N.S. Vol. IX :1-24.

Celles, J.C., 1975.

- Contribution à l'étude de la végétation des confins saharo-constantinois (Algérie). Thèse Doct. Etat, Univ. Nice, 366 p.+ann.

Chesson, P.L., et Case, T.J., 1986.

- Overview: nonequilibrium community theories: chance, variability, history and coexistence. In : J. Case & T.J. Diamond (eds), Community Ecology. Harper & Row, New York. pp. 229-239.

Cody, M.L. & Mooney, H.A., 1978.

- Convergence versus nonconvergence in mediterranean climate ecosystems. Annu. Rev. Ecol. Syst. 9 : 265-321.

Daget, Ph., 1977.-

Le bioclimat Méditerranéen. Caractères généraux, mode de représentation. Vegetatio 34 : 1-20.

Daget, Ph., 1980.

- Sur les types biologiques botaniques en tant que stratégie adaptative (cas des thérophytes). In : Barbault, R., Blandin, P. & Meyer, J.A. (eds), Recherches d'écologie théorique : les stratégies adaptatives, pp. 89-114. Maloine, Paris.

Danin, A. & Orshan, G., 1990.

- The distribution of Raunkiaer life forms in Israel in relation to the environment. J. Veg. Sci. 1 : 41-48.

Djébaïli, S., 1978.

- Recherches phytoécologiques et phytosociologiques sur la végétation des Hautes Plaines steppiques et de l'Atlas Saharien algériens. Thèse Doct. Etat, Univ. Sci. Tech. Languedoc, Montpellier, 229 p.+ann.

De Martone, E., 1927.

- Traité de géographie physique. Vol. 1. A. Colin, Paris. di Castri, F., 1981.- Mediterranean-type shrublands of the world. In : di Castri, F., Goodall, D.W. & Spetch, R.L. (eds), Ecosystems of the world 11 : mediterranean-type shrublands, pp. 1-52. Elsevier, Amsterdam.

Ekardt, F.E., Heim, G., Methy, M. & Sauvezon, R., 1975.

- Interception de l'énergie rayonnante, échanges gazeux et croissance dans une forêt méditerranéenne à feuillage persistant (Quercetum ilicis). Photosynthetica : 145-156.

Ehleringer, J. & Mooney, H.A., 1983.

- Productivity of desert and mediterranean plants. In : Lange, O.L., Nobel, P.S., Osmond, C.B., & Ziegler, H. (eds), Physiological plant ecology, IV: Ecosystem process, mineral cycling, productivity and man's influence, pp. 205-231. Springer-Verlag, Berlin.

Emberger, L., 1930.

- La végétation de la région méditerranéenne : essai d'une classification des groupements végétaux. Rev. Gen. Bot. 42 : 641-662, 705-721.

Emberger, L., 1955.

Emberger, L., 1955. Une classification biogéographique des climats. Rec. Trav. Lab. Géol. Rec. Trav. Lab. Géol. Bot. Zool. Fac. Sci. Montpellier 7 : 1-47.

Evenari, M., Schulze, E.D., Kappen, L., Buschbom, V. & Lange, O.L., 1975.

- Adaptative mechanisms in desert plants. In : Vernberg, E.J. (ed.), Physiological adaptation to the environment, pp. 111-129. New York.

Floret, C., Galan M.J., Le Floc'h, E., Orshan, G. & Romane, F., 1990.

- Growth forms and phenomorphology traits along an environmental gradient : tools for studying vegetation. J. Veg. Sci. 1: 71-80.

Floret, C. & Pontanier, R., 1982.

- L'aridité en Tunisie pré-saharienne : climat, sol, végétation et ménagement. Thèse Doct. Etat, Univ. Sci. Tech. Languedoc, Montpellier, 580p.

Friedel, M.H., 1992.

- Variability in space and time and the nature of vegetation change in arid rangelands. In : Gaston, A., Kernick, M. & Le Houérou., H.N. (eds), Actes du 4ème Congrès International des Terres de Parcours, Montpellier, France, 22-26 avril 1991, pp. 114-118. CIRAD, Montpellier

Gitay, H. & Noble, I.R., 1997.

- What are functional types and how should seek them ? In : Smith, T.H., Shugart, H.H. & Woodward F.I. (eds), Plant functional types : their relevance to ecosystem properties and global change, pp. 3-19. Cambridge University Press, Cambridge.

Grime, J.P. 1973.

Control of species density in herbaceous vegetation. J. Environ. Manage. 1 : 151-167.

Grubb, P., 1977.

- The maintenance of species richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. Biol. Rev. 52 : 107-145.

Guinochet, M., 1977.

- Contribution à la synsystème des pelouses thérophytiques du Nord de la Tunisie et de l'Algérie. In : Les pelouses sèches. Coll. Phytosociol. 6 : 1-21.

Hanifi, N., et Touffet, J., 1989.

- Régénération par les semences dans les Hautes Plaines steppiques algériennes. In : Actes du 16ème Congrès International des Herbages, Nice (France). pp. 1601-1602.

Heywood, V.H., 1995.

- The mediterranean flora in the context of world biodiversity. Ecologia Mediterranea XXI : 11-18.

Huston, M.A. 1994.

- Biological diversity : The coexistence of species on changing landscapes. Cambridge University Press, Cambridge.

Ionesco, T. & Sauvage, Ch., 1962.

- Les types de végétation du Maroc : essai de nomenclature et de définition. Rev. Géogr. Maroc 1-2 : 75-86.

Le Floc'h, E., 1993.

- Biodiversité et gestion des ressources pastorales. Cours spécialisé : développement des zones arides et désertiques, CIHEAM-IAM Montpellier & IRA Medenine, 51p.

Le Houérou, H.N., 1969.

- La végétation de la Tunisie steppique. Ann. Inst. Natl. Agron. Tunis 2(5) : 1-624.

Le Houérou, H.N., 1992.

- Relations entre la variabilité des précipitations et celles des productions primaire et secondaire en zone arides. In : Le Floc'h, E., Gouzis, A., Cornet, A. & Bille, J-C. (eds), L'aridité, une contrainte au développement, pp. 197-220. ORSTOM, Paris.

Le Houérou, H.N., 1995.

- Bioclimatologie et Biogéographie des steppes arides du Nord de l'Afrique. Diversité biologique, développement durable et désertisation, Options méditerranéennes, sér. B : recherches et études : 1-396p.

Le Houérou, H.N., 1996.

- A probabilistic approach to assessing arid rangelands productivity carrying capacity and stocking rates. In : International Workshop on Sustainable Use of Rangelands and Desertification Control. Jeddah, 3-6 novembre 1996. pp : 1-19.

Leonardi, S., Rapp, M., 1982.

- Phytomasse et minéralomasse d'un taillis de chêne vert du massif de l'Etna. Ecologia Mediterranea VIII : 125-138.

Leonardi, S., Rapp, M., Failla, M & Komaromy, E., 1992.

- Biomasse, minéralomasse, productivité et gestion de certains éléments biogènes dans une forêt de *Quercus suber* L. en Sicile (Italie). Ecologia Mediterranea XVIII : 89-98.

Mac Mahon, J.A., 1981.

Ecosystem dynamics : introduction. In : Goodall, D.W. & Perry, R.A. (eds), Arid-land ecosystems, pp. 263-269. Cambridge University Press, Cambridge.

