

STRUCTURE ET DIVERSITÉ DE LA STRATE ARBUSTIVE DES FORÊTS DE LA PÉNINSULE TINGITANE (MAROC)

Redouan AJBILOU ¹, Teodoro MARAÑÓN ², Juan ARROYO ³ & Mohammed ATER ^{1*}

¹ Laboratoire Diversité et Conservation des Systèmes Biologiques (LDICOSYB), Département de Biologie, Faculté des Sciences, Université Abdelmalek Essaadi, B.P. 2121, 93000, Tetouan, Maroc.

² IRNAS – CSIC, B.P. 1052, 41080 Sevilla, Espagne.

³ Departamento de Biología Vegetal y Ecología, Universidad de Sevilla, B.P. 1095, 41080 Sevilla, Espagne.

* Auteur correspondant: mater20@hotmail.com

(Recibido el 12 de septiembre de 2006, aceptado para su publicación el 7 de marzo de 2007)

RÉSUMÉ. *Structure et diversité de la strate arbustive des forêts de la Péninsule Tingitane (Maroc).* Cette étude concerne les communautés végétales arbustives des massifs forestiers sur substrat gréseux couvrant la Péninsule Tingitane au nord ouest du Maroc. La structure et la diversité de ces communautés ont été étudiées sur la base de 98 relevés représentatifs. Les subéraies (*Quercus suber*) sont les formations forestières naturelles les plus représentatives et les plus diversifiées de l'aire d'étude. L'altitude s'est révélée être un facteur écologique très discriminant, en séparant clairement les communautés arbustives des forêts des hautes montagnes. Au niveau des zones de basses altitudes, la fertilité, l'acidité et la perturbation anthropique jouent un rôle déterminant dans la distribution des communautés végétales arbustives. Cette distribution semble exprimer la dynamique de la végétation selon un gradient de conservation-perturbation. En conclusion, l'étude souligne l'intérêt remarquable que présentent les forêts du nord du Maroc, du point de vue de leurs significations écologiques, biogéographiques et évolutives.

Mots clés. Péninsule tingitane, diversité, écologie, strate arbustive, substrat gréseux.

RESUMEN. *Estructura y diversidad del estrato arbustivo de bosques de la Península Tingitana (Marruecos).* Se estudian las comunidades arbustivas de los bosques que se presentan sobre la formación de arenisca de la Península Tingitana en el noroeste de Marruecos. Se analiza la estructura y diversidad de estas comunidades en base a 98 muestras representativas. Los alcornoques (*Quercus suber*) son las formaciones forestales más representativas y más diversificadas en el área de estudio. La altitud es el principal factor ecológico, separando nítidamente las comunidades arbustivas de los bosques de zonas altas, según el análisis de correspondencia canónica (CCA). Por otro lado, en los bosques de zonas bajas, la distribución de las comunidades arbustivas viene determinada por el grado de fertilidad y acidez del suelo, y por la perturbación antrópica. Esta distribución parece reflejar la dinámica de la vegetación según un gradiente de conservación – perturbación. Por último, el estudio llama la atención sobre el gran interés que presentan los bosques del norte de Marruecos, desde el punto de vista ecológico, biogeográfico y evolutivo.

Palabras clave. Península Tingitana, diversidad, ecología, estrato arbustivo, areniscas.

Le travail a bénéficié d'un appui financier de l'Agence Espagnole de Coopération Internationale (AECI), de la Direction Générale d'Education Supérieure Espagnole (DGES, projet BP97-1177) et de la Junta de Andalucía (projet de coopération Andalousie – Maroc AM50/04).

INTRODUCTION

Floristiquement, le nord du Maroc appartient à la région Ibéro-Mauritanique, un des trois grands centres d'endémisme végétal du bassin méditerranéen (Quézel, 1985). La partie occidentale du nord du Maroc dénommée Péninsule Tingitane forme une seule unité phytogéographique et de végétation avec la région de l'Aljibe-Algeciras (sud de l'Espagne), la Aljibico-Tingitane (Valdés, 1991; Ojeda *et al.* 1996a; Pérez Latorre *et al.* 1996; Marañón *et al.* 1999). Cette région appartient au "Hot spot" de la biodiversité végétale Bético-Rifain, et figure parmi les 10 régions définies par Médail et Quézel (1997) dans le Bassin Méditerranéen. La végétation des régions nord du Maroc est connue à travers un certain nombre de contributions (Barbero *et al.*, 1981; Benabid, 1984; Chabbi, 1994; Charcos, 1999; Deil & Galàn, 1996). La péninsule tingitane a suscité par son intérêt biogéographique également un certain nombre d'études (Arroyo, 1997; Deil, 1993, 1997; Marañón *et al.*, 1999). D'une manière générale, la majorité de ces études ont une portée synthétique générale et correspondent à des échelles spatiales importantes. Ainsi, il est normal qu'elles concernent la totalité des strates qui constituent les communautés végétales et recouvrent des substrats variés et contrastés. D'où la rareté relative des travaux consacrés spécifiquement à une strate donnée et par ailleurs focalisés sur un type particulier de substrat.

L'originalité de notre contribution est justement de s'intéresser à la composition et la structure de la strate arbustive sur substrat acide de type gréseux à l'échelle de la région de la Péninsule Tingitane.

D'une manière générale, la strate arborée joue un rôle important dans la détermination des paysages et de la physionomie générale de la végétation

méditerranéenne (Ajbilou *et al.* 2003, 2006). Les espèces de la strate arbustive ont une écologie particulière car ils subissent l'effet de l'ombre projetée par la strate arborée (Specht & Specht, 1989; Specht *et al.* 1990) et répondent d'une manière différente à celle-ci et aux variables physiques communes (par exemple la disponibilité des eaux et la fertilité des sols). En outre, l'intervention anthropique affecte d'une manière différenciée les strates d'une même forêt. D'autres part, les études antérieures focalisées sur le type de substrat acide de type gréseux ne concernent qu'une partie de la végétation (Deil, 1993, 1997). Dans ce travail, nous avons essayé d'élargir l'étude pour englober l'ensemble de la végétation arbustive représentative sur ce type de substrat.

