Zeitschrift: Candollea : journal international de botanique systématique = international journal of systematic botany

Herausgeber: Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève

Band: 64 (2009)

Heft: 2

Artikel: Structure démographique d'Armeria arenaria (Pers.) Schult. (Plumbaginaceae) : une espèce bio-indicatrice de l'état de conservation de la flore littorale des Maures (Var, France)

Autor: Youssef, Sami / Baumel, Alex / Médail, Frédéric

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-879209

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 15.07.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Structure démographique d'Armeria arenaria (Pers.) Schult. (Plumbaginaceae), une espèce bio-indicatrice de l'état de conservation de la flore littorale des Maures (Var, France)

Sami Youssef, Alex Baumel & Frédéric Médail

Abstract

YOUSSEF, S., A. BAUMEL & F. MÉDAIL (2009). The demographic structure of Armeria arenaria (Pers.) Schult. (Plumbaginaceae), a biological indicator of conservation state of the littoral flora of the Maures (Var, France). *Candollea* 64: 245-256. In French, English and French abstracts.

Armeria arenaria (Pers.) Schult. is a rare littoral species of siliceous Provence (France), growing in a haloresistant plant community. Within protected areas, the habitats of *Armeria arenaria* are situated in vulnerable zones where paths for tourists are often installed. Our study focuses on the ecology and the viability of a population of *Armeria arenaria* situated in the protected site of cap Lardier and cap Taillat (Var, France). It was based on an exhaustive cartography of *Armeria arenaria* demes (sub-populations) and on demographic structure assessment. The results show that the viability of the demes of *Armeria arenaria* depends on fine soil and trampling. The latter generates a ground erosion and a strong mortality, even if the maintenance of large size individuals is still possible. The demographic structure could be used as an indicator of the state of conservation of the littoral flora in face of disturbance by human trampling. The floristic relevés include ruderal species within the plant community associated with *Armeria arenaria*, showing the disturbance of this littoral zone.

Key-words

PLUMBAGINACEAE – *Armeria* – Conservation – Disturbance

Résumé

YOUSSEF, S., A. BAUMEL & F. MÉDAIL (2009). Structure démographique d'Armeria arenaria (Pers.) Schult. (Plumbaginaceae), une espèce bio-indicatrice de l'état de conservation de la flore littorale des Maures (Var, France). *Candollea* 64: 245-256. En français, résumés anglais et français.

Armeria arenaria (Pers.) Schult. est une espère rare du littoral de Provence siliceuse, présente au sein d'une communauté végétale dite halorésistante. Dans les sites protégés, les habitats d'*Armeria arenaria* se trouvent dans une zone à forte fréquentation touristique, où des sentiers ont été aménagés. Notre étude traite de l'écologie et de la viabilité d'*Armeria arenaria* localisée sur les sites protégés du cap Lardier et du cap Taillat (Var, France). Elle s'est appuyée sur une cartographie exhaustive des dèmes d'*Armeria arenaria* et sur un bilan de la structure démographique de chaque dème (sous-population). Les résultats montrent que la viabilité des dèmes d'*Armeria arenaria* dépend de la présence d'un sol fin et de l'ampleur du piétinement. Ce dernier engendre une érosion de l'habitat et une forte mortalité, même si le maintien d'individus de grande taille reste possible. La structure démographique a, de ce point de vue, une valeur bio-indicatrice de l'état de conservation de la flore du littoral vis-à-vis du piétinement humain. Les relevés floristiques présentent des espèces rudérales dans la communauté végétale associée à *Armeria arenaria,* ce qui témoigne de la perturbation de cette zone littorale.

Adresses des auteurs: SY: General Commission of Biotechnology, Ministry of higher education, Damascus, Syrie. Email: **sami.youssef@etu.univ-cezanne.fr**

AB, FM: Aix-Marseille Université, Institut Méditerranéen d'Ecologie et de Paléoécologie (IMEP, UMR-CNRS 6116). Europôle méditerranéen de l'Arbois, BP 80, 13545 Aix-en-Provence cedex 04, France.

Soumis le 18 janvier 2008. Accepté le 8 octobre 2009. Edité par P. Bungener

© CONSERVATOIRE ET JARDIN BOTANIQUES DE GENÈVE 2009

Introduction

Le bassin méditerranéen, avec 25000 à 30000 espèces et sous-espèces végétales, représente environ 10% de la biodiversité végétale mondiale, dont 13000 espèces endémiques, pour 1,6% de la surface terrestre (Médail & Quézel, 1996). Cette grande richesse floristique s'explique, entre autres causes, par la grande hétérogénéité des milieux et le rôle de refuge que le pourtour méditerranéen a joué durant le Quaternaire (Grove & Rackham, 2001; Thompson, 2005; Médail & Diadema, 2009). Parmi les impacts anthropiques actuellement à l'œuvre au sein du pourtour méditerranéen, le processus d'urbanisation du littoral a conduit quasi inéluctablement à l'artificialisation des milieux (Blondel & Médail, 2009). Selon Plan Bleu (2007), les côtes artificialisées représentaient, en 2000, environ 40% du total de la côte méditerranéenne, et en 2025, 50% du littoral méditerranéen pourrait être irréversiblement artificialisé. En France, l'urbanisation galopante du littoral méditerranéen, initiée dès les années 1960 n'a pas été enrayée par la promulgation de la Loi relative à l'aménagement, la protection et la mise en valeur du littoral du 3 janvier 1986 (Babillot, 2000). Une grande partie de la frange littorale de la Provence et surtout de la Côte d'Azur a été ainsi transformée par l'homme. Les modifications paysagères et biologiques sont importantes du fait de la fragmentation et de la disparition de nombreux écosystèmes à haute valeur biologique (Loisel, 1994: 148-159; Médail, 2008). De plus, au sein même des zones où la protection de la flore et de la faune est une priorité, les activités humaines, souvent récréatives, représentent une menace. Ainsi, selon Michel & al. (2005), les gestionnaires des sites du Conservatoire du Littoral soulignent les forts impacts engendrés par le sur-piétinement qui arrive en tête des problèmes posés par la fréquentation humaine (Martinez, 1994; IARE, 1998; Nougaret, 2000).

Dans ce contexte, les sites des caps Lardier et Taillat (Var), zone protégée par le Conservatoire du littoral et gérée par la commune de la Croix-Valmer et le Parc National de Port-Cros, forment un cadre d'étude pertinent pour examiner les relations entre perturbations, expériences de gestion et conservation des habitats et de la flore. En effet, ces deux sites, se trouvant au sein d'une zone très touristique (environs de Saint-Tropez), comportent un nombre important d'espèces végétales et animales rares ou menacées dont 30 espèces protégées par la loi et 26 taxons supplémentaires inscrits au «Catalogue de la flore rare et menacée de PACA», soit un total de 56 espèces d'intérêt patrimonial (Olivier & al., 1995; Lacosse & Aboucaya, 2003; Lacosse & Aboucaya, 2005). L'extrémité du cap Lardier, réserve biologique intégrale depuis 1996, héberge une très belle et rare formation végétale, le matorral à barbe-de-Jupiter *(Anthyllis barba-jovis)* et à euphorbe arborescente *(Euphorbia dendroides)* caractéristique de la ceinture halorésistante (Molinier, 1954; Lavagne, 1984). Sur le cap Taillat, ont été aussi découverts plusieurs individus reproducteurs de palmier nain *(Chamaerops humilis),* espèce actuellement en extension (Médail & Quezel, 1996). La plupart des espèces végétales menacées de ces sites sont inféodées aux milieux ouverts de la frange littorale, là où la pression du public est la plus forte (IARE, 1998; Nougaret, 2000).