Mainguet, M., 1995.

- L'homme et la sécheresse. Masson, Paris, 335 p.

Margalef, R., 1958.

- Information theory in ecology. General Systems 3 : 36-71.

Médail, F. & Quézel, P., 1997.

- Hot-spots analysis for observation of plant biodiversity in the méditerrananean basin. Ann. Missouri Bot. Gard. 84(1) : 112-127.

Mooney, H.A. (ed.), 1977.

- Convergent Evolution in Chile and California, Ecosystems. Dowden, Hutchinson & Ross, Stroudsburg, Penn. 224 p.

Noble, I.R., 1986.

- The dynamics of range ecosystems. In : Rangelands under siege, proc. 2d International Rangeland Congress, Adelaide, 1984, pp. 3-4. Australian Acad. Sci., Canberra.

Noy-Meir, I., 1985.

- Desert ecosystem structure and function. In : Evenari, M., Noy Meir, I. & Goodall D.W. (eds), Hot deserts and arid shrublands, pp. 93-103. Ecosystems of the world 12A. Elsevier, Amsterdam

Orshan, G., Le Floc'h, E., Le Roux, A. & Montenegro, G., 1988.

- Plant phenomorphology as related to summer drought mediterranean type ecosystems. In : di Castri, F., Floret, C, Rambal, S.& Roy J. (eds), Time scales and water stress, Proc. 5th Int. Conf. on mediterranean ecosystems, pp. 111-123. I.U.B.S. Paris.

Ozenda, P., 1994.

- Végétation du continent européen. Delachaux et Niestlé, Lausanne-Paris, 271 p. Pitt, M.D.& Heady, H.F., 1978.- Responses of annual vegetation to temperature and rainfall patterns in Northern California. Ecology 59 : 336-350.

Pons, A., 1981.

- The history of the mediterranean shrublands. In : di Castri, F., Goodall, D.W. & Spetch, R.L. (eds), Ecosystems of the world 11 : mediterranean-type shrublands, pp. 1-52. Elsevier, Amsterdam.

Pons, A., de Beaulieu, JL, Guiot, J.& Reille, M., 1990.

- Vingt cinq ans de recherche en analyse pollinique. Ecologia Mediterranea XVI : 169-193.

Pouget, M., 1980.

- Les relations sol-végétation dans les steppes Sud-algéroises. Trav. Doc. ORSTOM. : 116 : 1-555 [Thèse Doct. Etat, Univ. Aix-Marseille, 1979].

Quézel, P, 1983.

- Flore et végétation actuelles de l'Afrique du Nord, leur signification en fonction de l'origine, de l'évolution et des migrations des flores et structures de végétation passées. Bothalia 14(3/4) : 411-416.

Quézel, P., Barbéro, M., Bonin., G., & Loisel R. 1990.

Recent plant invasions in the circum-Mediterranean region. In : Di Castri, F., Hansen, A.J. & Debusche, M.(eds), Biological Invasions in Europ and the Mediterranean Basin, pp. 51-60. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.

Ramade, F., 1981.

- L'écologie des ressources naturelles. Masson, Paris, 322 p. Raunkiaer, C., 1934.- Life forms of plants and statistical plant geography. Calderon Press, Oxford, 632 p. (English translation of collected papers by C. Raunkiaer, 1903).

Roy, J., Navas, M.L. & Sonié, L., 1991.

Invasion by annual brome grasses : a case study challenging the homoclimate approach to invasions. In : Groves, R.H. & Di Castri, F.(eds), Biogeography of mediterranean invasions, pp. 205-221. Cambridge University Press, Cambridge

Sauvage, Ch., 1961.

- Recherches géobotaniques sur le chêne liège au Maroc. Trav. Inst. Sci. Chérifien Sér. Bot. 21 : 1-426 p. [Thèse Doct., Univ. Montpellier, 1960].

Sauvage, Ch., 1963.

- Le coefficient pluviothermique d' Emberger, son utilisation et la représentation graphique de ses variations au Maroc. Ann. Sér. Phys. Du Globe et de la Météo., Ins. Sc. Chérifien 20 : 11-23.

Spetch, R.L., 1981.

- Primary production in mediterranean-climate ecosystems regenerating after fire. In : di Castri, F., Goodall, D.W. & Spetch, R.L. (eds), Ecosystems of the world 11 : mediterranean-type shrublands, pp. 257-267. Elsevier, Amsterdam.

Tilman, D.& El Haddi, A., 1992.

- Drought and biodiversity in Grasslands. Oecologia. 89 : 257-264.

Trabaud, L., 1994.

- Postfire plant community dynamics in the Mediterranean basin. In : Moreno V.M. & Oechel W.C. (eds), The rôle of the fire in mediterranean-type ecosystems, pp. 1-15. Springer-Verlag, Berlin

Vieira da Silva, J., 1979.

- Introduction à la théorie écologique. Masson, Paris, 112p.

Walter H., 1979.

- Vegetation of the earth, 2d ed. Springer-Verlag, Berlin, 274 p.

Went, F.W., 1949.

- Ecology of desert plants. II : The effect of rain and temperature on germination and growth. Ecology, 30 (1) : 351-364.

Westoby, M., Walker, B. & Noy-Meir I., 1989.

- Opportunistic management for rangelands not at equilibrium. J. Range. Manage. :17 : 235-239.

Whittaker, R. & Levin, S.A., 1977.

- The rôle of mosaic phenomena in natural communities. Theor. Pop. Biol. 12 : 117-139.

Whittaker, R.H., & Neiring, W.A. 1965.

Vegetation of the Santa Catalina Mountains, Arizona, II. A gradient analysis of the south slope. Ecology 46 : 429-452.