Vu les caractéristiques floristiques et de conservation de la région, l'objectif de cette étude est de ressortir les différentes tendances floristiques et écologiques, suivant une approche quantitative des communautés de la strate arbustive dans les forêts des montagnes gréseuses du nord du Maroc.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Aire d'étude

L'aire d'étude englobe les montagnes gréseuses de la Péninsule Tingitane. Celle-ci est localisée au nord du Maroc entre les latitudes 35° 00' et 35° 55' N et les longitudes 5° 00' et 6° 15'. Les hautes crêtes sont situées à l'ouest de la ville de Chaouen: Jbel Khezana (1705 m), J. Bouhachem (1681 m) et J. Sounna (1603 m) (fig. 1).

Le climat est de type méditerranéen soumis à une forte influence océanique. L'hiver est pluvieux, frais à froid, alors que l'été est chaud et sec; les moyennes annuelles des précipitations sont comprises entre 600 mm pour les basses altitudes et 2170 mm

1941). Le recouvrement de la strate arborescente a été pris comme variable d'éclaircissement, vue la proportionalité qui existe entre les deux variables.

Un échantillon du sol (horizon superficiel sur 20 cm de profondeur) a été prélevé au niveau de chaque parcelle pour mesurer la granulométrie, l'acidité (le pH) et la fertilité (teneurs en: Azote, Phosphore, Potassium, Matière organique, Cuivre, Manganèse, Fer et Aluminium).

Les impacts anthropiques comme l'intensité du pâturage, de l'incendie et de la coupe du bois ont été estimés sur une échelle de 5 classes en se basant sur des observations de terrain et des informations récoltées auprès de la population autochtone.

Pour tenir compte des techniques sylvicoles, on a introduit une nouvelle variable dénommée «Plantation», avec 3 classes: 1, pour les forêts naturelles; 2, pour les forêts naturelles en mélange avec des pins et eucalyptus; et 3, pour les reboisements monospécifiques.

L'ensemble des données a été encodé sous forme de matrices; une pour le recouvrement floristique et l'autre pour les variables environnementales.

Traitement des données

Chaque relevé est nommé par le nom de l'espèce dominante de la strate arborescente.

Les matrices, floristique et environnementale, ont été combinées et analysées par l'analyse canonique de correspondance (CCA = *Canonical Correspondance Analysis*). Les résultats recherchés sont les gradients floristiques existants et leurs relations avec les facteurs environnementaux (Gauch, 1982; Ter Braak & Prentice, 1988; McCune & Mefford, 1999). Le programme utilisé est le PC-ORD v.4 (McCune & Mefford, 1999). L'option générale choisie est "down-weighting" qui néglige le poids des espèces rares.

Les indices de diversité de la végétation arbustive estimés pour chaque relevé sont: 1) la richesse spécifique (nombre des espèces présentes dans chaque relevé). 2) L'indice de Shannon (H'): $H' = -\sum \pi_i \log \pi_i$ (π_i est le recouvrement relative de chaque espèce). 3) L'indice d'équitabilité (J'): $J' = H' / H'_{\max}$ ($H'_{\max} = \log S$; S est le nombre d'espèces).

La diversité de chaque type de forêt, est caractérisée par la moyenne des valeurs de chaque indice. La valeur moyenne est calculée à partir des valeurs des relevés représentatifs de chaque formation.

RÉSULTATS

On a réalisé 98 relevés de végétation dans les strates arbustives des forêts gréseuses des montagnes de la Péninsule Tingitane. On a distingué 7 types de forêts, suivant l'espèce dominante de la strate arborescente: 1) Les subéraies, dominées par *Quercus suber* (62 relevés); 2) Les zénaies, avec *Q. canariensis* (14 relevés); 3) Les tauzaies, avec *Q. pyrenaica* (4 relevés); 4) Les cédraies, avec *Cedrus atlantica* (2 relevés); 5) Les pinèdes naturelles de *Pinus pinaster* var. *maghrebiana* (2 relevés); 6) La cocciferaie, avec des exemplaires arborés de *Quercus coccifera* dans une forêt maraboutique (1 relevé); et 7) Les reboisements de pins et eucalyptus (13 relevés).

Au total, on a recensé 68 espèces vasculaires (tab. I). Certaines espèces sont très fréquentes, comme *Erica arborea* (dans 79 % des relevés), *Cistus salvifolius* (79 %) et *Quercus suber* en forme arbustive (72 %); alors que d'autres (29 espèces) sont plus rares et figurent sur moins de 5 relevés (tab. I).

La strate arbustive montre la présence des divers éléments chorologiques qui participent dans son cortège floristique. Le rôle majeur est joué par les éléments