Notre étude traite plus particulièrement de la viabilité d'*Armeria arenaria* (Pers.) Schult. *(Plumbaginaceae).* Cette espèce rare sur le littoral varois, caractérise localement une communauté végétale halorésistante, restreinte au littoral des Maures et de l'Estérel (Molinier, 1954; Géhu, 1991). Nous avons étudié les populations du cap Lardier et du cap Taillat, où la végétation de la ceinture halorésistante se situe directement dans la zone de circulation des piétons et d'aménagement des sentiers littoraux. En dépit des effets engendrés par la fréquentation humaine (piétinement, érosion, pollution), leurs conséquences sur la dynamique d'espèces végétales rares du littoral méditerranéen français n'ont pas encore fait l'objet d'études précises. C'est pourquoi, nous souhaitons montrer que des études de biologie et d'écologie des populations, relativement simples à mettre en oeuvre, sont utilisables afin d'évaluer la vulnérabilité écologique d'un site vis-à-vis de la fréquentation humaine. Notre démarche s'est appuyée sur une cartographie exhaustive des dèmes (ou sous-populations) d'*A. arenaria* présents et sur un bilan de la structure démographique de chaque dème accompagné d'une caractérisation floristique et mésologique.

Matériel et méthodes

Modèle biologique

Le genre *Armeria* Willd. est composé d'espèces pérennes de petite taille, majoritairement méditerranéennes. Dans le département du Var, le genre *Armeria* comporte plusieurs taxons représentés sous forme de petites populations disjointes et vivants dans des habitats contraignants et fragiles (Auda, 2004). Dans notre zone d'étude, *A. arenaria* n'a pas pu être distingué d'*A. arenaria* subsp. *bupleuroides* (Godr. & Gren.) Greuter & Burdet, endémique du SE de la France et ce malgré l'hypothèse ancienne d'une différenciation morphologique et génétique liée à son écologie particulière (Baumel & al., 2009). Le taxon considéré a d'ailleurs longtemps été dénommé *A. praecox* auct., mais le véritable *A. praecox* est un taxon caractéristique des pelouses sèches intra-alpines (Tison & Jauzein, *pers. comm.*).

En Provence cristalline, le groupement végétal halorésistant caractérisé par *A. arenaria* (*Armerio praecocis-Helichrysetum stoechadis* Re. Molin. 1954) (Molinier, 1954; Lavagne, 1984; Géhu, 1991) est situé juste en arrière de la ceinture

strictement halophile à *Limonium pseudominutum* et *Lotus cytisoides*. En raison de son aire de distribution très restreinte et de sa fragilité, cette formation végétale à *Armeria arenaria* a été intégrée au «Livre Rouge des phytocénoses terrestres du littoral français» (GÉHU, 1991). Par ailleurs, cette formation est une communauté végétale incluse dans la Directive Habitat-Faune-Flore de 1992 où elle s'intègre à la végétation des fissures de falaises cristallines méditerranéennes.

Site d'étude

Le secteur est situé dans la partie la plus méridionale de la presqu'île de Saint-Tropez (Var, France) (fig. 1). Les caps Lardier et Taillat appartiennent au Conservatoire de l'Espace Littoral et des Rivages Lacustres et sont gérés respectivement par le Parc National de Port-Cros et le Conservatoire-Etudes des Ecosystèmes de Provence (CEEP).

Le coefficient d'Emberger (Q = 118) place ces deux caps dans le bioclimat méditerranéen humide à hiver doux et les valeurs des moyennes du mois le plus chaud et du mois le plus froid, déterminent une végétation caractéristique de l'étage thermo-méditerranéen avec notamment des matorrals thermophiles à *Chamaerops humilis* et *Euphorbia dendroides* (MÉDAIL & QUÉZEL, 1996). De part leur géologie, les caps Lardier et Taillat se rattachent au massif cristallin des Maures. Le substrat siliceux permet le développement d'une végétation très diversifiée, du fait des contrastes inhérents aux conditions stationnelles: aux sols très hétérogènes se superposent les contraintes dues à l'influence des embruns (IARE, 1998).

Pression humaine

Les caps Lardier et Taillat subissent une fréquentation importante par le public tout au long de l'année, avec un pic l'été, lié à la baignade. A noter que le sentier du littoral qui va du parking de Gigaro à celui de l'Escalet en passant par le cap Lardier est le plus fortement utilisé par les randonneurs et les baigneurs (MARTINEZ, 1999). Ainsi, la fréquentation était de 250000 personnes sur le cap Lardier en 1996 et elle augmente d'année en année (IARE, 1997, 1998).

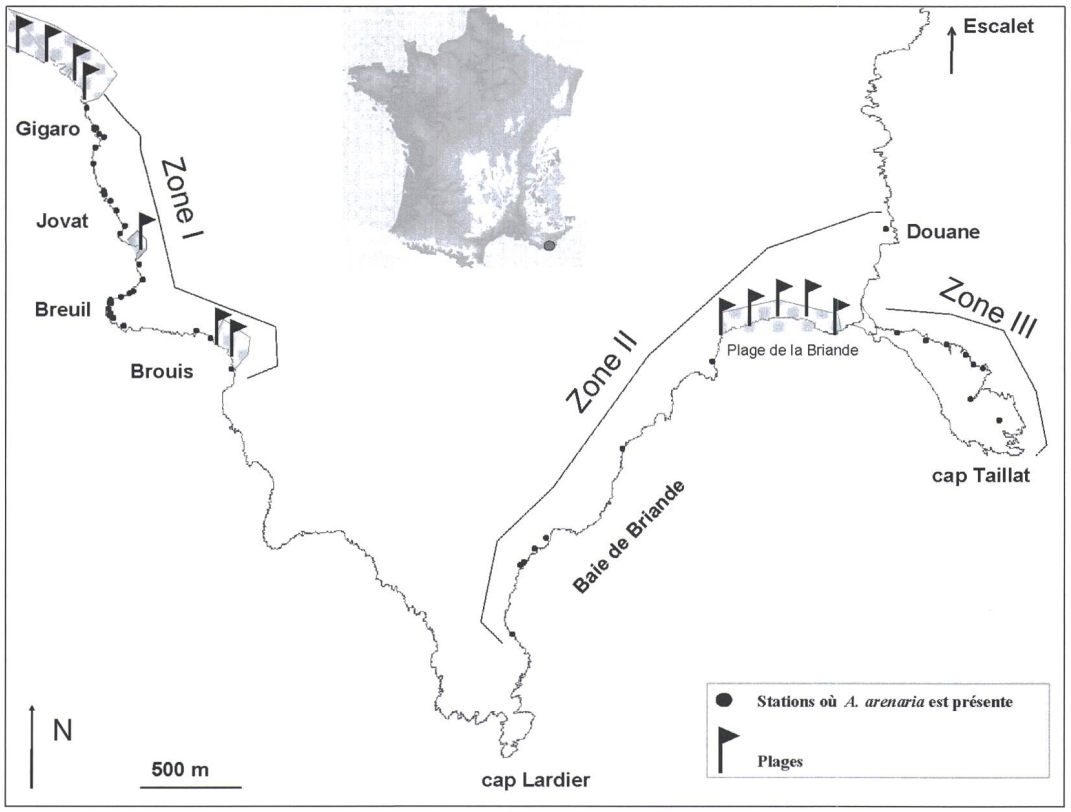

Fig. 1. – Localisation des dèmes d'*Armeria arenaria* (Pers.) Schult. sur la zone d'étude.

[**Abréviations: Zone I** = dèmes situés à Gigaro Sud, Jovat, pointe du Breuil et plage de Brouis; **Zone II** = dèmes situées entre les caps Lardier et Taillat; **Zone III** = dèmes du cap Taillat]

Sur la base d'une connaissance empirique de la fréquentation touristique (NOUGARET, 2000; IARE, 1997) et de nos observations effectuées durant la période d'étude, le secteur a été divisé en trois zones: la zone I se situant entre Gigaro et cap Lardier connaît une très forte fréquentation, qui décroît dans la zone II située entre cap Lardier et cap Taillat alors que la zone III qui englobe le cap Taillat présente la plus faible fréquentation. En effet, la plupart des touristes entrent sur le site par l'entrée Ouest, c'est-à-dire par la plage de Gigaro, s'arrêtent à la plage de Brouis et n'avancent que très peu vers le cap Lardier. Ceux entrant à l'Est du site s'arrêtent à la plage de la Briande et n'atteignent que rarement le cap Taillat.