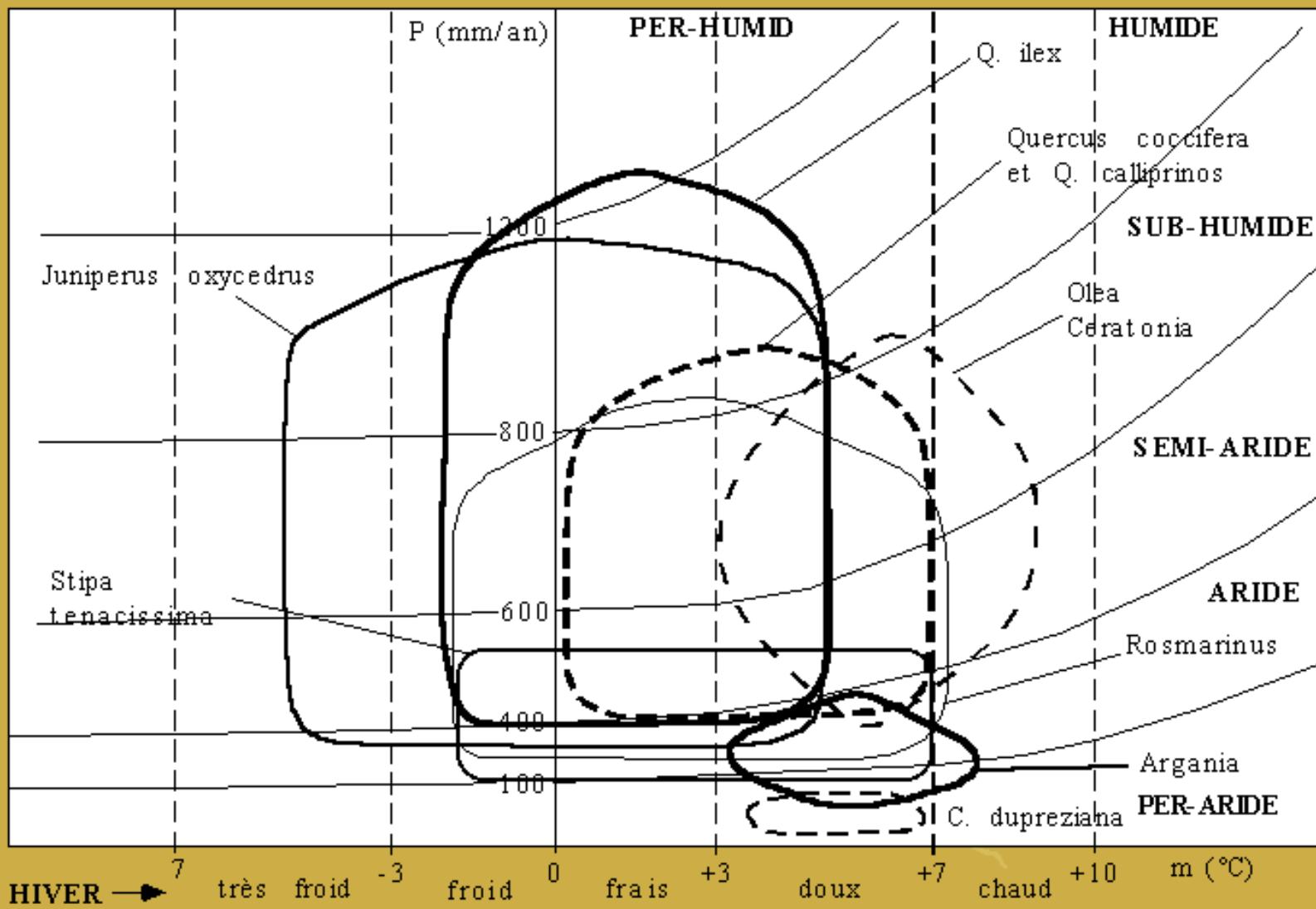


fig.1 : Répartition de quelques espèces végétales dans le climagramme d'Emberger (d'après Le Houérou, 1977)

[RETOUR](#)

