

Phytovolume, phytomasse et relations structurales chez quelques arbustes méditerranéens

D Armand ¹, M Etienne ^{1*}, C Legrand ¹, J Marechal ², JC Valette ²

¹ INRA, Unité d'Écodéveloppement, BP 91, 84143 Montfavet;

² INRA, laboratoire de recherches forestières méditerranéennes, av Vivaldi, 84000 Avignon, France

(Reçu le 29 juin 1992; accepté le 16 octobre 1992)

Résumé — Les relations entre la phytomasse aérienne et le volume d'encombrement sont étudiées pour 16 espèces arbustives de la région méditerranéenne française appartenant aux genres *Calluna*, *Calycotome*, *Cistus*, *Cytisus*, *Daphne*, *Erica*, *Helichrysum*, *Lavandula*, *Myrtus*, *Phillyrea*, *Pistacia*, *Thymus* et *Ulex*. Chaque espèce est caractérisée par sa masse volumique d'encombrement et la proportion de feuille dans la phytomasse. Des regroupements sont proposés en fonction de la masse volumique d'encombrement, de l'évolution du pourcentage de phytomasse foliaire et des équations de régression phytomasse/phytovolume. Les effets de l'âge du peuplement, de la station écologique et de la taille des individus sont analysés. En règle générale, la masse volumique d'encombrement et la proportion de feuille diminuent avec l'âge et la taille des individus. Par contre, l'effet station n'est significatif que sur *Cistus monspeliensis*.

phytomasse / phytovolume / rapport bois/feuille / arbuste / région méditerranéenne

Summary — Shrub biomass, bulk volume and structure in the French Mediterranean region. Biomass and bulk volume ratios were analysed for 16 shrubby species abundant in the French Mediterranean region and belonging to the genus *Calluna*, *Calycotome*, *Cistus*, *Cytisus*, *Daphne*, *Erica*, *Helichrysum*, *Lavandula*, *Myrtus*, *Phillyrea*; *Pistacia*, *Thymus* and *Ulex* (table I). Each species was characterised by its bulk density and foliage-biomass ratio, and regressions were calculated between biomass and volume (figs 2-4). Species were divided into 5 groups according to their bulk density. The variations registered according to shrub height (table II) were significant mostly for small shrubs, the bulk density and foliage ratio decreasing in relation to height. Shrubland age (table III) modified species characteristics only for old populations which presented significantly lower values. Site had a significant effect on some species like *Cistus monspeliensis* but no effect on *Cistus albidus* or *Erica scoparia*. The main results were discussed giving a comparison with other studies on the same species or specifying changes in foliage ratio related to age for various Mediterranean species (table IV).

biomass / bulk volume / foliage/wood ratio / shrub / Mediterranean region

* Correspondance et tirés à part

INTRODUCTION

De nombreuses études utilisent la phytomasse aérienne pour caractériser l'importance, la vigueur et la dynamique des peuplements arbustifs. Plus particulièrement, la phytomasse de la strate arbustive est un des principaux paramètres pour prédire la comportement du feu (Burgan et Rothermel, 1984) ou pour évaluer la combustibilité d'une formation végétale. Il est alors indispensable de suivre l'évolution de ce paramètre au cours du temps sur des dispositifs permanents ce qui rend nécessaire l'application de méthodes non destructives.

La littérature montre qu'il est possible d'obtenir une relation entre la projection de la couronne et le poids de la partie aérienne d'un arbuste (Lyon, 1968). Toutefois la régression devient nettement plus performante si la hauteur est également prise en compte, ce qui revient à corrélérer le volume englobant l'arbuste à sa phytomasse aérienne (Lyon, 1968; Scifres *et al*, 1974 ; Bryant et Kothmann, 1979; Brugan et Rothermel, 1984).

Pour ce faire, certains auteurs testent différentes formes géométriques pour la même espèce (Murray et Jacobson, 1982), d'autres associent la forme de l'espèce à une formule géométrique donnée (Chew et Chew, 1965; Ludwig *et al*, 1975; Burk et Dick-Peddie, 1973; Kirmse et Norton, 1985). D'autres, enfin, assimilent le volume à celui d'un prisme droit à section elliptique englobant la plante (Rittenhouse et Sneva, 1977; Uresk *et al*, 1977; Hughes *et al*, 1987) ou à celui d'un prisme droit dont la section est un polygone quelconque, en fait la projection au sol de la couronne (Burgan et Rothermel, 1984).