Espèces	Abréviations	Distribution chorologique	Fréquence (%)
1 <i>Adenocarpus telonensis</i>	A. tel	WME	7
2 <i>Arbutus unedo</i>	A. une	MEU	59
3 <i>Calicotome villosa</i>	C. vil	CME	18
4 <i>Calluna vulgaris</i>	C. vul	MEU	29
5 <i>Cedrus atlantica</i>	C. atl	INA	3
6 <i>Cistus albidus</i> x <i>Cistus crispus</i>	C. a*c	WME	5
7 <i>Cistus crispus</i>	C. cri	WME	56
8 <i>Cistus ladanifer</i>	C. lad	MEU	9
9 <i>Cistus laurifolius</i>	C. lau	WME	1
10 <i>Cistus monspeliensis</i>	C. mon	CME	18
11 <i>Cistus populifolius</i> subsp. <i>major</i>	C. pop	INA	37
12 <i>Cistus populifolius</i> x <i>Cistus salvifolius</i>	C. p*s	INA	1
13 <i>Cistus salvifolius</i>	C. sal	CME	79
14 <i>Cistus varius</i>	C. var	INA	1
15 <i>Clematis flammula</i>	C. fla	CME	1
16 <i>Crataegus monogyna</i>	C. mgn	WME	16
17 <i>Cytisus baeticus</i>	C. bae	SIT	1
18 <i>Cytisus villosus</i>	C. vll	CME	14
19 <i>Chamaerops humilis</i>	C. hum	CME	26
20 <i>Daphne gnidium</i>	D. Gne	CME	15
21 <i>Daphne laureola</i>	D. Lau	SIT	1
22 <i>Erica arborea</i>	E. arb	WMM	79
23 <i>Erica australis</i>	E. aus	INA	10
24 <i>Erica scoparia</i>	E. sco	WME	22
25 <i>Erica umbellata</i>	E. umb	INA	23
26 <i>Euphorbia characias</i>	E. cha	WME	5
27 <i>Genista linifolia</i>	G. lin	WME	3
28 <i>Genista monspessulana</i>	G. mon	WMM	17
29 <i>Genista quaadriflora</i>	G. qua	INA	2
30 <i>Genista triacanthos</i> subsp. <i>triacanthos</i>	G. tri	SIT	9
31 <i>Genista tridens</i>	G. trd	SIT	12
32 <i>Genista tridentata</i>	G. trt	INA	4
33 <i>Halimium atlanticum</i>	H. atl	INA	1
34 <i>Halimium commutatum</i>	H. com	INA	2
35 <i>Halimium halimifolium</i>	H. hal	WME	29
36 <i>Halimium umbellatum</i>	H. umb	INA	1
37 <i>Hedera helix</i>	H. hel	MEU	4
38 <i>Juniperus phoenicea</i> subsp. <i>turbinata</i>	J. pho	CME	1
39 <i>Laurus nobilis</i>	L. nob	CME	1
40 <i>Lavandula stoechas</i>	L. sto	CME	48
41 <i>Lithodora prostrata</i>	L. pro	INA	4
42 <i>Lonicera implexa</i>	L. imp	WMM	1
43 <i>Lonicera periclymenum</i> subsp. <i>hispanica</i>	L. per	INA	12
44 <i>Marrubium vulgare</i>	M. vul	MEU	2
45 <i>Myrtus communis</i>	M. com	CME	47
46 <i>Olea europaea</i>	O. eur	CME	14
47 <i>Osyris alba</i>	O. alb	CME	2
48 <i>Osyris qua dripartita</i>	O. qua	WMM	5
49 <i>Phagnalon saxatile</i>	P. sax	CME	1
50 <i>Phillyrea angustifolia</i>	P. ang	CME	26
51 <i>Phillyrea latifolia</i>	P. lat	CME	31
52 <i>Pinus pinaster</i> subsp. <i>hamiltoni</i> var. <i>maghrebiana</i>	P. pna	INA	1
53 <i>Pistacia lentiscus</i>	P. len	CME	48
54 <i>Quercus canariensis</i>	Q. can	WME	33
55 <i>Quercus coccifera</i>	O. coc	CME	16
56 <i>Quercus lusitanica</i>	Q. lus	INA	7
57 <i>Quercus pyrenaica</i>	Q. pyr	WME	12
58 <i>Quercus rotundifolia</i>	Q. rot	WME	4
59 <i>Quercus suber</i>	Q. sub	WME	72
60 <i>Rosa canina</i>	R. can	MEU	1
61 <i>Rosa sempervirens</i>	R. sem	CME	4
62 <i>Rubus ulmifolius</i>	R. ulm	MEU	27
63 <i>Ruscus aculeatus</i>	R. acu	MEU	1
64 <i>Ruscus hypophyllum</i>	R. hyp	WME	9
65 <i>Smilax aspera</i>	S. asp	CME	34
66 <i>Stauracanthus boivinii</i>	S. boi	GIB	7
67 <i>Teucrium fruticosans</i>	T. Fru	WME	28
68 <i>Viburnum tinus</i>	V. tin	WME	31

Tableau I. Liste des espèces arbustives autochtones, leurs distributions chorologiques, et leurs fréquences relatives (n = 98), et les abréviations utilisées sur les figures 1 et 2. *Lista de especies arbustivas autóctonas del área de estudio, su distribución corológica, sus frecuencias relativas (n = 98) y las abreviaturas utilizadas en las figuras 1 y 2.*

	<i>CCA totale</i>			<i>CCA partielle</i>		
	<i>Axe 1</i>	<i>Axe 2</i>	<i>Axe 3</i>	<i>Axe 1</i>	<i>Axe 2</i>	<i>Axe 3</i>
Valeurs propres	0,476	0,381	0,270	0,433	0,328	0,223
Variance expliquée (%)	7,2	5,7	4,1	9,3	7,1	4,8
Corrélation espèces – environs	0,895	0,865	0,795	0,904	0,878	0,781
<i>Corrélation Axe – Variable</i>						
<i>Aménagement du forêt</i>						
Incendie	0,298	0,307	0,125	-0,380	-0,134	-0,087
Coupe du bois	0,154	-0,110	0,057	0,118	-0,014	-0,047
Surpâturage	-0,106	0,205	-0,238	-0,127	0,035	-0,457
Plantation	0,490	0,312	-0,231	-0,544	0,265	0,212
<i>Caractéristiques du milieu</i>						
Re couverement arborescente	-0,165	-0,543	0,071	0,460	0,268	0,362
Altitude	-0,873	0,247	0,145	0,403	-0,698	-0,119
Pente	-0,281	-0,041	-0,101	0,204	-0,039	-0,030
Orientation	0,309	0,340	0,099	-0,427	-0,019	0,322
<i>Caractéristiques du sol:</i>						
Sable	0,125	0,132	-0,018	-0,212	0,049	-0,168
Aluminium	-0,118	0,232	0,444	-0,037	-0,521	0,000
PH	-0,031	-0,134	-0,643	0,071	0,516	-0,199
Azote	-0,215	-0,145	0,066	0,254	0,044	-0,024
Phosphore	-0,359	-0,268	-0,001	0,426	0,008	-0,318
Potassium	-0,086	-0,298	-0,250	0,257	0,272	0,029
Cuivre	-0,025	-0,215	-0,268	0,125	0,299	0,001
Fer	-0,072	-0,459	0,052	0,402	0,152	0,074
Manganèse	-0,411	-0,211	-0,221	0,418	0,172	-0,128
Zinc	-0,148	-0,243	-0,141	0,235	0,245	0,124
Matière organique	-0,007	-0,260	0,334	0,284	-0,134	0,344
Proportion C/N	0,023	-0,113	0,045	0,129	-0,048	-0,009

Tableau II. Résumé des résultats des analyses de correspondances canoniques; CCA totale (98 relevés et 68 espèces) et CCA partielle (77 relevés et 56 espèces). En gras on distingue les valeurs significatives des corrélations entre les axes et les variables environnementales ($p < 0,05$). *Resumen de los resultados de los análisis de correspondencias canónicas; CCA total (98 muestras y 68 especies) y CCA parcial (77 muestras y 56 especies). Se marcan con letra negrita los valores significativos ($p < 0,05$) de las correlaciones entre los ejes y las variables ambientales.*

méditerranéens avec 71% des taxons recensés. Chez les endémiques, les taxons Ibéro – Nord-africain (16%) dominant très largement. Les 13% restants appartiennent aux secteurs chorologiques Sud-Ouest Ibérique - Tingitane et Nord africain (tab. I).