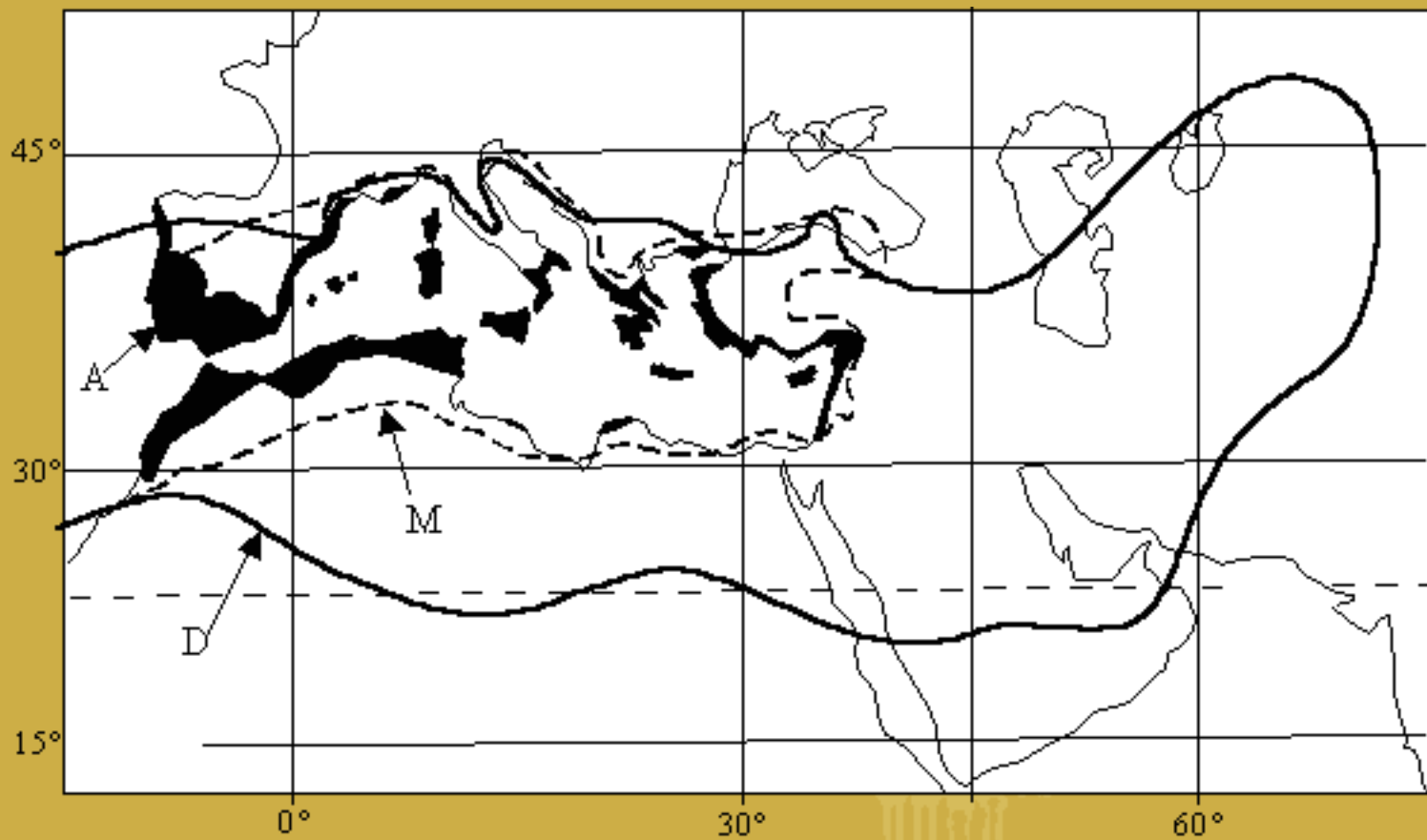


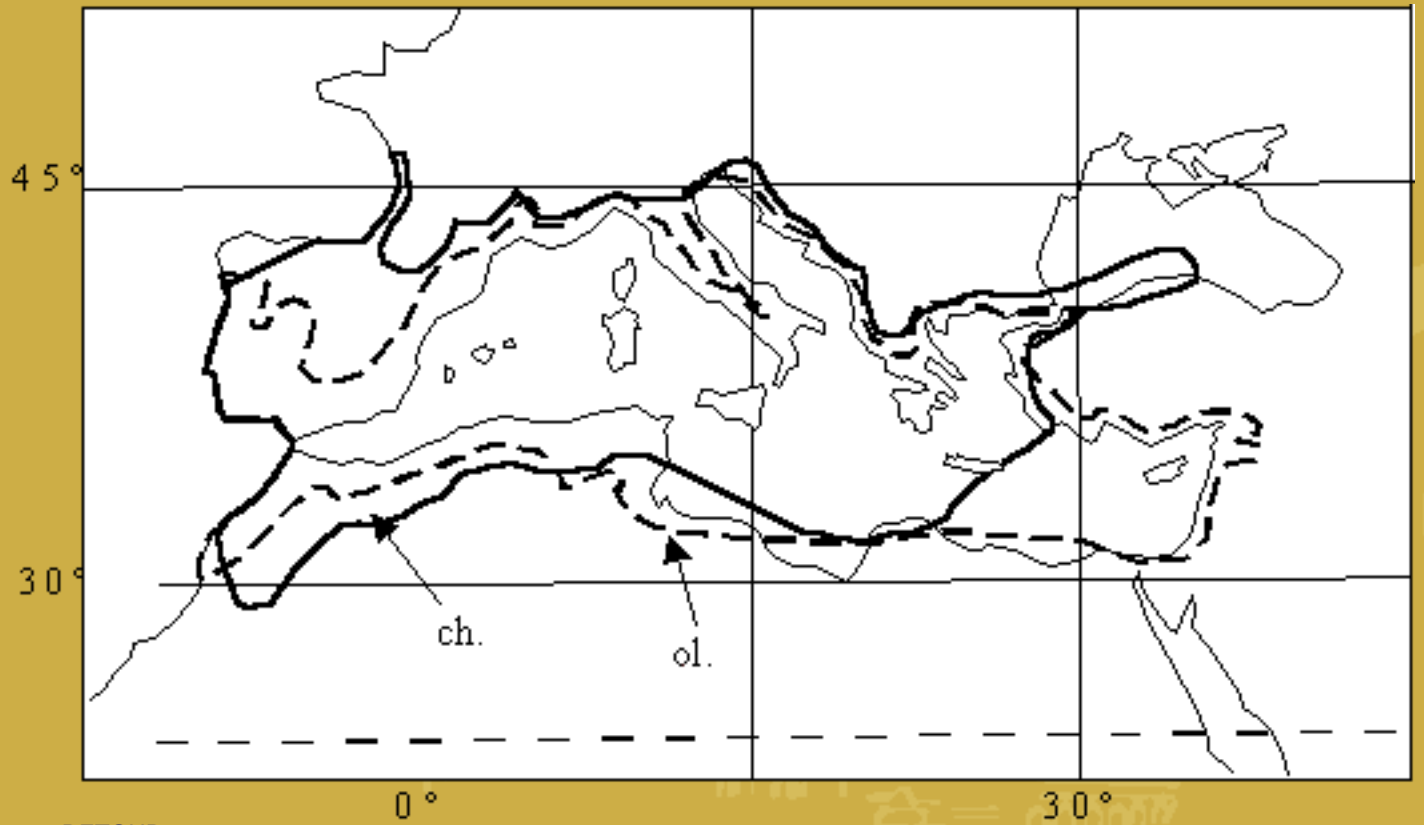
fig. 2 : Délimitation de l'aire iso-climatique méditerranéenne

A : d'après Aschmann, 1973

D : d'après Daget, 1977

M : d'après Medail et Quézel (1997).

[RETOUR](#)



[RETOUR](#)

Fig. 3 : Aires de répartition de l'olivier (ol) et du chêne vert (ch)

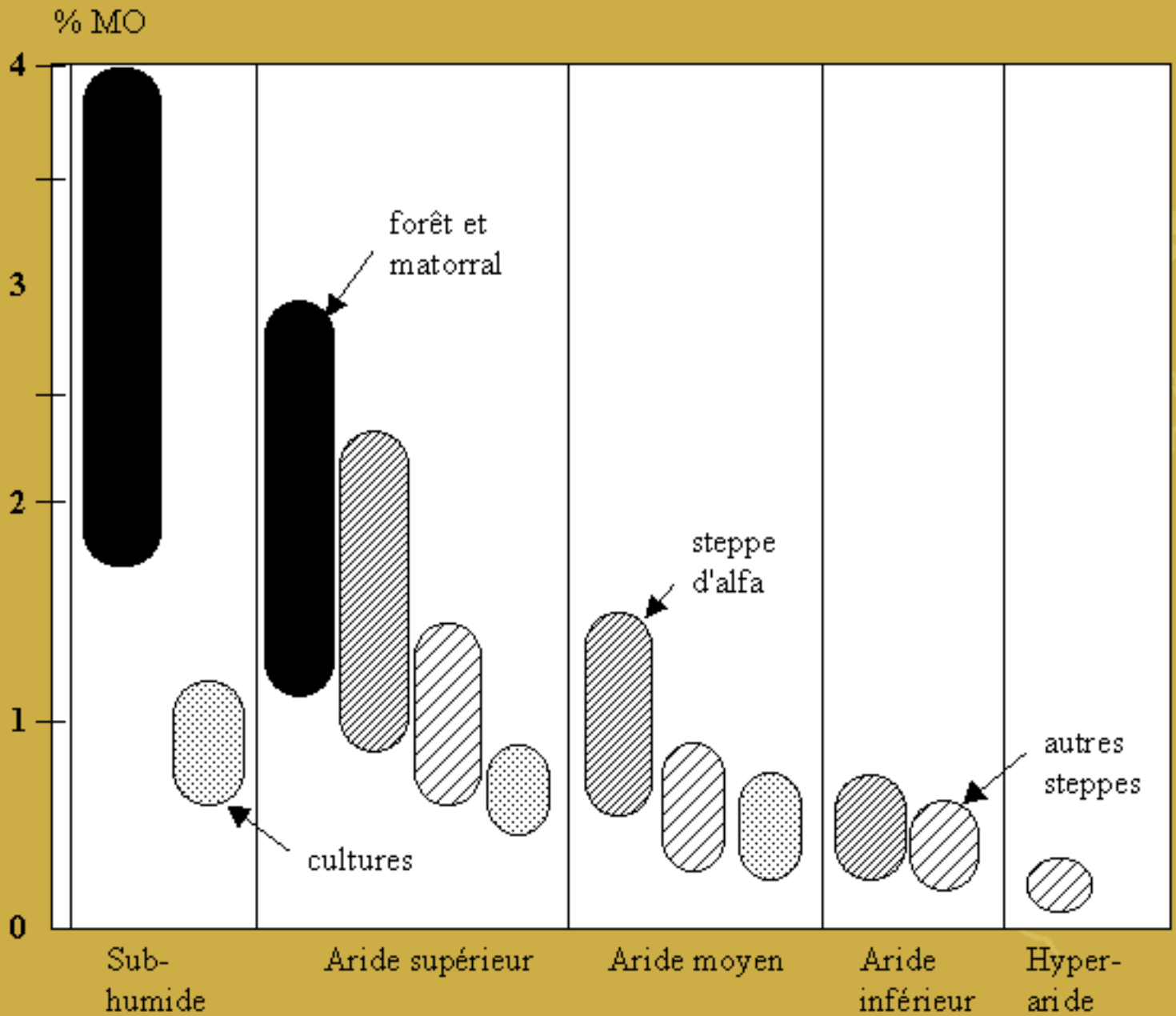


Fig. 4 : Taux de matière organique (MO) du sol dans les horizons supérieurs (d'après Pouget, 1980)

[RETOUR](#)