Méthodes d'étude

Afin d'éviter toute confusion, nous appelons «dème» tout groupe d'individus d'*A. arenaria* spatialement individualisé, le dème pouvant concerner une surface variable. Les «stations» sont les lieux où les mesures ont été menées à l'échelle de surface fixe (50 m²). Les stations ont été choisies après avoir parcouru le site d'étude et recherché activement la présence d'*A. arenaria*. Un recensement exhaustif des individus a été ensuite réalisé permettant d'individualiser 42 dèmes représentant autant de stations d'étude (fig. 1).

Structure démographique

Au sein de chaque dème, les individus d'*A. arenaria* ont tous été comptés et le diamètre moyen (moyenne du plus grand et du plus petit diamètre) formé par la touffe de feuilles a été mesuré. Les individus ont été répartis en classe de taille et la distribution des tailles individuelles a été extrapolée à une structure d'âge en référence aux travaux de LEFÈBVRE & CHANDLER-MORTIMER (1984). Ces derniers montrent en effet chez *A. maritima* une relation linéaire entre le diamètre de la touffe et le nombre de cernes de la racine principale. Suite au recensement exhaustif des individus de notre site d'étude, l'observation de la distribution du diamètre moyen individuel nous a conduit à définir six classes d'individus:

1. juvénile: 0-40 mm; **2.** reproducteur 1: 41-100 mm; **3.** reproducteur 2: 101-160 mm; **4.** reproducteur 3: 161-220 mm; **5.** reproducteur 4: 221-280 mm; **6.** reproducteur 5: > 281 mm.

Une analyse des Kmeans a produit les mêmes regroupements, exception faite pour la classe des juvéniles choisie pour respecter le seuil de 40 mm en dessous duquel nous n'avons pas trouvé d'individus portant d'anciennes tiges florales. Un tableau croisé des classes de taille en fonction des stations a permis de calculer le nombre d'individus de chaque classe dans chaque dème.

Les relations entre la structure démographique et l'habitat d'*A. arenaria* ont été, d'une part, explorées à l'aide d'Analyses en Composantes Principale (ACP) pour données mixtes, c'est-à-dire quantitatives et semi quantitatives (soft Ade4, fonction dudi.mix) (HILL & SMITH, 1976; KIERS, 1994). D'autre part, la significativité des corrélations entre variables écologiques et démographiques a été testée par le test des rangs de Spearman (soft Stats).

Diversité des communautés végétales

Dans chaque station, un relevé floristique situé au centre du dème a été réalisé selon la méthode décrite dans GACHET & al. (2005) sur 50 m² (rayon de 3,99 m). Au sein de cette surface de 50 m² les variables suivantes ont été mesurées: recouvrement des espèces végétales (phanérogames et ptéridophytes), pente (%), recouvrement des rochers, cailloux, terre nue et recouvrement végétal de la strate herbacée (inférieure à 0,5 m). Pour les facteurs mésologiques et le recouvrement végétal, des classes ont été définies: classe 1: R < 10%, classe 2: 10 < R < 25%, classe 3: 25 < R < 50%, classe 4: 50 < R < 75% et classe 5: R > 75%.

A partir des espèces associées à *Armeria arenaria*, ont été établis un spectre biologique de Raunkiaer (RAUNKIAER, 1934) et un spectre démographique de Grime (GRIME, 1974) pour l'ensemble des stations. Afin d'identifier les différents cortèges floristiques présents dans nos stations d'étude, une Classification Ascendante Hiérarchique (CAH) des stations, a été appliquée grâce au logiciel R (R2.4.1., 2006) sur une matrice de similarité floristique basée sur l'indice de Jaccard, couramment utilisé pour analyser et comparer les assemblages d'espèces (KRUSKAL & WISH, 1978 ; LEGENDRE & LEGENDRE, 1998). La CAH a été réalisée grâce à l'algorithme de Ward, afin de regrouper les sites sur la base de ressemblance floristique (R2.4.1. 2006). Une MRPP (Multiple Response Permutation Procedure) a été effectuée sur les clusters pour valider la significativité de leur différence et choisir la troncature maximisant la différence inter-groupes (R2.4.1 2006, package vegan). La MRPP compare la similarité floristique intra- et inter-groupes vis-à-vis d'une distribution obtenue par permutation des sites parmi les groupes comparés. L'hypothèse nulle du test correspond à l'absence de regroupement floristique.

Résultats

Structure démographique de la population d'Armeria arenaria

Pour vérifier la relation entre le diamètre de la touffe et l'âge de l'individu, nous avons récolté 16 individus d'*A. arenaria* dont le diamètre s'échelonnait de 3,3 à 30,5 cm. L'observation des cernes sur un plan de coupe poli a révélé une relation de 2,03 cm/cerne chez les plus gros individus. En revanche, chez les plus jeunes, de diamètre inférieur à 4,5 cm, les cernes étaient très difficiles à distinguer. La valeur de 2,03 cm/cerne mesurée chez *A. arenaria* correspond approximativement à celle d'*A. maritima* (1,19-1,99 cm/cerne) observé par LEFÈBVRE &

CHANDLER-MORTIMER (1984). En émettant l'hypothèse qu'un cerne correspond à une année, les individus de plus grand diamètre (reproducteurs 5) pourraient être âgés de 14 à 19 ans. Nous appuyant sur ces observations nous considérons dans la suite du texte que les classes de tailles correspondent approximativement à des classes d'âges.

Sur l'ensemble des 42 dèmes, 2369 individus ont été inventoriés. Le plus petit individu a un diamètre moyen de 10,5 mm et le plus grand de 405 mm. A noter que, les deux premières classes d'âge «juvénile» et «reproducteur 1» représentent 73% de l'effectif total, avec des valeurs respectives de 22 et 51%. Alors que les autres classes d'âge (reproducteurs 2, 3, 4, et 5) ne présentent que 27%, avec des valeurs respectives de 18%, 6%, 2% et 1%.

Dans la zone I (fig. 2), constituée de 25 dèmes, l'effectif moyen des dèmes est de 25 individus (min = 5, max = 176). Les six classes de taille se retrouvent rarement au sein d'un même dème. Seulement 10 dèmes sur 25 comportent des juvéniles, et seuls les dèmes 6, 16, et 22 ont plus de 10 juvéniles. Les autres dèmes ne contiennent que des individus reproducteurs, plutôt de grande taille. Cette structure déséquilibrée indique un recrutement plutôt rare et inégalement réparti entre les dèmes.

Dans la zone II (fig. 2), l'effectif moyen des dèmes est de 80 individus (min = 11, max = 316); tous les dèmes possèdent des juvéniles ou la première classe de reproducteur. Le dème 34 détient 316 individus et un nombre de juvéniles très élevé, supérieur à 100. Le recrutement est ici plus fort et plus fréquent que dans la zone I.

Dans la zone III (fig. 2), l'effectif moyen est de 188 individus (min = 37 individus, max = 454), les six classes se trouvent généralement au sein de chaque dème. Les trois premiers dèmes de la zone III ont autant d'individus que l'ensemble des dèmes de la zone I.

Relation entre facteurs stationnels et démographiques

Les résultats de l'ACP sur les variables mixtes des 42 stations identifient deux axes principaux représentant 60% de la variance totale (fig. 3). L'axe 1 indique, vers le côté positif, une augmentation du nombre d'individus d'*A. arenaria* dans chaque classe d'âge et, vers le côté négatif, une augmentation de la fréquentation humaine. Les stations de la zone I se trouvent du côté négatif de l'axe 1 et celles des zones II et III se situent du côté positif de l'axe 1. L'axe 2 correspond au type de substrat et à la pente; cette dernière est associée à la