Pour la majorité des cas, des corrélations entre le volume et la phytomasse aérienne totale sont établies à partir d'équations de régression de forme linéaire

(Lyon, 1968; Ludwig *et al*, 1975), quadratique (Hughes *et al*, 1987), puissance (Rittenhouse et Sneva, 1977; Bryant et Kothmann, 1979) ou multiple (Prado *et al*, 1987; Kauffman et Martin, 1990). Parfois, les auteurs utilisent la masse volumique d'encombrement moyenne* (Baudin, 1984; Laurent, 1987). L'excellente synthèse de Rutherford (1979), actualisée par Etienne (1989) fait le point complet sur cette question.

Pour les formations arbustives méditerranéennes pâturées, il est également primordial de connaître la proportion pondérale de feuilles qui constituent l'essentiel de la partie consommable de l'arbuste. De plus, cette dernière constitue une approximation de la masse des éléments de moins de 0,67 cm d'épaisseur, paramètre utilisé par le modèle Behave pour prédire le comportement du feu qui sera d'autant plus dynamique que la proportion d'éléments fins sera élevée (Burgan et Rothermel, 1984).

Ces caractéristiques ayant été très peu étudiées en France, les relations phytovolume/phytomasse et phytomasse foliaire/phytomasse ligneuse ont été recherchées pour 16 espèces arbustives abondantes en région méditerranéenne.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

Des facies arbustifs ont été sélectionnés dans des stations forestières, en fonction de leur espèces dominantes et de l'âge du peuplement. Le site du Muy (Var) correspond à un réseau de pare-feu sur grès ou sur granite, avec un couvert de pin pignon (*Pinus pinea*) ou de chêne liège (*Quercus suber*). Il est couvert de cistaies

* La masse volumique d'encombrement est définie par le rapport de la masse sèche de l'appareil épigé au volume qu'il occupe (Delaveaud, 1981).

à *Cistus monspeliensis*, *Cistus salvifolius* et *Cistus albidus*, de maquis à bruyères (*Erica arboorea* et *Erica scoparia*) et callune (*Calluna vulgaris*), et de maquis à myrte (*Myrtus communis*) et lentisque (*Pistacia lentiscus*) ou de formations à calycotome (*Calycotome spinosa*) et cytise triflore (*Cytisus triflorus*). Le thym (*Thymus vulgaris*), la lavande (*Lavandula stoechas*) et l'immortelle (*Helichrysum italicum*) sont les espèces suffrutescentes les plus abondantes. Le site de Rochefort du Gard est un taillis ouvert de chêne vert (*Quercus ilex*) sur dalle calcaire avec un sous-bois de ciste cotonneux (*Cistus albidus*). Celui d'Ollières (Bouches-du-Rhône) correspond à un taillis de chêne blanc (*Quercus pubescens*) sur calcaire avec un sous-bois de filaire (*Phillyrea latifolia*), alors qu'à Mazaugues (Var) on se trouve en présence d'un peuplement de pin d'Alep (*Pinus halepensis*) sur calcaire dolomitique envahi par la bruyère à balais (*Erica scoparia*). Enfin, à Prades (Pyrénées-Orientales), il s'agit d'une lande incendiée sur gneiss dominée par le ciste de Montpellier (*Cistus monspeliensis*) et l'ajonc (*Ulex parviflorus*).

Dans chaque faciès, un échantillon de 30 à 100 individus de l'espèce dominante a été constitué en essayant de couvrir la plus grande variation possible de taille et de morphologie. Cette opération a été effectuée à la fin de la phase de croissance, sauf dans les Pyrénées-Orientales où les échantillons ont été récoltés en novembre. Les 16 espèces étudiées ont ainsi constitué 19 lots, 3 d'entre elles ayant été rencontrées sur 2 sites.