L'analyse canonique de correspondance (CCA) de l'ensemble des 98 relevés de sous-bois combinés avec 20 variables

environnementales (voir liste des variables dans le tableau II) a permis de séparer les communautés arbustives les plus restreintes géographiquement dans la zone d'étude. Les résultats de l'analyse: valeurs propres, pourcentage de variance des axes, et corrélations entre les axes (tendances floristiques) et les variables environnementales, sont résumés dans le

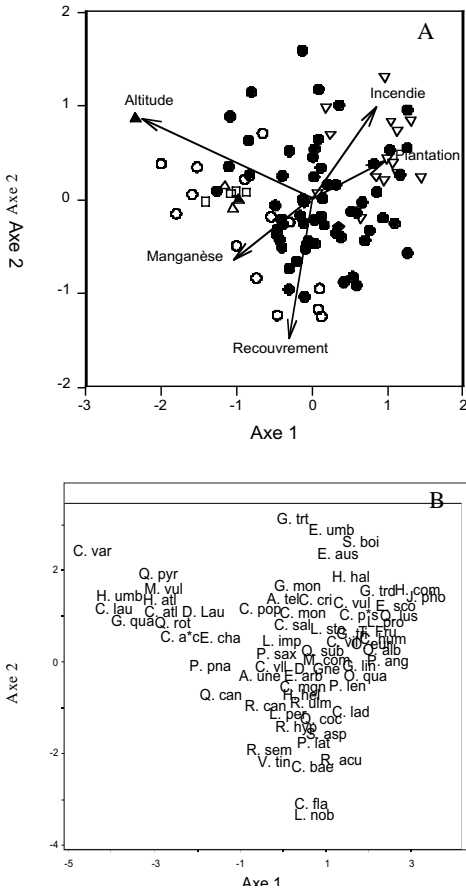


Figure 2. Ordination des relevés (A) et des espèces (B) dans l'espace définie par les axes 1 et 2 de l'analyse CCA totale (98 relevés et 68 espèces). L'abréviation des espèces est celle du Tableau I. Les légendes des relevés sont les suivantes: les subéraies (*Quercus suber*) (●), les zénaies (*Q. canariensis*) (○), les tauzaies (*Q. pyrenaica*) (□), les pinèdes (*Pinus pinaster* var. *maghrebiana*) (△), la cocciferaie (◆), et les reboisements (▽). Ordenación de las muestras de sotobosque (A) y de las especies arbustivas (B) en el espacio definido por los ejes 1 y 2 del análisis CCA completo (98 muestras y 68 especies). Las abreviaturas de las especies son como en la Tabla I. Los símbolos de las muestras corresponden al tipo de bosque: alcornocal (*Quercus suber*) (●), quejigar (*Q. canariensis*) (○), melojar (*Q. pyrenaica*) (□), pinar (*Pinus pinaster* var. *maghrebiana*) (△), cedral (*Cedrus atlantica*) (▲), coscojar (*Q. coccifera*) (◆), y plantación forestal (▽).

tableau II.

Dans la première analyse (CCA totale), le pôle gauche de l'axe 1 (avec 7,2 % de variance) réunit les relevés des forêts de haute altitude tels que; les sous-bois des cédraies (*Cedrus atlantica*), des zénaies (*Quercus canariensis*), des tauzaies (*Q. pyrenaica*) et des pinèdes à pin maritime du Maroc (*Pinus pinaster* var. *maghrebiana*) (fig. 2A). Ce groupe est représenté par des individus juvéniles des espèces arborées comme *Cedrus atlantica*, *Quercus pyrenaica* et *Q. rotundifolia*, et des espèces arbustives comme *Cistus varius*, *Halimium umbellatum*, *Daphne laureola*, *Cistus laurifolius*, et *Genista quadriflora* (fig. 2B).

Pour une meilleur compréhension des tendances floristiques et écologiques au niveau des étages altitudinales inférieures, on a réalisé une nouvelle analyse d'ordination (CCA partielle avec 77 relevés), en éliminant les relevés de hautes montagnes discriminés par la première analyse. Dans cette analyse partielle, les variables associées aux facteurs conservation-perturbation, se sont révélées les plus discriminantes en séparant nettement sur le plan factoriel (axes 1 et 2), les différentes communautés arbustives (fig. 3A).

Le côté gauche de l'axe 1 (avec 9,3 % de variance explicative) montre un groupe de relevés des sous-bois pris au niveau des reboisements et des subéraies (fig. 3A). Ces relevés contiennent des espèces associées à des forêts éclaircies, bénéficiant d'un ensoleillement fort, exposées fréquemment à des incendies, et adaptées à des sols pauvres en macro et micronutriments. Parmi les espèces indicatrices de ces milieux on peut citer: *Erica scoparia*, *Halimium halimifolium*, *H. commutatum*, *Calluna vulgaris*, *Genista tridens* et *Quercus lusitanica* (fig. 3B).

Le côté droit de l'axe 1 réunit des formations appartenants aux zénaies et quelques subéraies plus ou moins conservées (fig. 3A); ceci montre que les deux formations

Type de forêts	Nombre de relevés	Richesse spécifique	Diversité (H' de Shannon)	Équitabilité (J')
Suberaies	62	12.34 ± 0.52	1.56 ± 0.53	0.63 ± 0.02
Zénaies	14	8.43 ± 1.27	1.30 ± 0.15	0.63 ± 0.06
Tauzaies	4	8.75 ± 1.25	1.17 ± 0.08	0.55 ± 0.05
Cédraies	2	9.5 ± 3.5	0.96 ± 0.06	0.46 ± 0.11
Pinèdes naturelles	2	5.5 ± 3.50	0.91 ± 0.65	0.54 ± 0.17
Cocciferaie	1	11	1.83	0.76
Plantations de pins et eucalyptus	13	13.08 ± 1.20	1.70 ± 0.18	0.65 ± 0.05

Tableau III. Les valeurs moyennes (moyen ± E.S.) de la richesse spécifique, de l'indice de Shannon, et de l'indice de l'équitabilité pour chaque type de forêt. *Valores medios (media ± E.S.) de la riqueza en especies, diversidad (índice de Shannon) y equitabilidad para cada tipo de bosque.*

peuvent avoir des cortèges floristiques similaires. L'examen des relevés montre qu'elles contiennent des espèces indicatrices des forêts denses, moins ensoleillées (versant N, O, NO et NE), peu touchées par les incendies, et colonisant des sols riches en macro et micronutriments; telles que *Laurus nobilis*, *Rosa sempervirens*, *Quercus canariensis*, *Viburnum tinus* et *Clematis flammula* (tab. II et fig. 3B).