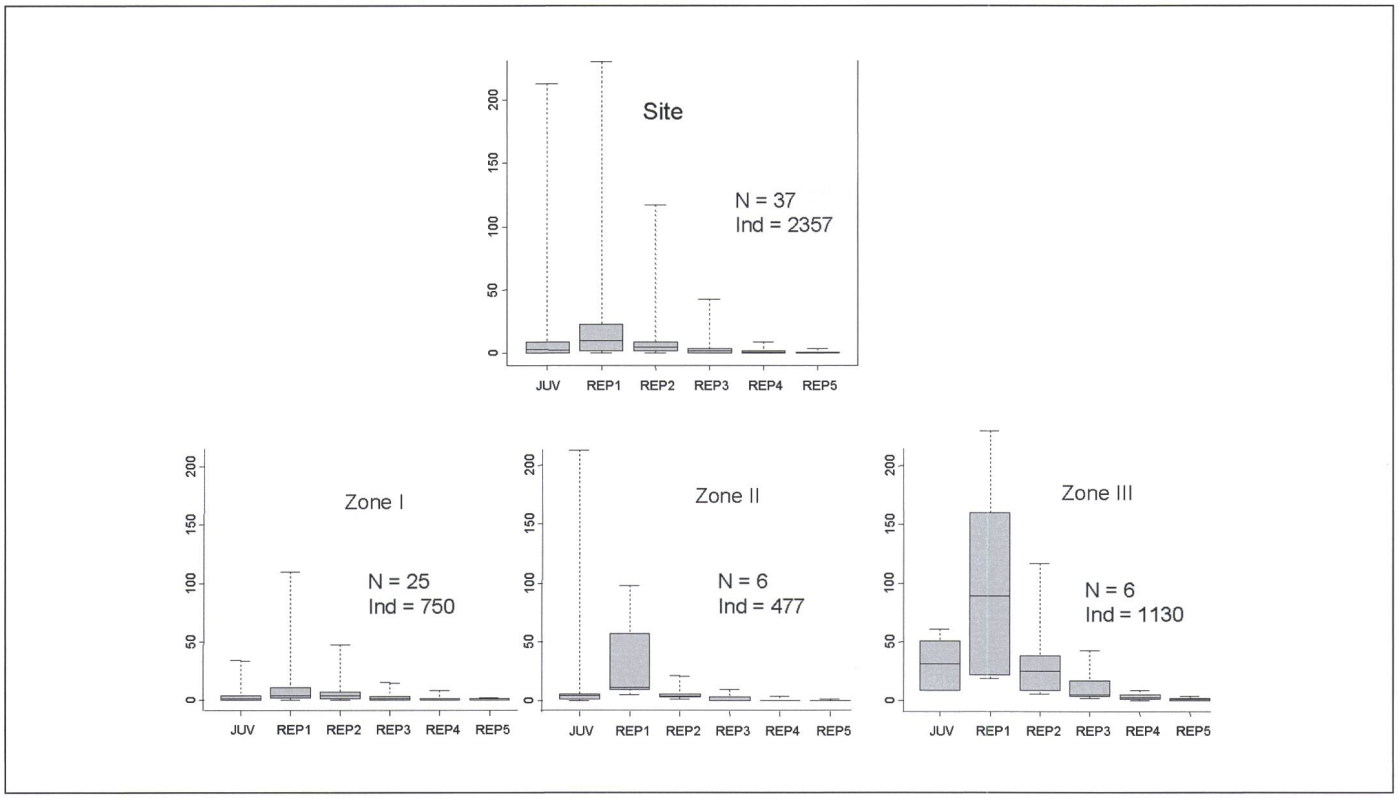

Fig. 2. – Structure des dèmes ayant plus de 5 individus d'*Armeria arenaria* (Pers.) Schult. sur les caps Lardier et Taillat.

[**Abréviations: N =** nombre de dèmes dans chaque zone; **Ind =** effectif d'*A. arenaria* dans chaque zone; **Site =** contient tous les dèmes; **Zone I =** contient tous les dèmes de Gigaro Sud, Jovat, pointe du Breuil et plage de Brouis; **Zone II =** contient tous les dèmes situées entre les caps Lardier et Taillat; **Zone III =** contient tous les dèmes du cap Taillat]

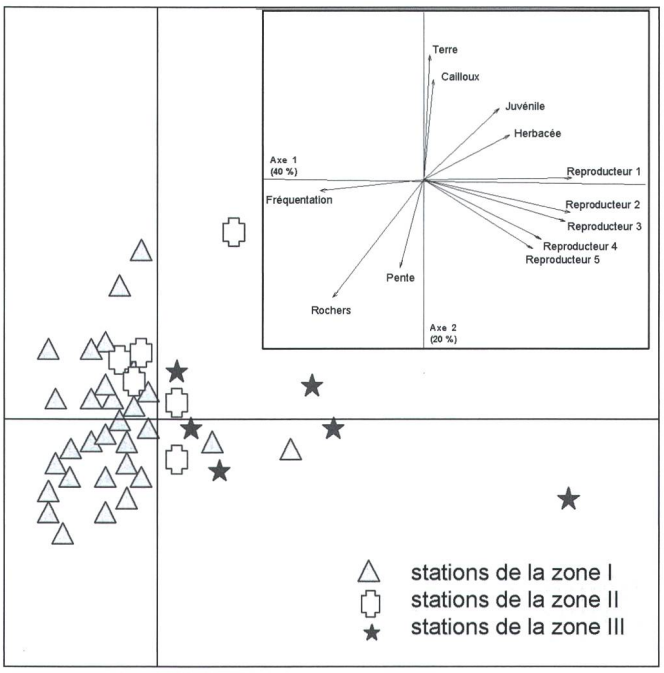

Fig. 3. – Analyse en Composantes Principales (ACP) pour les données mixtes, réalisée sur les variables mésologiques et les classes d'âge des 42 stations d'*Armeria arenaria* (Pers.) Schult.

présence de rochers, tandis que le côté positif de l'axe 2 correspond aux éléments granulométriques plus fins. Les juvéniles sont associés à une plus faible granulométrie du sol, là où une pelouse riche en espèces herbacées se développe. Les individus reproducteurs de grande taille sont associés le plus souvent à une forte fréquence de rochers.

Les résultats du test de corrélation (tableau 1) montre que si presque toutes les classes d'âges sont significativement corrélées entre elles, les juvéniles ne sont pas par contre corrélés aux individus de plus grande taille. Parmi les variables testées, seules la présence de rochers, la strate herbacée et la perturbation montrent une corrélation significative avec la structure de la population d'*A. arenaria*. Les reproducteurs 1, 2 et 3 sont corrélés positivement à la strate herbacée. La présence de rochers est négativement corrélée à la présence des juvéniles et des reproducteurs 1, 2 et 3. Enfin, la fréquentation humaine (facteur «perturbation») est négativement corrélée à toutes les classes d'âge, sauf celle des reproducteurs 5.

Diversité des communautés végétales

Les relevés floristiques ont permis d'identifier 104 espèces sur l'ensemble des 42 stations (tableau 2). Une trentaine de ces espèces ont une fréquence relative supérieure à 25%, et 45 espèces ne se rencontrent que dans une à cinq stations. Par ordre de fréquence décroissante, les espèces les plus représentées sur l'ensemble des stations sont: *Dactylis glomerata* subsp. *hispanica, Reichardia picroides, Lotus cytisoides, Silene gallica, Catapodium rigidum, Lagurus ovatus, Camphorosma monspeliaca, Aetheoriza bulbosa, Sonchus tenerrimus,* et *Helichrysum stoechas.* Le spectre des stratégies démographiques *sensu* Grime montre que les espèces végétales associées à *Armeria arenaria* sont majoritairement de type «stress-tolérante/rudérales» (SR) à 55% et «stress-tolérantes» (S) à 19%) (fig. 4). Le spectre biologique de Raunkiaer montre que *A. arenaria* est associée principalement à des thérophytes (T) à 37%, des hémicryptophytes (H) à 29%, et des chaméphytes (C) à 20%. Les relevés floristiques (placettes 50 m²) s'organisent, selon l'indice de Jaccard, en trois groupes sur la CAH (fig. 5). Ces trois groupes de stations sont significativement différents ($P < 0.001$, MRPP). Le groupe floristique 1 est corrélé à certaines stations de la zone I comprenant des espèces halophiles ou halorésistantes assez communes sur toute la côte *(Crithmum maritimum, Camphorosma monspeliaca, Senecio cineraria).* Le groupe floristique 2 est corrélé aux autres stations de la zone I avec les espèces suivantes: *Erica arborea, Myrtus communis, Pistacia lentiscus* et *Phillyrea angustifolia.* Dans cette zone, les groupes 1 et 2 ne se positionnent pas selon leur situation géographique, mais révèlent plutôt une hétérogénéité intra et inter-stationnelle.