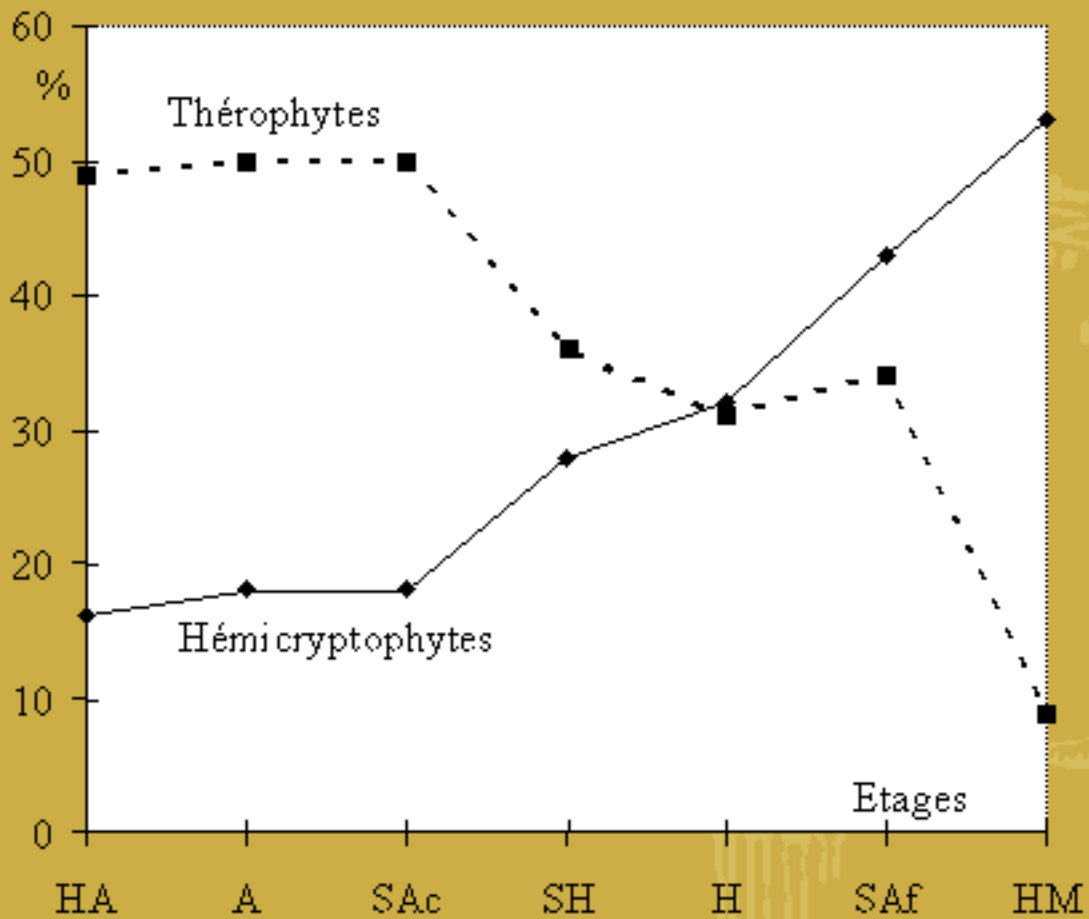


Fig. 5 : Variations des taux de thérophytes et d'hémicryptophytes avec le bioclimat au Maroc (d'après Sauvage, 1961)

Etages :

- HA : hyper-aride,
- A : aride,
- SA : semi-aride (c: chaud et f: froid),
- H: humide,
- HM : hautes montagne

[RETOUR](#)

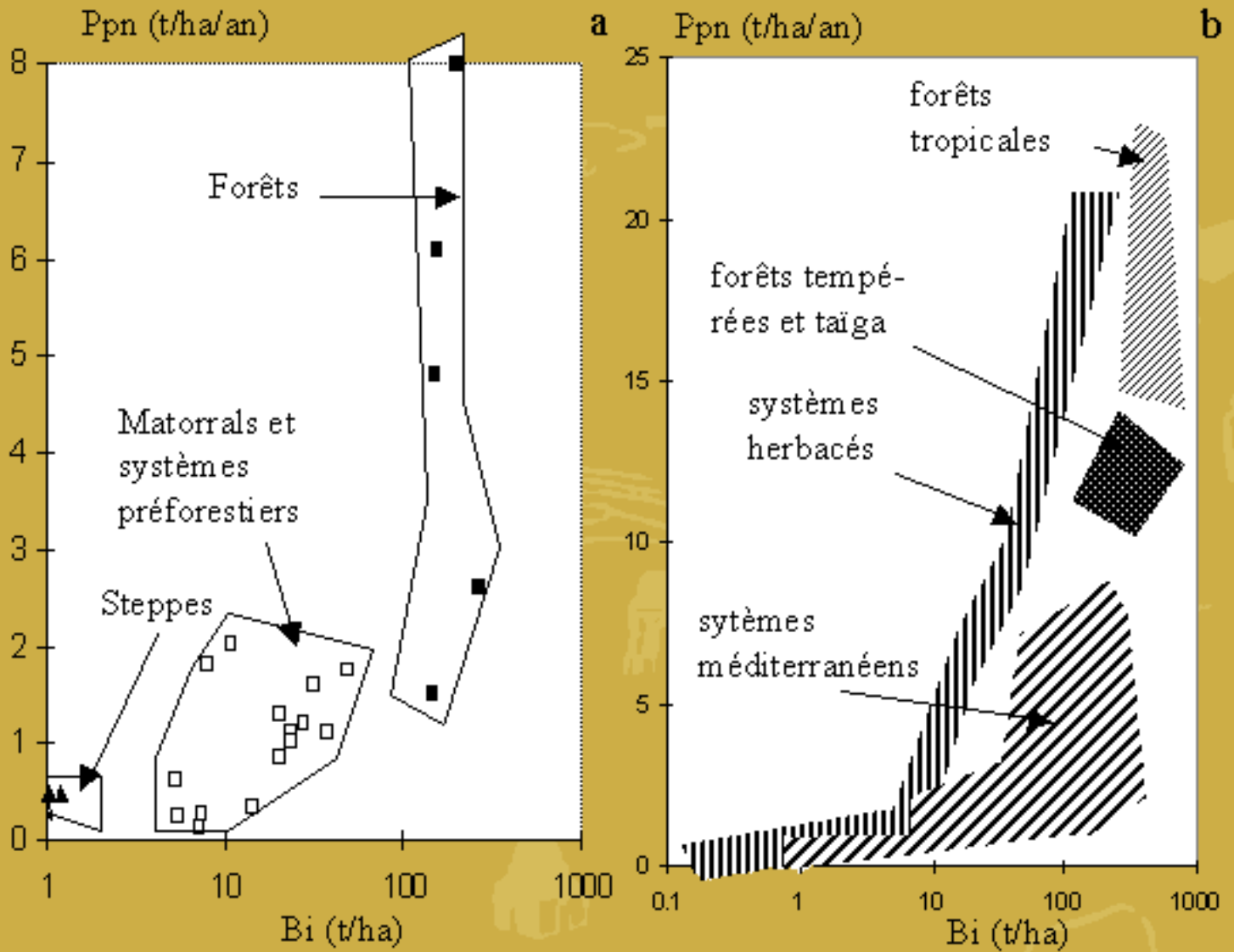


Fig. 6 : Productivité primaire nette Ppn et biomasse Bi des écosystèmes méditerranéen.

a) principaux écosystèmes méditerranéens

b) place par rapport aux principaux biomes de la biosphère.