La partie intermédiaire de l'axe est occupée surtout par des relevés des suberaies. Au niveau du cortège floristique de la strate arbustive cohabitent des espèces ombrophiles, colonisant des sols moyennement fertiles comme: *Erica arborea*, *Myrtus communis*, *Quercus coccifera* et *Lonicera periclymenum* et d'autres espèces témoignant d'un certain degré de perturbation telles que: *Cistus salvifolius*, *C. crispus*, *Lavandula stoechas* et *Calluna vulgaris*.

L'axe 2 (7,1 % de variance) exprime

clairement un gradient d'acidité. Le côté inférieur de l'axe a réuni des relevés des suberaies sur des sols acides, discriminés surtout par la présence d'espèces comme: *Erica umbellata*, *Erica australis*, *Genista tridentata*, *Genista monspeliensis* et *Cistus populifolius*. Les facteurs responsables de cette distribution sont principalement, une forte acidité (la valeur minimale de pH est 4,5), et un taux élevé d'aluminium (fig. 3B).

Au niveau des zones de basse altitude, la pression anthropique, la fertilité et l'acidité du sol semblent contribuer d'une manière plus significative dans l'interprétation de la composition de la strate arbustive des forêts.

Le tableau III récapitule les résultats de l'analyse quantitative de la diversité végétale (richesse spécifique, indice de Shannon et indice d'équitabilité) des communautés végétales arbustives des différents types de forêt. La richesse en espèces arbustives est significativement élevée chez les suberaies

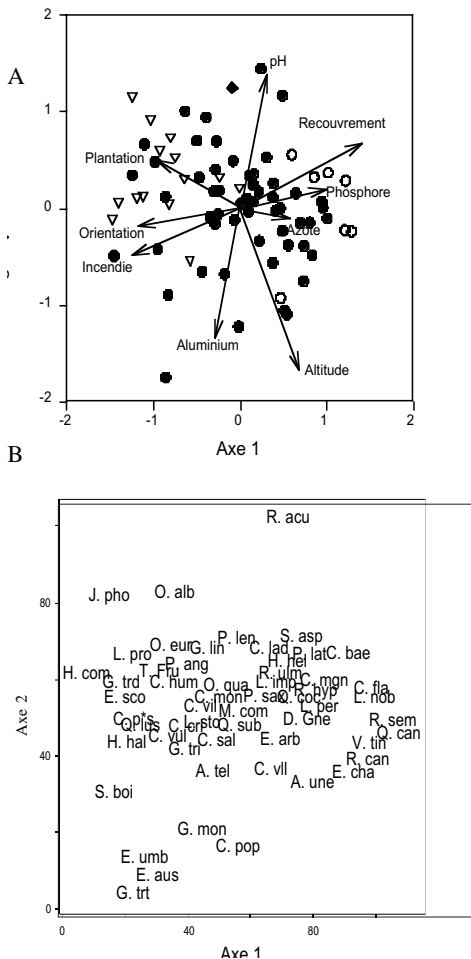


Figure 3. Diagramme d'ordination des relevés (A) et des espèces (B) dans l'espace définie par les axes 1 et 2 de l'analyse CCA partielle (77 relevés et 56 espèces). L'abréviation des espèces est celle du tableau 1 et les légendes des relevés sont celles de la figure 2. Ordenación de las muestras de sotobosque (A) y de las especies arbustivas (B) en el espacio definido por los ejes 1 y 2 del análisis CCA parcial (77 muestras y 56 especies). Las abreviaturas de las especies son como en la tabla I. Los símbolos de los tipos de bosque son como en la figura 1.

(valeur moyenne de 12 espèces, sur un transect de 100 m) et les reboisements (13 espèces), alors qu'elle est minimale chez les pinèdes naturelles (6 espèces). Les autres

formations présentent des valeurs intermédiaires entre les deux extrêmes. Ces résultats concordent parfaitement avec ceux obtenus par l'indice de Shannon. En effet, les valeurs les plus élevées ont été enregistrées chez les suberaies (valeur moyenne de 1,6) et les reboisements (valeur moyenne de 1,7); en revanche, l'indice de Shannon montre la valeur minimale chez les pinèdes (valeur moyenne de 0,9). Cependant, il est important de mentionner que les cédraies ont un indice relativement bas (0,96), malgré la présence d'une richesse spécifique modérée (9,5 espèces / relevé). D'autre part, les valeurs de l'équitabilité sont moins variées; elles sont comprises entre un maximum de 0,76 chez l'unique relevé de cocciferaie et un minimum de 0,46 chez les cédraies.

DISCUSSION

La situation géographique de la Péninsule Tingitane et ses particularités environnementales, comme l'importance de l'influence océanique, la dominance des sols acides dérivés des substrats gréseux, la géomorphologie et la présence d'une pression anthropique (parfois excessive) ont contribué à la diversification locale du cortège floristique et ont engendré divers gradients floristiques et environnementaux.

L'altitude est le facteur le plus important et qui a marqué la tendance la plus claire au niveau de la première analyse (tab. II). Il s'agit d'un facteur lié aux variations du climat, spécialement l'intensité du froid qui représente un facteur limitant pour plusieurs espèces végétales (Woodward, 1987). La plupart des espèces séparées sur le côté gauche de l'axe 1 de la première analyse, ont une affinité claire avec les zones de haute altitude telles que: *Genista quadriflora*, *Cistus laurifolius*, *C. varius* et

Halimium atlanticum. Les phytosociologues ont identifié une unité phytosociologique alticole *Halimio atlanticae-Genistetum quadriflorae* formée surtout par ces espèces sur les crêtes gréseuses des montagnes Bouhachem, Sounna et Khezana de la Péninsule Tingitane (Benabid, 1984, 2000; Quézel *et al.* 1988).

Dans les zones de basse altitude, la fertilité, l'acidité du sol, et la perturbation anthropique jouent un rôle primordial dans la distribution des communautés végétales arbustives. La tendance principale des variations floristiques (axe 1 de CCA) semble exprimer la dynamique de la végétation selon un gradient de conservation-perturbation, puisque du côté gauche on trouve les communautés végétales les plus perturbées et du côté droit des communautés plus ou moins conservées.