Tableau 1. – Résultats du test de corrélation de Spearman entre les variables écologiques et démographiques dans les placettes de 50 m² (nombre de stations = 42).
[**Abréviations: juv** = juvénile, **rep** = reproducteur; *: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$; ***: $P < 0.001$]

	Pente	Rocher	Terre	Cailloux	Fréquentation	Herbacée	juv	rep1	rep2	rep3	rep4	rep5
juv	-0,28	-0,64**	0,21	0,34	-0,63**	0,4		0,81***	0,53	0,43	0,17	-0,01
rep1	-0,05	-0,55***	0,08	0,19	-0,6***	0,55**	0,81***		0,72***	0,64***	0,34***	0,21***
rep2	0,06	-0,25*	-0,11	-0,04	-0,46***	0,47*	0,53	0,72***		0,72***	0,52***	0,3***
rep3	0,26	-0,24*	-0,08	-0,14	-0,41***	0,46*	0,43	0,64***	0,71***		0,56***	0,41***
rep4	0,18	0,07	-0,18	-0,08	-0,16*	0,09	0,17	0,34***	0,52***	0,56***		0,58***
rep5	0,35	-0,07	-0,13	-0,15	-0,05	0,15	-0,01	0,21***	0,3***	0,41***	0,58***	

Le groupe floristique 3 correspond aux stations des zones II et III avec les espèces suivantes: *Thymelaea hirsuta*, *Senecio leucanthemifolius*, *Limonium pseudominutum*, *Chamaerops humilis*, *Centaurea paniculata* et *Pinus halepensis*. La figure 5 met donc en évidence une différence floristique entre la côte O et E du site d'étude.

Tableau 2. – Liste des espèces citées.

Nom	Famille
Aetheorhiza bulbosa (L.) Cass.	*Asteraceae*
Armeria arenaria (Pers.) Schult.	*Plumbaginaceae*
Armeria arenaria subsp. *bupleuroides* (Godr. & Gren.) Greuter & Burdet	*Plumbaginaceae*
Armeria maritima Willd.	*Plumbaginaceae*
Armeria praecox Jord.	*Plumbaginaceae*
Anthyllis barba-jovis L.	*Fabaceae*
Astragalus cremnophylax Barneby var. *cremnophylax*	*Fabaceae*
Camphorosma monspeliaca L.	*Chenopodiaceae*
Carlina corymbosa L.	*Asteraceae*
Carpobrotus edulis (L.) N. E. Br.	*Aizoaceae*
Catapodium rigidum (L.) C. E. Hubb.	*Poaceae*
Centaurea paniculata L.	*Asteraceae*
Chamaerops humilis L.	*Arecaceae*
Chrysanthemum coronarium L.	*Asteraceae*
Crithmum maritimum L.	*Apiaceae*
Dactylis glomerata subsp. *hispanica* (Roth) Nyman	*Poaceae*
Erica arborea L.	*Ericaceae*
Euphorbia dendroides L.	*Euphorbiaceae*
Helichrysum stoechas DC.	*Asteraceae*
Limonium pseudominutum Erben	*Plumbaginaceae*
Lagurus ovatus L.	*Poaceae*
Lotus cytisoides L.	*Fabaceae*
Myrtus communis L.	*Myrtaceae*
Opuntia stricta (Haw.) Haw.	*Cactaceae*
Phagnalon saxatile Cass.	*Asteraceae*
Phillyrea angustifolia L.	*Oleaceae*
Pinus halepensis Mill.	*Pinaceae*
Pistacia lentiscus L.	*Anacardiaceae*
Reichardia picroides (L.) Roth	*Asteraceae*
Senecio cineraria DC.	*Asteraceae*
Senecio leucanthemifolius Phil.	*Asteraceae*
Silene gallica L.	*Caryophyllaceae*
Silene vulgaris (Moench) Garcke	*Caryophyllaceae*
Sonchus tenerrimus L.	*Asteraceae*
Thymelaea hirsuta Endl.	*Thymeleaceae*

Discussion

Démographie d'Armeria arenaria à l'échelle du site

Bien que n'ayant pas la valeur d'un suivi diachronique effectué sur plusieurs années, cette étude de la structure démographique d'*Armeria arenaria* en fonction des paramètres environnementaux et des perturbations humaines apporte des résultats tangibles pour évaluer la vulnérabilité de l'habitat côtier dont cette espèce est caractéristique (*Armerio praecocis-Helichrysetum stoechadis,* groupement végétal halorésistant). En effet, *Armeria arenaria* étant une espèce pérenne, à durée de vie relativement longue pour une hémicryptophyte (15-20 ans), la répartition des individus en classes de taille et d'âge, permet de retracer la dynamique passée du recrutement démographique. En outre, de nombreux relevés démographiques, mésologiques et floristiques ont été effectués pour décrire l'hétérogénéité de la zone d'étude. Celle-ci s'est révélée importante dans la zone des deux caps du fait de la géologie complexe, des fortes transitions écologiques propres aux zones littorales (gradients importants sur de petites distances) et de la fréquentation humaine inégalement répartie sur le site. En raison de cette hétérogénéité, nous observons que si à l'échelle du site, le recrutement démographique est important (22% de juvéniles), il varie à l'échelle des stations en réponse aux facteurs du milieu et à la perturbation par le piétinement. Par exemple, le taux de recrutement augmente quand le milieu est ouvert (strate herbacée dominante) et qu'un sol à dominance d'éléments fins est disponible. Par contre, sur les milieux rocheux, le recrutement est assez faible et même parfois absent.

Variabilité des dèmes

Les dèmes de la zone I, se situant entre Gigaro et cap Lardier, se composent d'individus de grande taille localisés principalement sur substrat rocheux, car les juvéniles sont très rares dans cette zone. Cette structure pourrait être la conséquence de l'érosion importante, constatée sur le terrain. Comme l'attestent les racines dénudées des pins d'Alep, le piétinement décape les premiers horizons du sol, et seuls les individus d'*Armeria* ancrés au niveau de fissures ont pu persister. De plus dans cette zone, les quelques dèmes ayant des juvéniles se situent dans des micro-habitats caractérisés par une plus grande disponibilité en sol et soumis à un piétinement plus faible; ils se localisent dans le lit d'un ruisseau temporaire ou dans des exclos aménagés par le Parc National de Port-Cros il y a 5 ans. Ces exclos offrent donc une protection assez efficace pour permettre le recrutement d'*A. arenaria*. Notons qu'à proximité des exclos existent des individus de plus grande taille qui ont probablement été les semenciers. L'aménagement d'exclos pourrait donc être une mesure adéquate pour la régénération des populations d'*A. arenaria* et de la communauté halorésistante associée. Cependant, leur

recouvrement végétal encore très réduit montre que la dynamique de recolonisation est lente. Il n'est donc pas exclu que dans ces exclos l'extension d'*A. arenaria* soit limité par un effet stationnel lié à l'érosion passée, qui aurait modifié le substrat le rendant inapproprié pour le recrutement démographique de l'espèce.

Dans la zone II, située entre cap Lardier et cap Taillat, l'éloignement des principaux parkings s'accompagne d'une diminution de la fréquentation touristique. *Armeria arenaria* se positionne dans des pelouses ouvertes, en présence d'un sol et avec une faible pente. Lefèbvre & Chandler-Mortimer (1984) ont d'ailleurs constaté pour *A. maritima* que le recrutement est supérieur dans une pelouse ouverte par rapport à une pelouse dense; cette observation de terrain peut s'expliquer par une diminution de l'effet de la compétition (Tilman, 1994). Seule exception au sein de cette zone, le dème 36 ne possède aucun juvénile, ce qui peut s'expliquer par sa position à l'entrée de la grande plage du Cap Taillat, où s'exerce une fréquence importante de piétinement. Notons enfin que dans cette zone, les individus de grande taille sont rares et le plus souvent absents des dèmes. Ainsi, le dème de plus grand effectif (groupe 34, > 100 individus) ne comporte que les deux premières classes de taille. Nous émettons l'hypothèse que cette structure démographique s'expliquerait par une fondation récente de la plupart des dèmes de cette zone, indiquant la possibilité d'une réelle dynamique de colonisation à l'échelle du site.