Le volume d'encombrement de chaque arbuste-échantillon a été assimilé à celui d'un prisme de section elliptique sur lequel les mesures suivantes ont été effectuées juste avant la coupe :

- la longueur L, selon le grand axe correspondant au plus grand diamètre de la projection au sol de la couronne de l'individu (au centimètre près);
- la largeur l, selon le petit axe correspondant au plus grand diamètre perpendiculaire au grand axe (au centimètre près) ;
- la hauteur h, c'est-à-dire la distance (au demi-décimètre couvert près) qui sépare le sol de la limite de densité maximale du feuillage (Etienne et Prado, 1982).

Ces données ont permis de calculer le volume occupé par l'individu (= phytovolume) à l'aide de la formule suivante : $p \times L / 2 \times l / 2 \times h$

Ensuite, chaque individu a été identifié, coupé rez-terre et emballé en veillant à ne perdre aucun élément. De retour au laboratoire, chaque individu a été séché en étuve une première fois à 80 °C pendant 48 h. À ce stade, les feuilles ont été séparées des parties ligneuses puis les échantillons ont été remis à l'étuve jusqu'à l'obtention d'un poids constant. La phytomasse des feuilles et des parties ligneuses a alors été mesurée et la matière sèche totale et la proportion de feuilles ont été calculées.

RÉSULTATS

Masse volumique d'encombrement

Les lots étudiés sont classés dans le tableau I par masse volumique croissante; 5 groupes ont pu être constitués.

Le premier est constitué par des espèces à masse volumiques inférieure à $0,4 \text{ g} \cdot \text{dm}^{-3}$ avec le calycotome (*Calycotome spinosa*) et le cytise (*Cytisus triflorus*). Ces arbrisseaux se caractérisent par un faible nombre de brins occupant un grand volume et un feuillage très aéré réduit à de petites feuilles ou à des épines.

Le deuxième groupe se caractérise par des masses volumiques proches de $0,8 \text{ g} \cdot \text{dm}^{-3}$. Il comprend la filaire (*Phillyrea latifolia*) et le garou (*Daphne gnidium*), espèces à ramification plus dense mais dont les tiges sont en grande partie nues et portent de petites feuilles espacées.

Un groupe plus important rassemble les 11 arbustes dont la masse volumique se situe entre 1,2 et $1,8 \text{ g} \cdot \text{dm}^{-3}$. Tous les cistes (*Cistus albidus*, *C. monspeliensis* et *C. salvifolius*) et les Ericacées (*Erica arboorea*, *E. scoparia* et *Calluna vulgaris*) y sont présents, à l'exception du ciste de Montpellier récolté à Prades. S'y trouvent également le thym (*Thymus vulgaris*), le myrte (*Myrtus communis*) et le lentisque (*Pistacia lentiscus*). Toutes ces espèces se caracté-

Tableau I. Relation phytomasse (P en g)/phytovolume (V en dm³), masse volumique d'encombrement (g•dm⁻³) et proportion de feuilles (%) pour quelques espèces arbustives de la région méditerranéenne française.