Dans les forêts à sols fertiles cohabitent des espèces archaïques d'origine pré-méditerranéenne telles que; *Laurus nobilis*, *Lonicera periclymenum* subsp. *Hispanica*, *Ruscus hypophyllum*, *Phillyrea angustifolia*, *P. latifolia* et *Smilax aspera* (Palamarev, 1987; Herrera, 1992). Ces plantes sont associées aux étapes évolutives progressives de la végétation (*matorral noble*) caractérisées par un recouvrement important de la végétation ligneuse (Herrera, 1992). Des études antérieures (Ojeda *et al.* 1995, 1996a; Marañón *et al.* 1999) dans une zone comparable (la chaîne montagneuse de Aljibe sur le revers Nord du Déroit de Gibraltar), ont montré que ces communautés présentent une faible diversité spécifique qui serait due à une haute capacité compétitive des espèces dominantes. L'intérêt biogéographique et écologique de ces formations a été évoqué aussi par Barbero *et al.* (1981). Ce dernier a identifié l'association *Rusco hypophylli-Quercetum canariensis* dans la zone périurbaine de Tanger (Perdicaris). Cette association a été

décrite pour la première fois par Rivas Martinez (1975) dans la région d'Algésiras.

En fonction de l'augmentation de la perturbation, les conditions écologiques changent et influencent le cortège floristique. Les incendies forestiers au Maroc, comme pour de nombreux pays du pourtour méditerranéen constituent, l'une des principales causes de la régression des écosystèmes forestiers méditerranéens (Naveh, 1975). Cependant, la plupart des plantes méditerranéennes sont capables de se régénérer après un incendie, soit à travers des organes végétatifs de résistance (réponse individuelle), soit à travers la germination des banques de semences (réponse collective) (Ojeda 2001; Ojeda *et al.* 1996b). Une grande partie des semences exige la lumière pour stimuler la germination et, seulement une partie réduite peut le faire dans l'ombre des peuplements denses (Trabaud, 2000). Après une perturbation, comme l'incendie, plusieurs semences enterrées en état de dormance, peuvent germer et émerger en profitant de l'espace laissé par les plantes brûlées, de l'ensoleillement, et des nutriments libérés par les cendres (Marañón, 2001). Par exemple, on connaît la capacité des Cistaceae à former une banque de semences abondantes dans le sol, dont la germination est stimulée par la chaleur des incendies (Thanos *et al.* 1992). D'autre part, l'action de la fumée et des cendres semblent stimuler la germination de plusieurs Ericaceae (Marañón, 2001; Ojeda, 2001). Ces réponses de régénération post-incendie, pourraient expliquer la dominance sur le côté gauche de l'axe 1 de ces deux groupes de plantes méditerranéennes.

Les forêts localisées sur les sols pauvres et acides, des deux côtés du Déroit de Gibraltar présentent une tendance floristique et environnementale similaire (Ojeda *et al.* 1996a; Marañón *et al.* 1999). Cependant, une étude comparative préliminaire sur des

communautés arbustives des forêts des deux régions (Marañón *et al.* 1999), a montré des différences importantes. En général, la richesse en espèces et en espèces endémiques est moins importante dans les forêts marocaines; en plus, sur le revers sud (Maroc), les espèces généralistes et de distribution géographique large sont très abondantes, c'est le cas des Cistaceae par exemple (espèces des genres *Cistus* et *Halimium*). En revanche, les forêts du sud de l'Espagne sont dominées par des espèces des sols acides, et caractérisées par une distribution géographique restreinte telles que: *Erica umbellata*, *Erica australis*, *Genista tridens*, *G. tridentata*, *Stauracanthus boivinii*, et *Quercus lusitanica*. Ces différences peuvent être expliquées par la disparité dans l'aménagement forestier entre le sud de l'Espagne et le nord du Maroc, par exemple, l'exploitation intensive des forêts marginales espagnoles a été délaissée depuis 50 ans, alors que les forêts marocaines sont toujours soumises à une pression considérable de coupe de bois et de pâturage (Deil, 1993).

La richesse en espèces ligneuses du cortège floristique associé aux suberaies marocaines (valeur moyenne de 12 espèces / relevé) est inférieure à celle des suberaies du sud de l'Espagne (valeur moyenne de 19 espèces / relevé (Marañón *et al.* 1999). En général, cette diversité (en espèces ligneuses) reste très élevée en comparaison avec celle des forêts des zones tempérées (Grubb, 1987).

La diversité des suberaies pourrait s'expliquer par leurs exigences environnementales intermédiaires. D'une part, grâce à leur localisation dans des zones relativement basses (moins de 1000 m), les conditions climatiques leur sont très favorables (bioclimat subhumide à humide avec des variantes chaude à tempéré). Alors que dans les zones de haute altitude (plus de

1000 m), les conditions deviennent moins favorables et seules quelques espèces, tolèrent les restrictions dues à l'intensité du froid. En effet, ce sont les cédraies et les tauzaies qui peuplent ces zones de haute altitude et présentent des communautés moins diversifiées (avec une moyenne de 9 espèces / relevé). D'autre part, les zénaies (valeur moyenne de 8 espèces / relevé) préfèrent des sols plus humides et fertiles. D'une manière générale, les espèces dominantes avec une haute capacité compétitive éliminent dans les conditions qui leurs sont favorables les espèces moins compétitives (Grime, 1979). Cependant, ces tendances peuvent être modifiées par l'intervention humaine (Zine El Abidine, 1988).

Le cas particulier des reboisements dont l'extension est aujourd'hui évidente, est important à noter. En effet, chez ces formations, on a mis en évidence des sous-bois très riches en espèces (valeur moyenne de 13 espèces / relevé). La plupart des travaux de reboisements ont été effectués sur des sols pauvres, où la végétation arborée était rare. La végétation naturelle est une lande à bruyères (formation dominée par des espèces des genres *Erica* et *Genista*) moins dense, et très riche en espèces et en taxons endémiques. Le sous-bois des reboisements a apparemment bien conservé une partie de cette diversité.