La zone III qui englobe le cap Taillat pourrait correspondre à un état optimal pour la viabilité d'*A. arenaria*, plus avancé dans la dynamique démographique que la zone II. En effet, si le taux de juvéniles est aussi élevé que dans la zone II, la zone III présente les six classes d'âge au sein de chaque dème. La forte disponibilité en sol favorise la germination des graines. De plus la surface colonisable est grande, ce qui limite les effets de compétition intra-spécifique et peut offrir aussi la possibilité à certains individus d'être épargnés par les embruns.

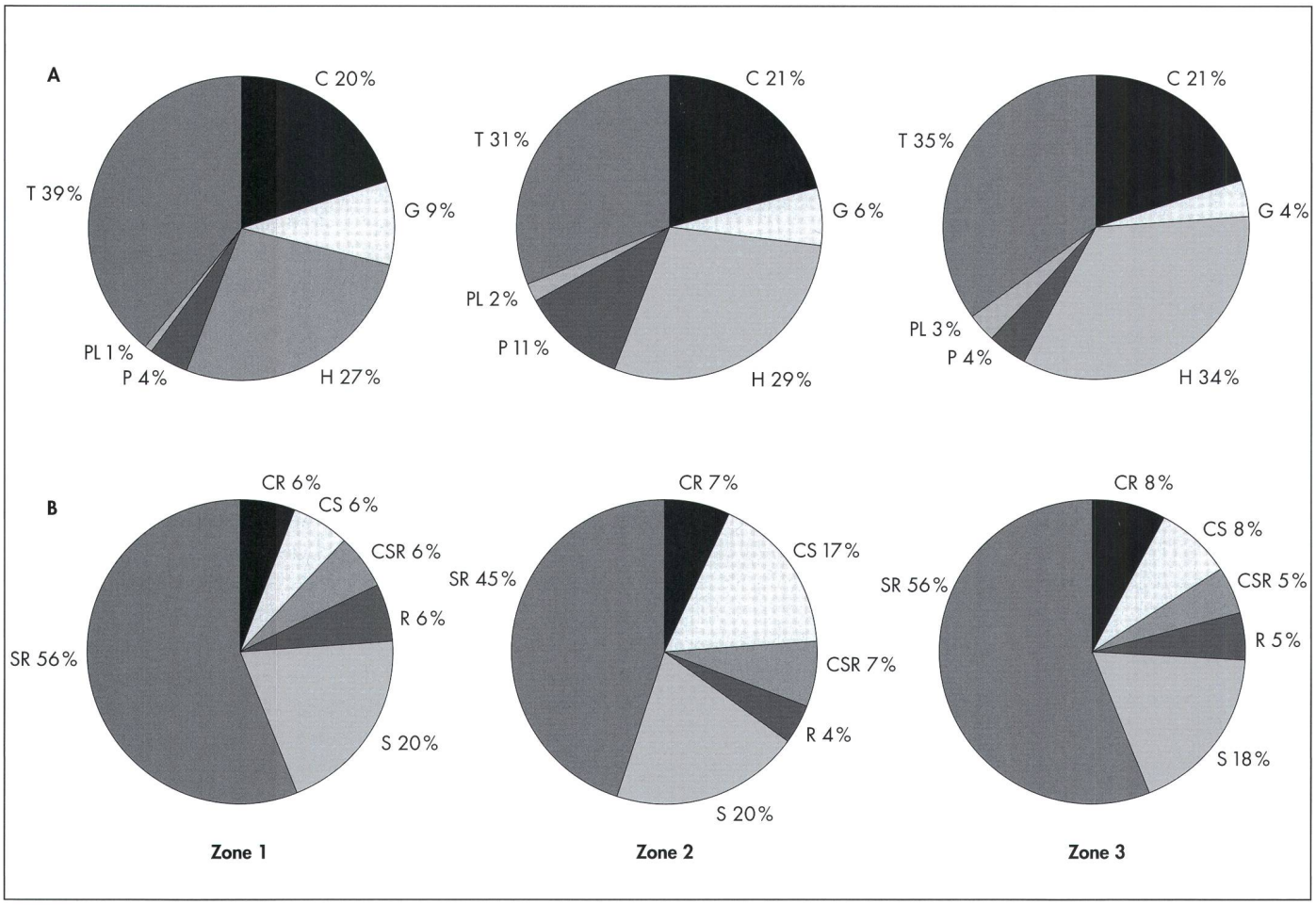

Fig. 4. – A. Spectre des types biologiques de Raunkiaer; **B.** Spectre des stratégies démographiques de Grime (des végétaux de la communauté à *Armeria arenaria* (Pers.) Schult.). [**Abréviations: A. –** C = chaméphytes; G = géophytes; H = hémicryptophytes; P = phanérophytes; PL = phanérophytes lianescents; T = thérophytes. **B. –** C = compétitrice; R = résistante à la perturbation; S = stress-tolérante]

Paradoxalement, la seconde entrée du site (côté E) est proche, mais celle-ci est moins empruntée que celle de Gigaro par les touristes se rendant préférentiellement sur la plage. Ceux allant vers le cap Taillat ne quittent pas le sentier qui, cette fois, évite la population d'*Armeria*. La zone III est donc très favorable sur le plan des interactions spatiales qui sont liées à la disponibilité en micro-habitats et à la distribution des perturbations.

L'ACP montre que les jeunes individus sont associés à un sol à faible granulométrie et peu pentu. Ils se raréfient ou sont absents des dèmes au fort recouvrement en rochers où pourtant il est possible d'observer des individus de grande taille produisant de nombreuses hampes florales. Ce paradoxe pourrait s'expliquer par la rareté du substrat favorable aux germinations parmi les rochers. En outre, l'ACP révèle qu'un grand nombre de dèmes, possédant peu d'individus de petites tailles et un fort recouvrement en rochers, se situent dans la zone O du site (zone I), dans une zone actuellement sur-fréquentée. Nous formulons donc l'hypothèse que les individus de grande taille présents parmi les rochers témoignent d'une extension de l'espèce plus importante dans le passé et qu'ils occupent maintenant une niche de recrutement devenue inadéquate en raison de l'érosion des éléments fins provoquée par le piétinement. Cette hypothèse est supportée par les données cartographiques de LAVAGNE (1984) et d'IARE (1998) qui indiquent que la régression de l'espèce aurait débuté il y a 25 ans, suite à l'augmentation de la fréquentation humaine.

Variabilité floristique

La communauté végétale associée à *A. arenaria* est majoritairement représentée par les herbacées (T+G+H = 63 %) de type SR et S. Ce résultat s'explique par le type d'habitat où se trouvent ces espèces soumises à de fortes contraintes stationnelles et climatiques. L'aspect rudéral de la communauté, exprimé par les espèces telles que *Chrysanthemum coronarium* et *Silene vulgaris* et/ou la présence de certaines espèces envahissantes telles que *Opuntia stricta* et *Carpobrotus edulis*,