[RETOUR](#)

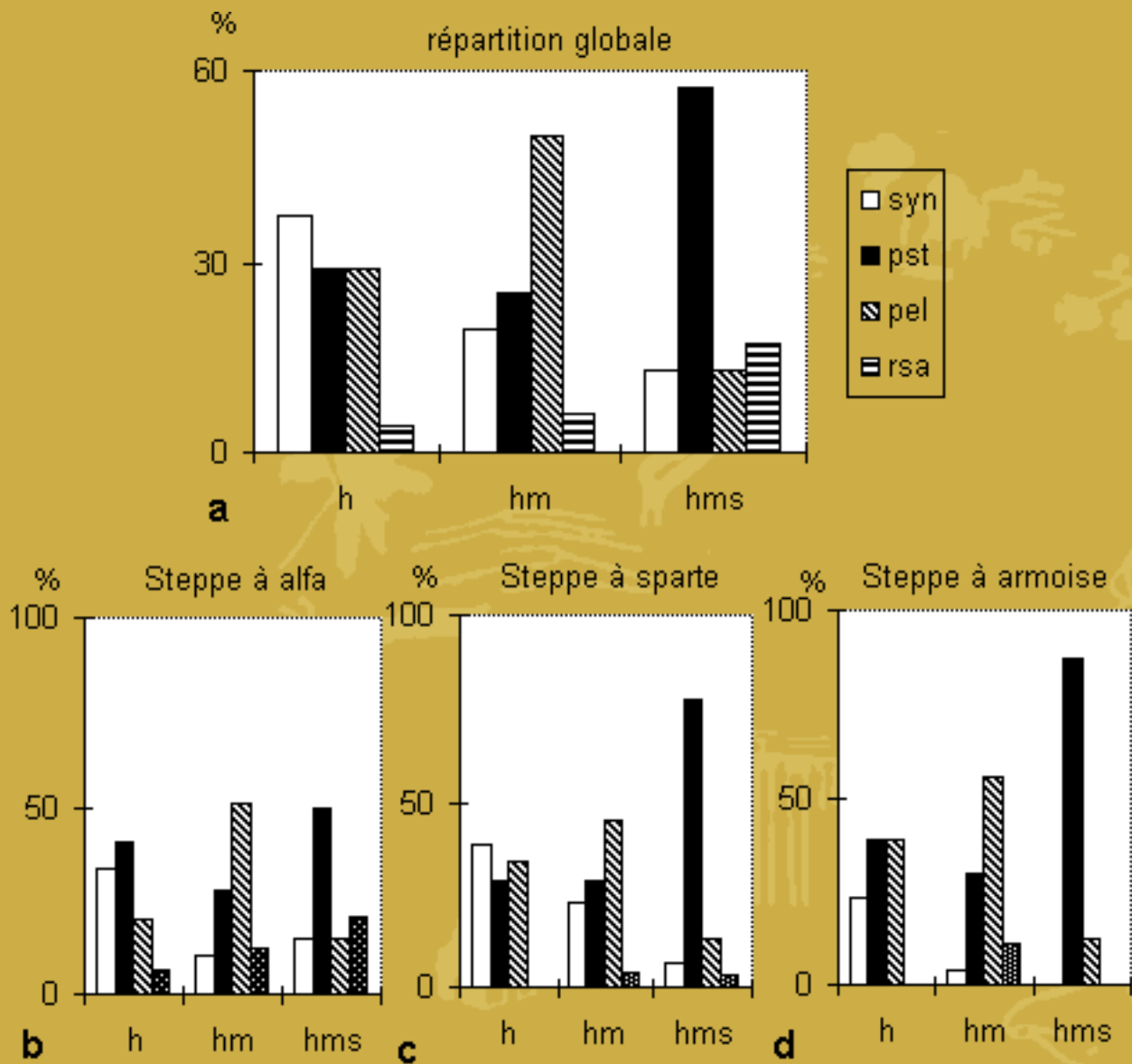


Fig. 7 : Répartition des espèces selon leur statut phytogéographique et en fonction de la qualité de l'année.

Années :

- h = humide
- m = moyenne
- s = sèche

Espèces :

- syn = synanthropes
- pst = steppiques
- pel = des pelouses
- rsa = des steppes arborées

[RETOUR](#)

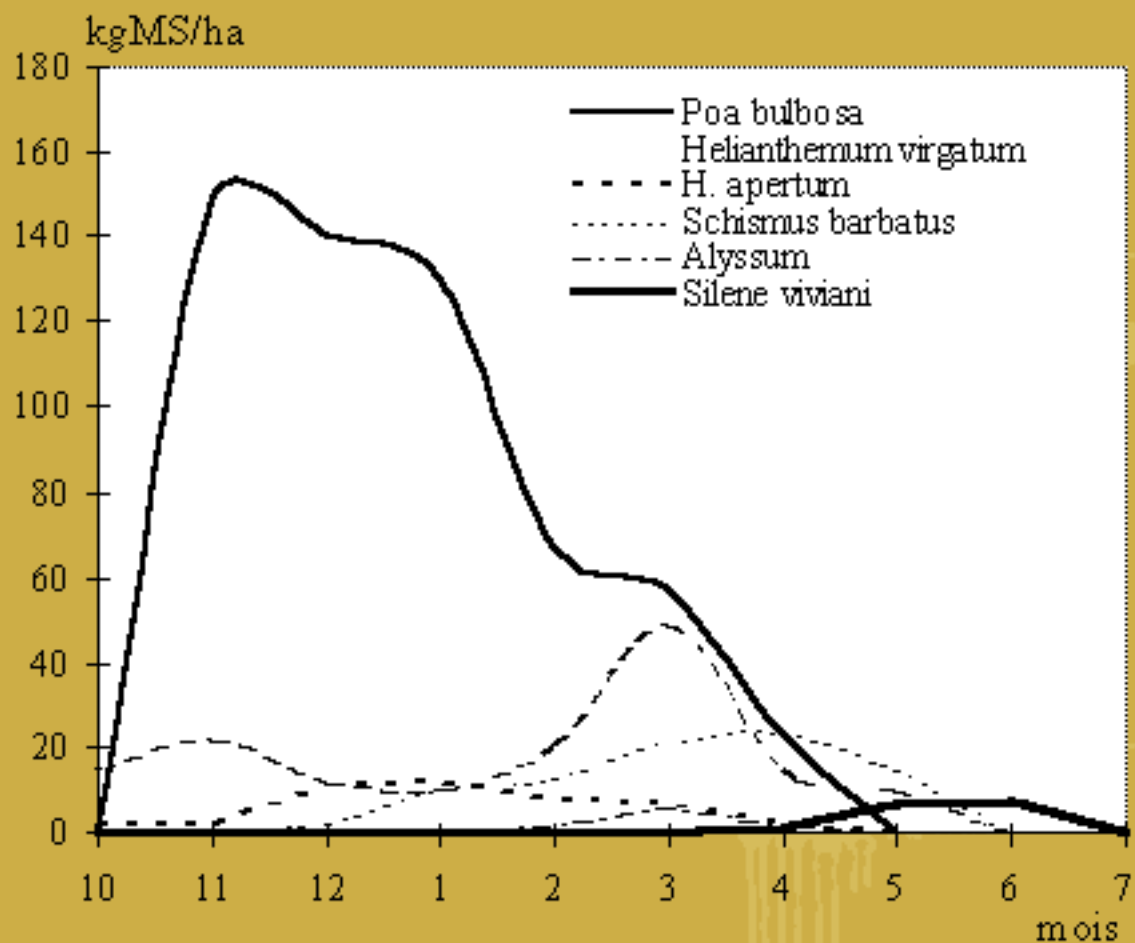


Fig. 8 : Evolution de la phytomasse aérienne des principales espèces arido-passives d'une steppe d'armoise au cours de l'année.