Les indices de diversité (H' et J') prennent en considération la richesse en espèces et leur proportion relative dans la communauté (Magurran, 1988). En général, les communautés avec un grand nombre d'espèces ont aussi une valeur élevée de l'indice de Shannon. Dans les forêts du nord du Maroc, les suberaies et les reboisements ont une plus grande richesse spécifique, et un indice de Shannon élevé (tab. III). Cependant, on note que les cédraies, avec un sous-bois de richesse modérée (9,5 espèces

/relevé) ont un indice de diversité assez bas ($H' = 0,96$) comparable à celui des pinèdes naturelles ($H' = 0,91$ et une richesse de 5,5 espèces / relevé). Cette valeur relativement basse de l'indice de diversité du sous-bois des cédraies, peut être expliquée par la dominance d'une seule espèce. Par exemple, un relevé présente 13 espèces dans le sous-bois mais la forme arbustive de *Q. pyrenaica* couvre 67 % de la superficie, par conséquent, la diversité, ainsi que l'équitabilité seront basses.

D'autre part, on note des valeurs élevées de diversité ($H' = 1,83$) et d'équitabilité ($J' = 0,76$) chez la cocciferaie, qui semble refléter de bonnes conditions de conservation et une structure équilibrée de la communauté, par le fait de sa localisation dans un milieu relativement bien protégé (marabout).

CONCLUSION

Le sous-bois des forêts des montagnes gréseuses du nord du Maroc est relativement riche en espèces ligneuses. On a compté 68 espèces vasculaires à partir de 98 relevés de végétation. Cependant, il faut noter que même si cette diversité apparaît élevée par rapport à celle des forêts des zones tempérées, elle est moins importante que celle observée dans des formations similaires du sud de l'Espagne. La plus grande richesse spécifique des formations naturelles a été observée dans les suberaies, où règne des conditions environnementales intermédiaires. Chez la cocciferaie étudiée (forêt sacrée), la strate arbustive est également très riche en espèces et présente une structure équilibrée de l'abondance de ces espèces (valeurs élevées de l'indice de Shannon et d'équitabilité). Les reboisements sont aussi très riches en espèces, ils paraissent, conserver au moins en partie la richesse spécifique originale des bruyères (riches en plantes endémiques) des sols

pauvres, où elles ont été réalisées. Il faut donc, éviter les reboisements à plantations très denses et qui élimineraient certaines plantes endémiques. Par ailleurs, dans certains cas, il serait préférable de conserver les structures naturelles (sans reboisements) comme réserve de biodiversité.

Cette étude a le mérite d'attirer l'attention sur l'intérêt remarquable que présentent les forêts du nord du Maroc, du point de vue de la richesse du cortège floristique arbustive, du en partie à l'hétérogénéité du milieu physique (altitude, topographie et fertilité du sol). Ces communautés arbustives ont une haute valeur biogéographique, car elles sont riches en taxons endémiques, et en espèces d'origine pré-méditerranéenne. Cette région fait partie d'une zone prioritaire (hot spot) pour la conservation de la biodiversité végétale dans le Bassin Méditerranéen. Cependant, on a relevé des perturbations graves qui menacent ces formations, comme par exemple, les coupes de bois excessives et le surpâturage, qui semblent provoquer une menace considérable pour la biodiversité de ces forêts.

Il est important à ce propos de signaler la nécessité d'un programme en faveur de la conservation des forêts marocaines en général et celles du nord du Maroc en particulier. D'où l'importance des études ayant pour objet l'évaluation de l'état de conservation de la biodiversité de ces écosystèmes. Cependant, il faut souligner que pour définir une stratégie de conservation des forêts du nord du Maroc dans la perspective d'une gestion soutenable, il est nécessaire de tenir compte de toutes les composantes, qui déterminent les significations écologiques, biogéographiques et évolutives de ces formations.

REMERCIEMENTS. Nous tenons à remercier chaleureusement Mr., Rafael López de l'*Instituto*

de Recursos Naturales y Agrobiología de Sevilla pour les analyses du sol.

BIBLIOGRAPHIE

- AJBILOU, R. -2001- *Biodiversidad de los bosques de la Península Tingitana (Marruecos)*. Tesis Doctoral. Universidad de Sevilla. España.
- AJBILOU, R., T. MARAÑÓN y J. ARROYO - 2003- Distribución de clases diamétricas y conservación de bosques en el norte de Marruecos. *Investigación Agraria. Sistema y Recursos Forestales*, 12: 111-123.
- AJBILOU, R., T. MARAÑÓN & J. ARROYO - 2006- Ecological and biogeographical analyses of Mediterranean forest of northern Morocco. *Acta Oecologica* 29: 104-113.
- ARROYO, J. -1997- Plant diversity in the region of the Strait of Gibraltar. A multilevel approach. *Lagascalia* 19: 393-404.
- BARBERO M., P. QUÉZEL, & S. RIVAS-MARTÍNEZ -1981- Contribution à l'étude des groupements forestiers et préforestiers du Maroc. *Phytocoenologia* 9: 311-412.
- BENABID, A. -1982- *Etudes phytoécologique, biogéographique et dynamique des associations et séries sylvatiques du Rif occidental (Maroc)*. Thèse de Doctorat, Fac. des Sciences et Techniques Saint-Jérôme, Marseille.
- BENABID, A. -1984- Etude phytoécologique des peuplements forestières y préforestiers du Rif centro-occidental (Maroc). *Travaux de l'institut scientifique, Serie Botanique*, n° 34, Rabat.
- BENABID, A. -2000- *Flore et écosystèmes du Maroc: Evaluation et préservation de la biodiversité*. Ibis Press, Paris.
- CANFIELD, R. -1941- Application of the line interception method in sampling range vegetation. *J. Forestry* 39: 338-394.
- CHABBI, A. -1994- *Conditions écologiques et dynamiques de la végétation: Basses montagnes du Rif occidental au Maroc*. Thèse de Doctorat en Biogéographie. Université Michel de Montaigne. Bordeaux.
- CHARCOS, J. -1999- *El bosque Mediterráneo en el Norte de África. Biodiversidad y lucha contra la desertificación*. Agencia Española de Cooperación Internacional, Madrid.
- DEIL, U. -1993- Le tangérois: aspects biogéographiques et problèmes de conservation des ressources végétales, in: M. Refass (éd.), *Tanger: Espace, économie et société*, pp. 17-30. Rabat, Tanger.
- DEIL, U. -1997- Vegetation landscapes in Southern Spain and Northern Morocco - an ethnogeobotanical approach. *Fitosociologia* 32: 5-21.
- DEIL, U. & A. GALÁN 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.
- FENNANE, M. & M. IBN TATTOU -1998- Catalogue des plantes endémiques, rares et menacées du Maroc. *Bocconea* 8: 1-243.
- GALÁN DE MERA, A. -1993- *Flora y vegetación de los términos municipales de Alcalá de los Gazules y Medina Sidonia (Cádiz, España)*. Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid. España.
- GAUCH, H.G. -1982- *Multivariate analysis in community ecology*. Cambridge University Press. Cambridge.
- GRIME, J.P. -1979- *Plant strategies and vegetation processes*. John Wiley and Sons, Chichester.
- GRUBB, P.J. -1987- Global trends in species-richness in terrestrial vegetation: a view from the northern Hemisphere, in: J. H. R. Gee. et G. P.S. Giller (éd.), *Organization of communities, past and present*, pp. 99-118. Blackwell, Oxford.
- HERRERA, C. M. -1992- Historical effects and sorting processes as explanations for contemporary ecological patterns: character syndromes in Mediterranean woody plants. *The American Naturalist* 140: 421-446.
- JAHANDIEZ, E. & R. MAIRE -1931-34- *Catalogue des plantes du Maroc*, 3 vols. Minerva, Alger.
- MAGURRAN, A. E. -1988- *Ecological diversity and its measurement*. Croom Helm, Londres.
- MARAÑÓN, T. -2001- Ecología del banco de semillas y dinámica de comunidades mediterráneas, in: Zamora R., Pugnaire F. I (éd.), *Ecosistemas Mediterráneos, Análisis Funcional*, pp. 153-181. CSIC, Madrid.
- MARAÑÓN, T., R. AJBILOU., F. OJEDA & J.