Espèce	Site	n	Ans	Densité	F/M	M = f(V)	r
<i>Calycotome spinosa</i>	Le Muy	50	3	0,36 ± 0,05	0	Y = 1,01 x 0,78	0,94 *
<i>Cytisus triflorus</i>	Le Muy	100	3	0,39 ± 0,04	33 ± 1	Y = 0,58 x 0,92	0,85 *
<i>Phillyrea latifolia</i>	Ollières	78	4	0,79 ± 0,1	27 ± 2	Y = 1,65 x 0,83	0,97 ***
<i>Daphne gnidium</i>	Le Muy	30	2	0,8 ± 0,07	36 ± 2	Y = 1,3 x 0,9	0,94 *
<i>Cistus monspeliensis</i>	Le Muy	30	2	1,34 ± 0,14	37 ± 2	Y = 2,35 x 0,86	0,96 *
<i>Cistus albidus</i>	Rochefort	18	30	1,34 ± 0,3	32 ± 10	Y = 3,23 x 0,76	0,97 ***
<i>Cistus albidus</i>	Le Muy	20	2	1,45 ± 0,17	36 ± 4	Y = 2,32 x 0,86	0,95 *
<i>Thymus vulgaris</i>	Le Muy	50	1-5	1,55 ± 0,18	24 ± 3	Y = 2,52 x 0,73	0,96 ***
<i>Myrtus communis</i>	Le Muy	50	1-5	1,55 ± 0,26	52 ± 4	Y = 2,94 x 0,83	0,95 ***
<i>Erica scoparia</i>	Mazaugues	80	5	1,56 ± 0,2	?	Y = 2,34 x 0,9	0,98 ***
<i>Pistacia lentiscus</i>	Le Muy	47	1-5	1,59 ± 0,2	59 ± 3	Y = 2,76 x 0,85	0,96 ***
<i>Erica scoparia</i>	Le Muy	50	3	1,69 ± 0,16	46 ± 4	Y = 1,57 x	0,97 *
<i>Erica arborea</i>	Le Muy	50	3	1,77 ± 0,24	56 ± 2	Y = 2,27 x 0,91	0,97 *
<i>Calluna vulgaris</i>	Le Muy	100	3	1,78 ± 0,17	51 ± 2	Y = 2,8 x 0,84	0,89 *
<i>Cistus salvifolius</i>	Le Muy	30	2	1,8 ± 0,22	33 ± 3	Y = 4,15 x 0,76	0,91 *
<i>Lavandula stoechas</i>	Le Muy	30	2	2,23 ± 0,27	35 ± 3	Y = 4,19 x 0,75	0,94 *
<i>Cistus monspeliensis</i>	Prades	69	4-30	2,37 ± 0,22	38 ± 2	Y = 4,83 x 0,84	0,96 ***
<i>Helichrysum italicum</i>	Le Muy	50	1-5	4,58 ± 0,62	46 ± 4	Y = 5,43 x 0,73	0,83 ***
<i>Ulex parviflorus</i>	Prades	48		4,88 ± 0,9	0	Y = 8,76 x 0,81	0,95 ***

F: phytomasse foliaires; M: phytomasse aérienne totale; * significatif au seuil de 0,05; *** significatif au seuil de 0,001; ? donnée manquante.

risent par un feuillage dense réparti sur la totalité de la longueur des rameaux et par un nombre de brins élevé ou une forte ramification.

L'âge élevé (entre 4 et 30 ans) du ciste de Montpellier de Prades explique en partie une masse volumique voisine de 2,3 g•dm⁻³ qui situe ce lot dans le quatrième groupe en compagnie de la lavande des Maures (*Lavandula stoechas*), arbuste de petite taille et au feuillage serré.

Enfin les espèces les plus compactes comme l'immortelle (*Helichrysum italicum*) et l'ajonc (*Ulex parviflorus*) dépassent 4,5 g•dm⁻³. La première est de petite taille et présente un port prostré et un feuillage fin mais très serré. Le deuxième ne pos-

sède pas de feuilles mais se caractérise par un développement en hauteur très marqué et occupe un cylindre de faible rayon à fort taux de remplissage par de multiples épines imbriquées. De plus, le remplissage se maintient chez les individus âgés car les rameaux inférieurs restent solidaires de la plante même quand ils sont secs.

Importance de la phytomasse foliaire

La proportion de feuilles dans la phytomasse des espèces étudiées varie de 0 à 60%. Si l'on laisse de côté l'ajonc et le calycotome dont le feuillage est négligeable

et éphémère (d'où $F/T = 0$), on peut distinguer 4 groupes de plantes :

- le thym et la filaire se caractérisent par une phytomasse à dominance ligneuse liée à une forte lignification de la tige et à un faible nombre de feuilles de petite taille;
- la phytomasse des cistes, du cytise, du garou et de la lavande n'est composée qu'à environ 35% par des feuilles, celles-ci constituant un feuillage lâche ou étant rattachées à des tiges en partie dénudées;
- la bruyère à balais, la callune et le myrte, avec un taux voisin de 50%, ont un feuillage plus fourni et bien réparti sur l'ensemble des ramifications de la plante;
- enfin, la phytomasse foliaire chez deux espèces avoisine 60%. Il s'agit de la bruyère arborescente dont les feuilles bien que linéaires forment un manchon continu sur des rameaux grêles et sont 2 à 3 fois plus nombreuses que sur la bruyère à balais, et du lentisque dont les ramifications sont abondamment fournies, coriaces et épaisses.