[RETOUR](#)

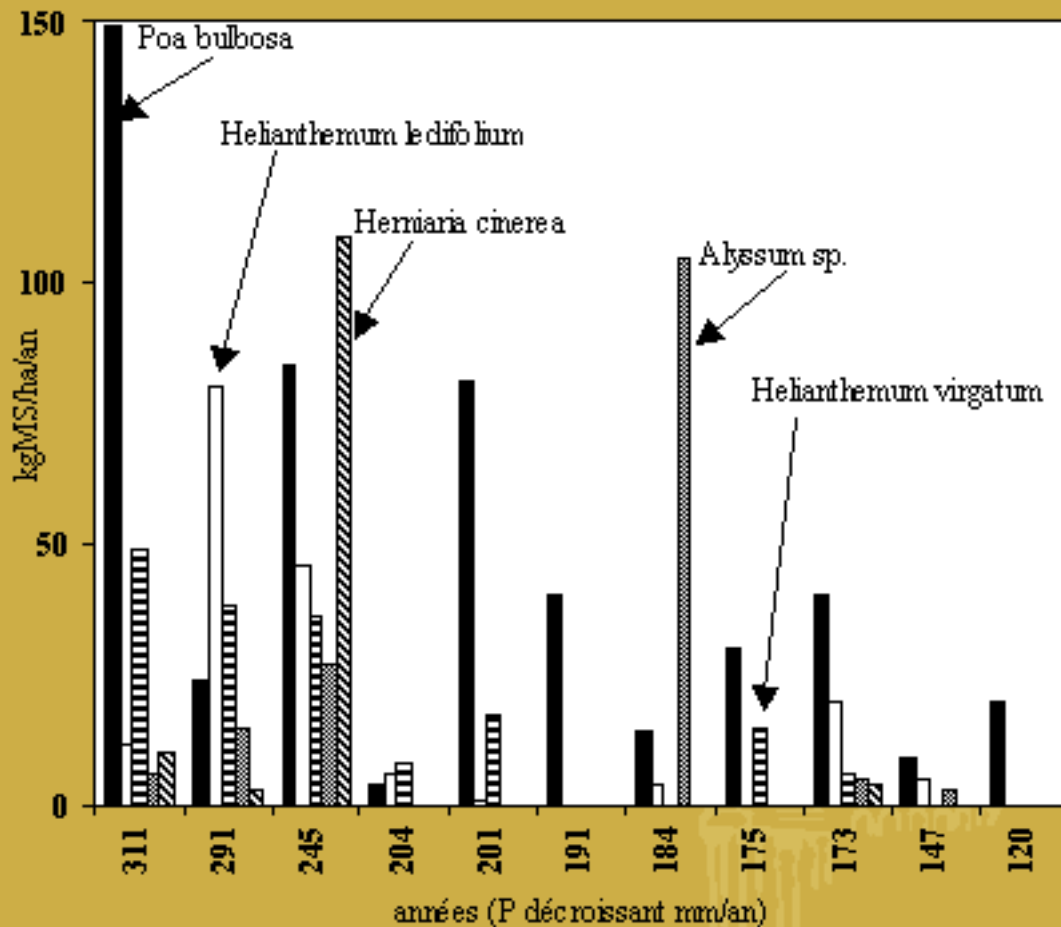


Fig. 9 : Variation de la production annuelle des principales espèces arido-passives d'une steppe d'armoise.

[RETOUR](#)

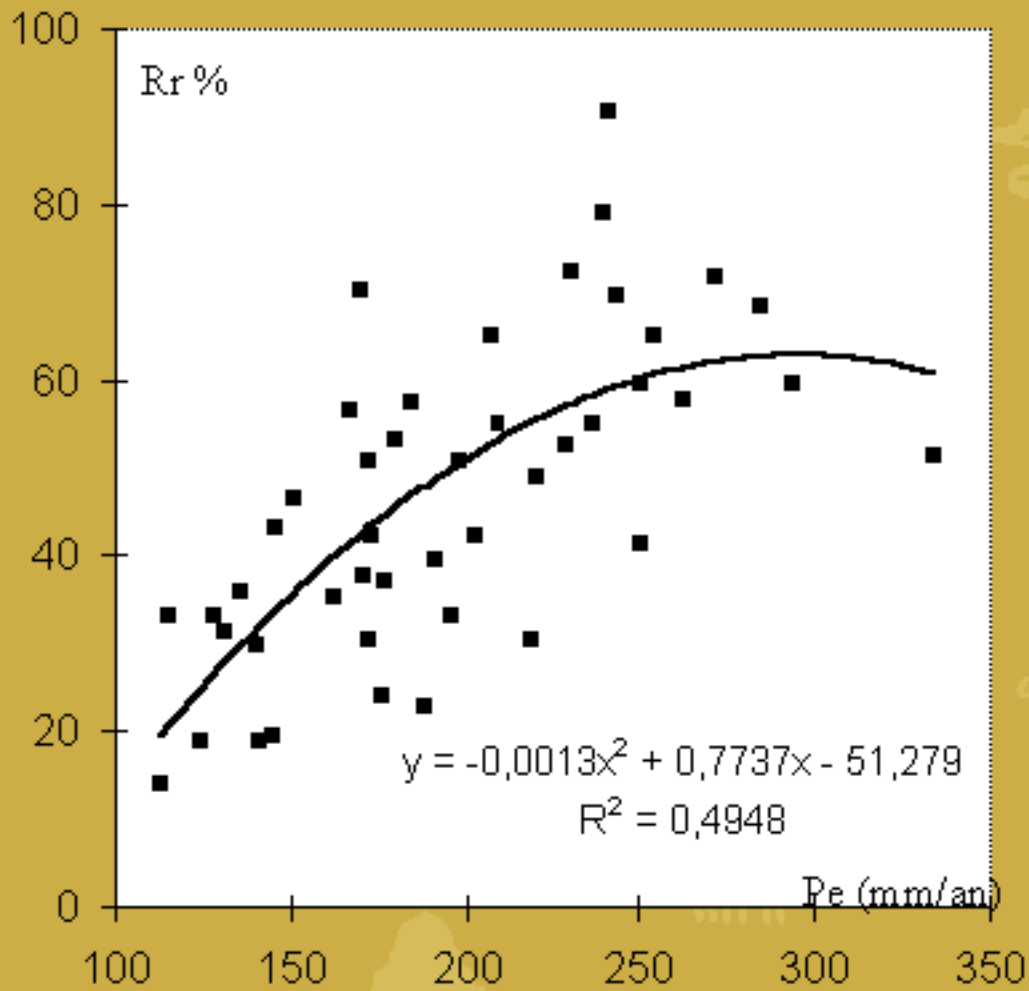


Fig. 10 : Relation entre la richesse relative Rr et la pluie annuelle efficace (Pe sept-juin) dans trois steppes arides d'Algérie (d'après Aidoud et al., à paraître)