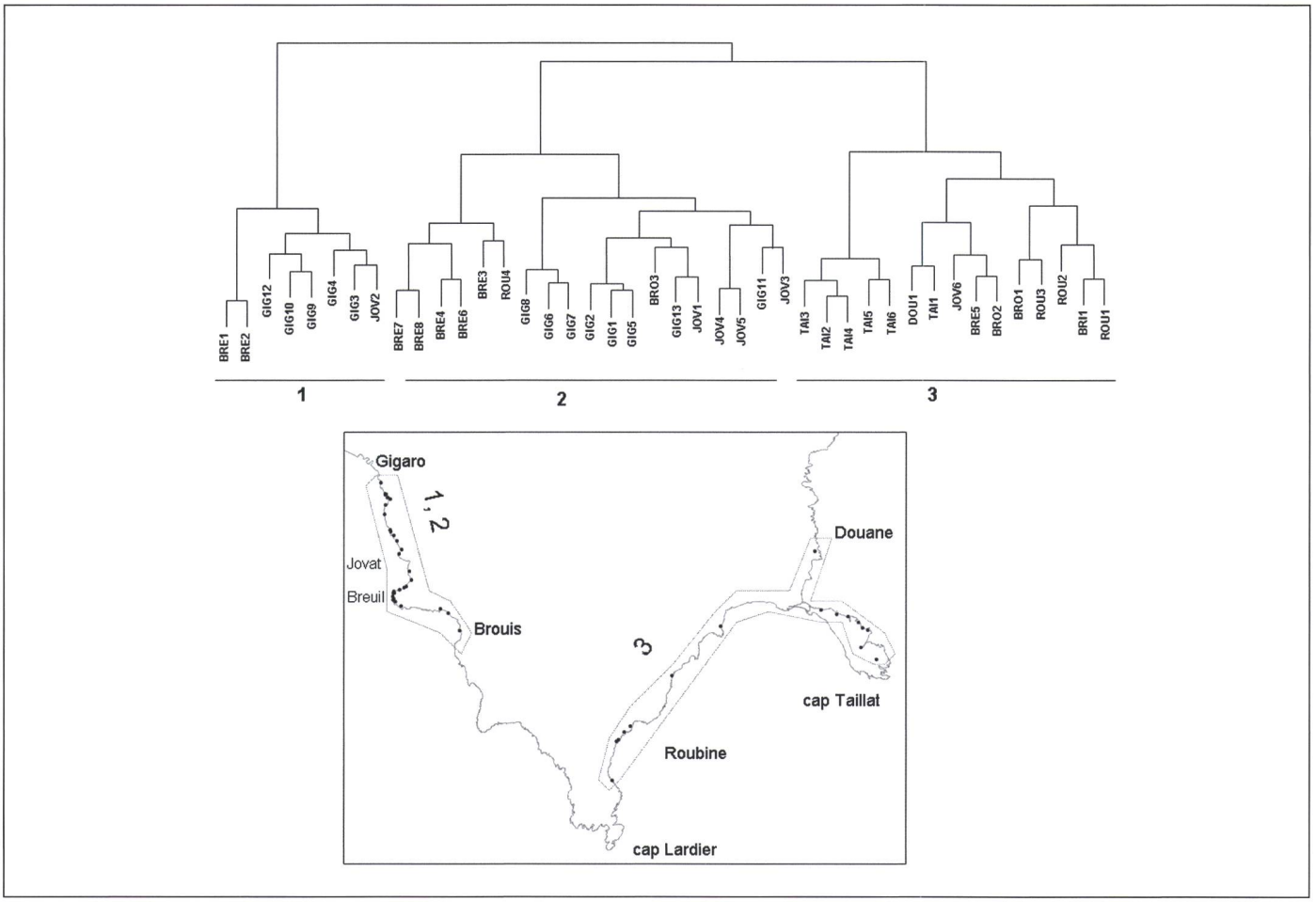

Fig. 5. – Classification ascendante hiérarchique (CAH), et projection géographique des groupes formés sur la base des inventaires floristiques, de 50 m², réalisés dans les 42 stations. [**Abréviations : GIG** = Gigaro ; **JOV** = Jovat ; **BRE** = Breuil ; **BRO** = Brouis ; **ROU** = Roubine ; **DOU** = Douane ; **TAI** = cap Taillat]

souligne la situation écologique perturbée de cette zone littorale pourtant protégée. Cependant, parmi les 104 espèces identifiées comme faisant partie de la communauté végétale associées à *Armeria arenaria*, les végétaux du groupe littoral halorésistant appartenant à l'association *Armerio praecocis-Helichrysetum stoechadis* restent fréquents sur toute la zone étudiée. D'après les résultats de la CAH, les espèces des stations de la côte Est (zone II et III) se différencient nettement de celles des autres stations de la côte Ouest (zone I). Cette zone offre une flore thermophile typique *(Pistacia lentiscus, Myrtus communis, Phagnalon saxatile, Senecio cineraria* et *Carlina corymbosa)* avec l'apparition d'espèces comme *Thymelaea hirsuta* et *Limonium pseudominutum* absentes de la côte O. Deux facteurs peuvent expliquer le développement d'une végétation différente entre la côte E et O du Cap Lardier: (i) une différence de roche mère et de substrat, avec du gneiss migmatitique sur la côte Est et des anatexites sur la côte O; (ii) l'exposition différentielle des côtes E et O vis-à-vis des vents dominants d'Ouest (Lavagne, 1984).

Diagnostique des effets de surfréquentation

Une des difficultés à laquelle doit faire face le gestionnaire d'espace naturel est le suivi des changements écosystémiques et de la biodiversité, à la fois dans le temps et l'espace (Blandin, 1986; Hilty & Merenlender, 2000). Cette tâche devient rapidement impossible notamment face à la complexité des écosystèmes et des interactions biotiques. Par contre, l'utilisation de bio-indicateurs permet, dans une certaine mesure, de suivre ces changements pour l'ensemble de l'écosystème et de ses compartiments (Noss, 1990, 1999). Le but des bio-indicateurs est notamment d'évaluer d'une manière simple et peu coûteuse les réponses d'un écosystème face aux perturbations environnementales, souvent associées aux activités humaines (Blandin, 1986; Noss, 1990, 1999; Mckenzie & al., 1995; Andersen, 1997; Andersen & al., 2002; Summerville & Crist, 2004). Notre étude a nécessité environ 30 jours de travail de terrain pour une seule personne, ceci pour l'exploration du site puis la mise en place du schéma et des placettes d'études. Cependant, si cet investissement initial est relativement important, l'étude diachronique ne nécessitera que 3 à 4 jours de terrain pour les recensements suivants. Ceux-ci pourraient être menés tous les 3 ans pour assurer un suivi sur le long terme avec un coût minimal. La cohérence des résultats démographiques et floristiques avec les effets du piétinement sur le terrain, indique qu'*Armeria arenaria* constitue une bonne espèce bio-indicatrice de la perturbation engendrée par la fréquentation humaine dans cette zone littorale. D'autres herbacées pérennes pourraient être aussi de bons bio-indicateurs de la vulnérabilité des pelouses, à condition que deux critères soient évalués: l'effectif des dèmes et la présence d'individus juvéniles indiquant des recrutements récents. Le simple relevé de la présence-absence d'une espèce ne suffit pas, en raison de la capacité des individus de grande taille à survivre dans un milieu inadéquat. Il reste délicat de comparer nos résultats car les études sur les effets du piétinement dans ce type de milieu sont encore trop rares. Par exemple, Maschinski & al. (1996) montre que le piétinement entraîne une forte diminution du taux de recrutement chez *Astragalus cremnophylax* var. *cremnophylax*, petite herbacée pérenne et très rare dans le Parc national du Grand Canyon (USA).

En revanche, les relevés floristiques effectués sur des surfaces de 50 m² révèlent assez mal les effets de la sur-fréquentation; en effet, les trois zones se caractérisent par des spectres des types biologiques *sensu* Raunkiaer similaires et les perturbations ne semblent pas expliquer leurs différences floristiques. Dans le cas présent, les relevés floristiques ne sont pas des indicateurs suffisants et ils doivent être couplés à des études de biologie des populations d'espèces sensibles aux principales perturbations du site. La réalisation de relevés sur de plus petites surfaces (1 m²), couplés à des évaluations fines des abondances, pourrait constituer une meilleure approche, mais cela nécessiterait un échantillonnage plus important, difficile à mettre en œuvre de manière routinière par un gestionnaire.

Conclusions

Les populations d'*Armeria arenaria* du littoral varois ont payé un lourd tribut du fait de la fréquentation humaine importante et de l'urbanisation. Depuis une vingtaine d'années, les populations du cap Taillat et du cap Lardier sont protégées vis-à-vis d'aménagements destructeurs, mais elles se trouvent relativement isolées des populations plus orientales qui sont, elles aussi, de plus en plus rares. Ainsi sur la côte de l'Estérel, de nombreuses populations ont été détruites par la construction d'habitations et les populations reliques se situent également dans les zones sur-fréquentées car permettant l'accès à la mer (Auda, 2004). Cette tendance risque de s'accroître dans l'avenir, sachant qu'un million de personnes résidentes supplémentaires sont attendues dans la région d'ici les 10 prochaines années. Tout un ensemble de communautés végétales et d'espèces du littoral, sensible au piétinement, est donc toujours hautement menacé sur les côtes varoises, y compris dans les zones faisant l'objet de mesures de protection foncière (Médail, 2008). Au vu de la réussite de l'expérience des exclos mis en place depuis cinq ans sur le site du cap Lardier, une extension de ces protections pourrait être judicieuse, en prévision d'une fréquentation croissante du littoral des Maures et de l'Estérel.