Relations entre phytovolume et phytomasse

Les couples de données de chacun des 19 lots ont été représentés graphiquement afin de pouvoir analyser leur corrélation et proposer un modèle général de régression (Millier, 1982). Compte tenu des nuages de points de tous les lots étudiés, la fonction puissance à exposant compris entre 0 et 1 convient bien.

Son équation est de la forme : $M = A \cdot V^B$

et sa dérivée première s'écrit :

$$dM = A \cdot B \cdot V^{(B-1)} \cdot dV$$

$$\text{ou } dM = A \cdot V^B \cdot B \cdot dV / V$$

$$\text{d'où } B = (dM / M) / (dV / V)$$

Le coefficient B représente donc l'accroissement de la phytomasse rapporté à

celui du phytovolume. Cette loi d'allométrie permet de décrire la courbure tournée vers le bas, observée pour les faibles phytovolumes, et le comportement asymptotique observé pour les phytovolumes élevés.

L'observation de chacun des 19 nuages de points conduit à valider la pertinence des coefficients de corrélation reportés au sein du tableau I. Ceux-ci sont tous positifs et supérieurs à 0,8, ce qui assure de leur significativité au seuil de 0,05. Seul, celui de l'immortelle est un peu plus faible (0,83) en raison d'une moins bonne précision relative dans les petits volumes.

Le tableau I indique, pour chacun des 19 lots, les valeurs de A et de B, ainsi que le coefficient de détermination qui chiffre la fiabilité du modèle proposé ou, au moins, la part d'explication fournie par le modèle proposé. Sauf pour l'immortelle et pour les raisons indiquées ci-dessus, les équations établies expliquent plus de 80% de la variation du phytovolume par celle de la phytomasse.

Le coefficient A varie notablement de 0,58 à 8,76 et le classement par masse volumique croissante est assez bien respecté. Le coefficient B varie dans un domaine plus réduit, de 0,73 à 1. Cette valeur maximale est en contradiction avec les caractéristiques de la fonction de Cobb-Douglas (Millier, op cit) puisqu'elle est légèrement supérieure à 1. Aucun comportement asymptotique n'est toutefois décelable dans l'allure des données de la bruyère à balais récoltée au Muy.

La figure 1 présente les «rectangles de confiance» des 19 lots dans le plan (A,B) : pour un lot donné, le point de coordonnées (A,B) se trouve à l'intérieur de ce rectangle, au seuil de probabilité de 95%. Ainsi, les données mesurées permettent une détermination précise des coefficients A et B de la bruyère à balais Es1, alors que la forme du «rectangle de confiance» du thym Tv indique une faible dispersion

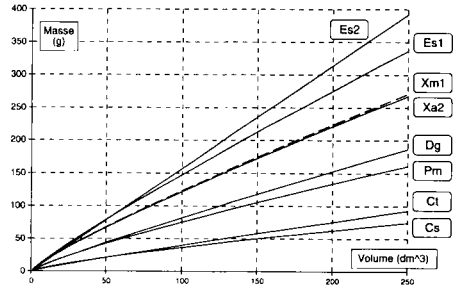
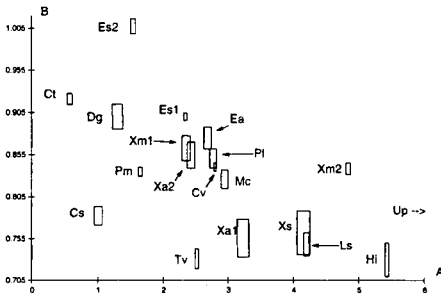


Fig 1. Position des espèces selon les valeurs des coefficients de la régression phytomasse/phytovolume. Cs : *calycotome spinosa*; Cv : *Calluna vulgaris*; Ea : *Erica arborea*; Es2 : *E scoparia* (Muy); Ls : *Lavandula stoechas*; Pl : *Pistacia lentiscus*; Tv : *Thymus vulgaris*; Xa1 : *Cistus albidus* (Rochefort); Xm1 : *Cistus monspeliensis* (Muy); Xs : *Cistus salvifolius*; Ct : *Cytisus triflorus*; Dg : *Daphne gnidium*; Es1 : *Erica scoparia* (Mazaugues); Hi : *Helichrysum italicum*; Mc : *Myrtus communis*; Pm : *Phillyrea latifolia*; Up : *Ulex parviflorus*; Xa2 : *C albidus* (Le Muy); Xm2 : *C monspeliensis* (Prades).