[RETOUR](#)

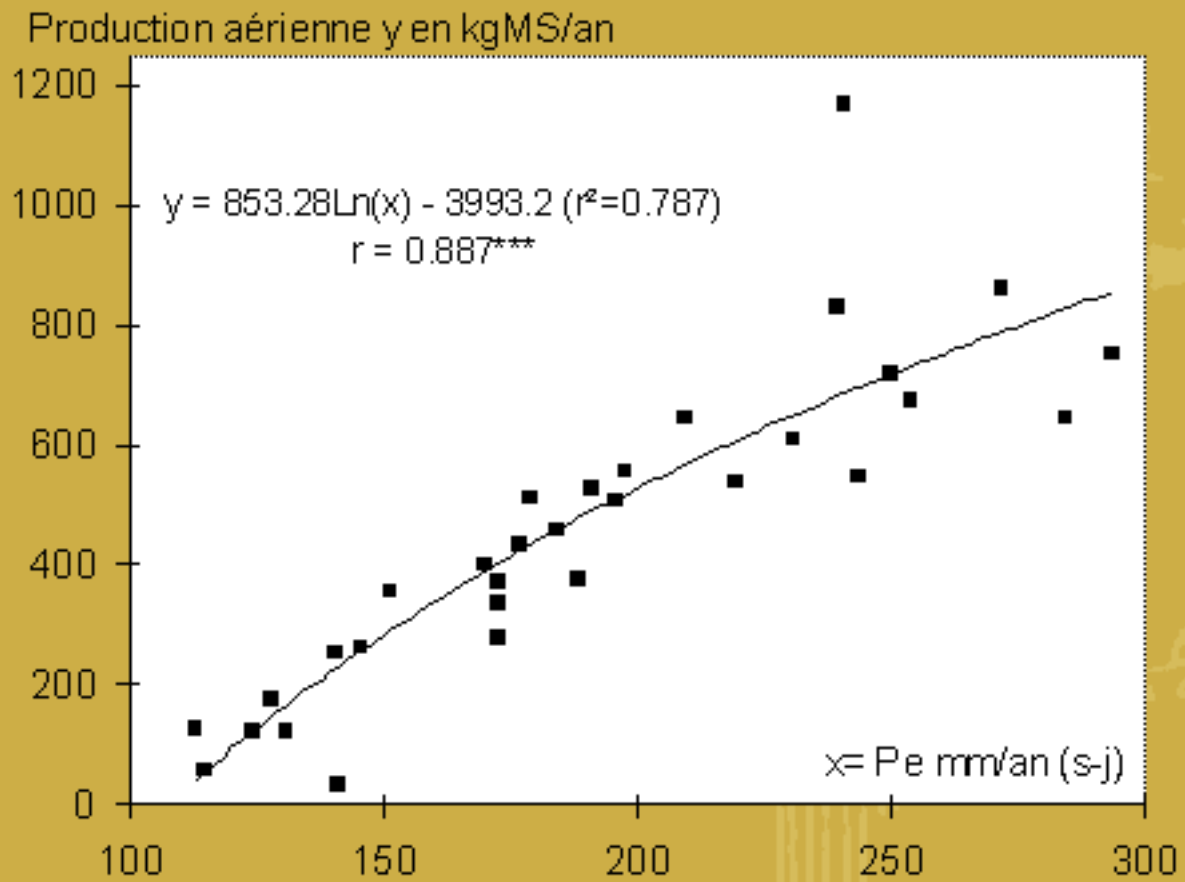


Fig. 11 : Relation entre la production et la pluie efficace (Pe sept-juin) dans trois steppes ardes d'Algérie (d'après Aidoud, 1989).

[RETOUR](#)

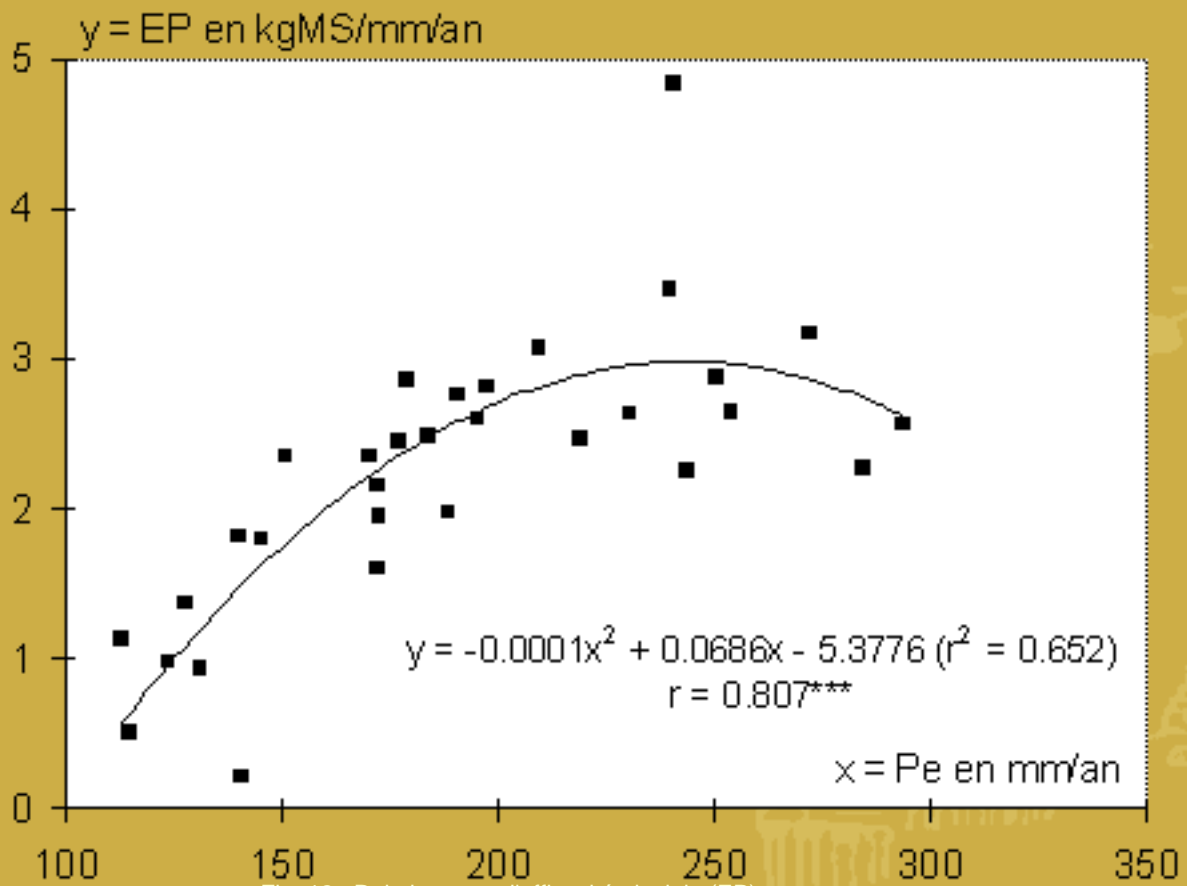


Fig. 12 : Relation entre l'efficacité pluviale (EP) et la pluie efficace (Pe sept-juin) dans trois steppes arides d'Algérie (d'après Aidoud, 1989).

[RETOUR](#)