- ARROYO -1999- Biodiversity of woody species in oak woodland of southern Spain and northern Morocco. *Forest Ecology and Management* 115: 147-156.
- MCCUNE, B & M.J. MEFFORD -1999- PC-ORD. *Multivariate analysis of ecological data*, Version 4. MjM Software Design. Gleneden Beach, Oregon.
- MÉDAIL, F. & P. QUÉZEL -1997- Hot-spot analysis for conservation of plant diversity in the Mediterranean Basin, *Ann. Missouri Bot. Gard.* 84: 112-127.
- NAVEH, Z. -1975- The evolutionary significance of fire in the Mediterranean region. *Vegetatio* 29: 199-208.
- OJEDA, F. -2001- El fuego como factor clave en la evolución de plantas mediterráneas, in: Zamora R., Pugnaire F. I (éd.) *Ecosistemas Mediterráneos, Análisis Funcional*, pp. 319-349, CSIC, Madrid.
- OJEDA, F., T. MARAÑÓN & J. ARROYO -1995- Biodiversity components and conservation of Mediterranean heathlands in Southern Spain. *Biological Conservation* 72: 61-72.
- OJEDA, F., T. MARAÑÓN & J. ARROYO -1996a- Patterns of ecological, chorological and taxonomic diversity at both sides of the Strait of Gibraltar. *Journal of Vegetation Science* 7: 63-72.
- OJEDA, F., T. MARAÑÓN & J. ARROYO -1996b- Postfire regeneration of a Mediterranean heathland in southern Spain, *International Journal of Wildland Fire* 6: 191-198.
- PALAMAREV, E. -1987- Paleobotanical evidences of the Tertiary history and origen of the Mediterranean sclerophyll dendroflora. *Plant Systematics and Evolution* 162: 93-107.
- PÉREZ LATORRE, A.V., A. GALÁN DE MERA, U. DEIL y B. CABEZUDO -1996- Fitogeografía y vegetación del Sector Aljibico (Cádiz-Málaga, España). *Acta Bot. Malacitana* 21: 241-267.
- QUÉZEL, P. -1985- Definition of the mediterranean region and the origen of its flora, in: Gómez-Campo (éd.) *Plant conservation of the mediterranean area*, pp. 9-24. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht. .
- QUÉZEL, P., M. BARBERO., A. BENABID., R. LOISEL & S. RIVAS MARTÍNEZ -1988- Contribution à l'étude des groupements pré-forestiers et des matorrals rifains. *Ecologia Mediterranea* 14: 77-122.
- RIVAS MARTÍNEZ, S. -1975- La vegetación de la clase *Quercetea ilicis* en España y Portugal. *Anal. Inst. Bot.* Cavanilles 31: 205-259.
- SEUTER, G. -1980- *Carte géologique de la chaîne rifaine*. Editions du Service Géologique du Maroc. Rabat.
- SPECHT, R.L. & A. SPECHT -1989- Species richness of sclerophyll (heathy) plant community in Australia – the influence of overstory cover. *Australian Journal of Botany* 37: 337-350.
- SPECHT, R.L., R. GRUNDY & A. SPECHT -1990- Species richness of plant communities: relationship with community growth and structure, *Israel Journal of Botany* 39: 465-480.
- TER BRAAK, C.J.F & I.C. PRENTICE -1988- A theory of gradient analysis. *Advances in Ecological Research* 18: 271-317.
- THANOS, C.A., K. GEORGHIOUS., C. KADIS & C. PANTAZI -1992- Cistaceae: A plant family with hard seeds. *Israel Journal of Botany* 41: 251-263.
- TRABAUD, L. -2000- Seeds: their soil bank and their role in post-fire recovery of ecosystems of the Mediterranean basin, in: L. Trabaud (éd.), *Life and environment in the Mediterranean*, pp. 229-259. WIT Press, Southampton.
- VALDÉS, B. -1991- Andalucía and the Rif. Floristic links and a common flora. *Botanica Chronika* 10: 117-124.
- VALDÉS, B. & S. TALAVERA., E. FERNÁNDEZ-GALIANO -1987- *Flora Vascular de Andalucía Occidental*, 3 vols. Ketres, Barcelona.
- VALDÉS, B ,M. REJDALI, A. ACHHAL EL KADMIRI, S.L. JURY & J.M. MONTSERRAT -2002- *Catalogue annoté des plantes vasculaires du Nord du Maroc, incluant des clés d'identification*. Consejo Superior de Investigaciones Científicas. Madrid, 2 volumes.
- WOODWARD, F.I. -1987- *Climate and plant distribution*, Cambridge University Press, Cambridge.
- ZINE EL ABIDINE, A. -1988- Analyse de la diversité phyto-écologique des forêts du chêne zeen (*Quercus faginea* Lam.) au Maroc, *Bull. Inst. Sci.* 12, 69-77. Rabat.