Fig 2. Régression phytomasse/phytovolume pour les espèces arbustives de faible masse volumique d'encombrement. Es2 : *E scoparia* (Muy); Es1 : *Erica scoparia* (Mazaugues); Xm1 : *Cistus monspeliensis* (Muy); Xa2 : *C albidus* (Le Muy); Dg : *Daphne gnidium*; Pm : *Phillyrea latifolia*; Ct : *Cytisus triflorus*; Cs : *Calycotome spinosa*.

de A au regard de B. Les lots présentant les masses volumiques les plus faibles sont positionnées, en général, à gauche du graphique (A faible), tandis que ceux qui présentent les masses volumiques les plus fortes se retrouvent à droite (A élevé). Cette tendance à une corrélation négative entre A et B reste difficile à interpréter car la dispersion des différents couples est élevée, et des références sur des espèces à A et B forts manquent.

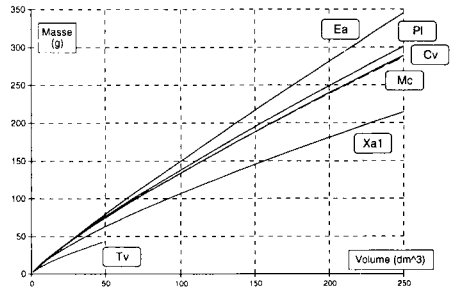


Fig 3. Régression phytomasse/phytovolume pour les espèces arbustives de masse volumique d'encombrement moyenne. Ea : *Erica arborea*; Pl : *Pistacia lentiscus*; Cv : *Calluna vulgaris*; Mc : *Myrtus communis*; Xa1 : *Cistus albidus* (Rochefort); Tv : *Thymus vulgaris*.

Les figures 2 à 4 présentent les variations de la phytomasse en fonction du phytovolume pour les individus dont le phytovolume est inférieure à 250 dm³, les lots étant regroupés selon les valeurs du coefficient A. Le calycotome, le cytise mais aussi le thym, le filaire et le garou ont tendance à privilégier la croissance en volume, les phytomasses pour 250 dm³ étant de moins de 100 g pour les 2 premières

espèces et de moins de 200 g pour les 3 suivantes. À l'opposé, l'ajonc privilégie l'accroissement de phytomasse avec 750 g pour 250 dm³. La majorité des autres espèces se situe entre 270 g (cistes, immor-

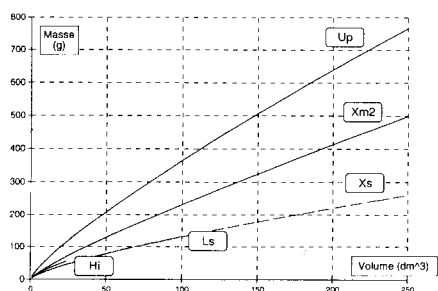


Fig 4. Régression phytomasse/ phytovolume pour les espèces arbustives de forte masse volumique d'encombrement. Up : *Ulex parviflorus*; Xm2 : *C monspeliensis* (Prades); Xs : *Cistus salvifolius*; Ls : *Lavandula stoechas*; Hi : *Helichrysum italicum*.

telle, lavande, lentisque, myrte, callune) et 350 g (bruyères) pour 250 dm³.

Variabilité des données

Certaines données présentant un intervalle de confiance très large, nous avons jugé utile de tester la variabilité des indicateurs choisis en fonction de critères pouvant mo-

difier fortement les caractéristiques d'un arbuste méditerranéen : la hauteur des individus, l'âge du peuplement ou les conditions écologiques stationnelles.

Effet de la hauteur

L'effet de la hauteur des individus a été testé sur les 4 espèces échantillonnées à un âge donné et avec un nombre d'échantillons suffisant pour distinguer des classes dont l'effectif soit acceptable. Trois classes ont été retenues pour chaque espèce, avec des seuils de 40 et 80 cm pour le ciste, 60 et 90 cm pour le cytise, 30 et 60 cm pour la bruyère et 10 et 15 cm pour l'immortelle.