Remerciements

Ce travail de recherche a été rendu possible grâce à l'attribution d'un financement par le Parc National de Port-Cros (contrat 06-026). Le Parc National de Port-Cros a également fourni un soutien logistique sur le terrain et nous exprimons notre sincère reconnaissance à son personnel et plus particulièrement à J.-C. Dherment (Chef de Secteur du cap Lardier). Nous remercions Franck Torre (IMEP) pour ses conseils sur les analyses statistiques ainsi que André Thomas (IMEP) pour son aide précieuse dans la détermination des cernes annuels d'*A. arenaria*. Enfin nous remercions les critiques anonymes pour leurs commentaires sur cet article.

Références

ANDERSEN, A. N. (1997). Using ants as bioindicators: multiscale issues in ant community ecology. *Conservation Ecol.* 1: 8.

ANDERSEN, A. N., B. D. HOFFMANN, W. J. MULLER & A. D. GRIFFITHS (2002). Using ants as bioindicators in land management: simplifying assessment of ant community responses. *J. Appl. Ecol.* 39: 8-17.

AUDA, P. (2004). *Etude morphométrique et écologique des populations d'Armeria (Plumbaginaceae) du littoral varois.* Rapport de maîtrise. Université Aix Marseille III.

BABILLOT, P. (2000). *La pression de la construction ne se relâche pas sur le littoral métropolitain*. I. F. E. N., Orléans.

BAUMEL, A., P. AUDA, F. TORRE & F. MÉDAIL (2009). Morphological polymorphism and rDNA ITS sequence variation of Armeria (Plumbaginaceae) in South-Eastern France. *Bot. J. Linn. Soc.* 159: 255-267.

BLANDIN, P. (1986). Bioindicateurs et diagnostic des systèmes écologiques. *Bull. Ecol.* 17: 215-307.

BLONDEL, J. & F. MÉDAIL (2009). Biodiversity and conservation. *In:* WOODWARD, J. C. (ed.), *The physical geography of the Mediterranean:* 615-650. Oxford University Press, Oxford.

GACHET, S., E. VELA & T. TATONI (2005). Baseco: a floristic and ecological database of mediterranean French flora. *Biodivers. & Conservation* 14: 1023-1034.

GÉHU, J. M. (1991). *Livre rouge des phytocénoses terrestres du littoral français*. Centre régional de phytosociologie, Bailleul.

GRIME, J. P. (1974). Vegetation classification by reference to strategies. *Nature* 250: 26-31.

GROVE, A. T. & O. RACKHAM (2001). *The nature of Mediterranean Europe, an ecological history*. Yale University Press.

HILL, M. O. & A. J. E. SMITH (1976). Principal component analysis of taxonomic data with multi-state discrete characters. *Taxon* 25: 249-255.

HILTY, J. & A. MERENLENDER (2000). Faunal indicator taxa selection for monitoring ecosystem health. *Biol. Conservation* 92: 185-197.

IARE (1997). *Le cap Lardier: état des lieux, diagnostic, propositions de gestion*. Atlas. 10 cartes.

IARE (1998). *Le cap Lardier (La Croix Valmer, Var). Etat des lieux, diagnostic, propositions de gestion.* Volume 1.

KIERS, H. A. L (1994). Simple structure in component analysis techniques for mixtures of qualitative and quantitative variables. *Psychometrika* 56: 197-212.

KRUSKAL, J. B. & M. WISH (1978). *Multidimentional scaling*. Sage publications.

LACOSSE, P. A. & A. ABOUCAYA (2003). Petite florule du site du Cap Lardier, La Croix-Valmer (Var). *Trav. Sci. Parc Natl. Port-Cros* 19: 19-40.

LACOSSE, P.-A. & A. ABOUCAYA (2005). Additions à la flore des magnoliophytes, pinophytes et filicophytes du cap Lardier (Provence, France). *Trav. Sci. Parc Natl. Port-Cros* 21: 193-202.

LAVAGNE, A. (1984). *Etude du milieu naturel – flore, phytosociologie et carte de végétation – aire du cap Lardier et cap Mimosa & aire de la Briande*. Parc national de Port-Cros. 29 p. +3 cartes.

LEFEBVRE, C. & A. CHANDLER-MORTIMER (1984). Demographic characteristics of the perennial herb Armeria maritima on zinc lead mine wastes. *J. Appl. Ecol.* 21: 255-264.

LEGENDRE, P. & L. LEGENDRE (1998). *Numerical ecology second english edition*. Elsevier.

LOISEL, R. (1994). *Les phytocénoses phanérogamiques du littoral méditerranéen français.* Muséum national d'histoire naturelle.

MARTINEZ, A. (1994). Cap *Taillat, Ramatuelle, Var. Bilan de gestion 94-proposition* 95. Espaces naturels de Provence/CEEP, Aix-en-Provence. 11 p.

MARTINEZ, A. (1999). *Bilan des activités du cap Taillat*. Espaces naturels de Provence/CEEP. Aix-en-Provence. 18 p. + annexes.

MASCHINSKI, J., R. FRYE & A. RUTMAN (1996). Demography and population viability of an endangered plant species befor and after protection from trampling. *Conservation Biol.* 11: 990-999.

MCKENZIE, D. H., D. E. HYATT & V. J. MCDONALD (1995). *Ecological indicators.* Chapman and Hall.

MÉDAIL, F. (2008). *Plantes du littoral. In:* CRUON, R. (ed.), *Le Var et sa flore, plantes rares ou protégées:* 477-488. Naturalia Publications.

MÉDAIL, F. & K. DIADEMA (2009). Glacial refugia influence plant diversity patterns in the mediterranean basin. *J. Biogeogr.* 36: 1333-1345.

MÉDAIL, F. & P. QUEZEL (1996). Signification climatique et phytoecologique de la redécouverte en France méditerranéenne de Chamaerops humilis L. (Palmae). *Compt. Rend. Acad. Sci. Paris, Sér. 3, Sci. Vie* 319: 139-145.

MÉDAIL, F. & R. VERLAQUE (1997). Ecological characteristics and rarity of endemic plants from S-E France and Corsica: implications for biodiversity conservation. *Biol. Conservation* 80: 269-281.

MICHEL, C., V. CHENAT & F. PITRON (2005). Brasser l'expérience avec des algorithmes; étude sur la fréquentions annuelle des sites. *Espaces Nat.* 11: 27-28.

MOLINIER, R. (1954). Observation sur la végétation de la zone littorale en Provence. *Vegetatio* 5-6: 257-267.

Noss, R. F. (1990). Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach. *Conservation Biol.* 4: 355-364.

Noss, R. F. (1999). Assessing and monitoring forest biodiversity: a suggested framework and indicators. *Forest Ecol. Managem.* 115: 135-146.

Nougaret, R. (2000). *Préliminaires à l'élaboration du plan de gestion du site du cap Taillat (Croix Valmer & Ramatuelle, Var).* Mémoire de DESS. Université de Corse, Corte.

Olivier, L., J. P. Galland, H. Maurin & J. P. Roux (1995). *Livre rouge de la flore menacée de France. Tome I: Espèces prioritaires*. Museum national d'histoire naturelle, Conservatoire Botanique National de Porquerolles & Ministère de l'Environnement.

Plan Bleu (2007). *Méditerranée, les perspectives du plan bleu sur l'environnement et le développement*. Editions de l'Aube.

Raunkiaer, C. (1934). *The life form of plants and statistical plant geography*. Oxford University Press.

Summerville, K. S. & T. O. Crist (2004). Contrasting effects of habitat quantity and quality on moth communities in fragmented landscapes. *Ecography* 27: 3-12.

Thompson, J. D. (2005). *Plant evolution in the Mediterranean*. Oxford University Press.

Tilman, D. (1994). Competition and biodiversity in spacially structured habitats. *Ecology* 75: 2-16.