La hauteur des individus n'a pas d'effet significatif sur la masse volumique d'encombrement des espèces de grande taille (cytiste et bruyère à balais), alors qu'elle joue significativement sur les arbustes de petite taille dans les classes inférieures de hauteur (tableau II). Parallèlement, on constate une tendance générale à la diminution de la proportion de feuilles dans la phytomasse quand la hauteur augmente, excepté pour l'immortelle. Mais cet effet n'est généralement significatif que pour les classes supérieures de hauteur (tableau II).

Tableau II. Effet de la hauteur (cm) des individus sur la masse volumique d'encombrement (g•dm⁻³) et la proportion de feuilles (%) pour 4 espèces arbustives méditerranéennes.

Classes de hauteur	Masse volumique			Proportion de feuilles		
	Inf	Cen	Sup	Inf	Cen	Sup
<i>Cistus monspeliensis</i>	3,20 a	2,03 b	1,74 b	46 a	35 b	27 c
<i>Cytisus triflorus</i>	0,45 a	0,37 a	0,35 a	35 a	32 a	28 b
<i>Erica scoparia</i>	1,63 a	1,69 a	1,72 a	56 a	46 b	35 b
<i>Helichrysum italicum</i>	5,92 a	4,79 a	3,15 b	45 a	49 a	42 a

Pour chaque espèce, les moyennes suivies d'une même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil de 0,05.

Effet de l'âge

L'effet de la variable «âge» a été recherché sur les individus de ciste de Montpellier provenant de Prades, car ils ont été récoltés dans des peuplements dont l'âge variait de 3 à 30 ans.

Dans un premier temps, nous avons cherché à améliorer l'équation de régression entre le volume d'encombrement (V) et la phytomasse totale (M). Pour ce faire, nous avons essayé de construire un modèle de régression multiple combinant âge (a) et volume. Le meilleur résultat est de la forme :

$$\text{Log}(M) = 0,84\text{Log}(V) - 0,12 \text{Log}(a) + 1,83$$

avec un coefficient de corrélation de 0,97 à peine supérieur à celui de l'équation retenue dans le tableau I et dont 96% sont expliqués par le volume. Cette très faible importance du facteur âge dans l'estimation de la phytomasse des cistes d'une même station doit toutefois être tempérée par le fait que nous avons assimilé l'âge du site et l'âge des plantes qui y ont été échantillonnées, faute d'indications sur les individus eux-mêmes.

Dans un deuxième temps, nous avons testé l'effet de l'âge sur la masse volumique d'encombrement et la proportion de feuilles en calculant ces indicateurs par classe d'âge et en comparant les résultats par une analyse de variance. Dans les deux cas, on n'observe aucune différence significative entre les jeunes populations (3,5 et 7 ans) alors que les individus issus du facies âgé de 30 ans présentent une masse volumique moyenne significativement plus faible (1,76 contre 2,65) et un pourcentage de feuille significativement inférieur (31% contre 40%).

Effet du site

L'effet «site» a été étudié en comparant les populations de ciste de Montpellier pré-

levées à Prades et au Muy, sur des individus dont le volume est inférieur à 250 dm³, afin de comparer des échantillons appartenant à la même classe de taille. Malgré cela, les masses volumiques et les rapports phytomasse foliaire/phytomasse totale sont significativement différents pour les 2 populations au seuil de 5%.

Les équations sont en effet de la forme : $M = 2,22 \cdot V^{0,88}$ ($r = 0,96$) au Muy, et $M = 5,09 \cdot V^{0,83}$ ($r = 0,94$) à Prades.

À volume indentique, les phytomasses sont plus importantes à Prades qu'au Muy, même si les intervalles de confiance se chevauchent en partie. Les conditions édaphiques et climatiques plus favorables de la station de Prades justifient-elles l'importance des écarts observés ou bien ces différences sont-elles liées aussi à l'époque de récolte des échantillons, plus tardive à Prades ? En tout cas, les abaques calculées sur un site ne sont pas extrapolables au second.

Effet combiné «âge» et «site»

Nous avons également comparé des séries d'échantillons issus de peuplements d'âges et de conditions écologiques différents. Nous avons pour cela retenu, d'une part, 2 lots de ciste cotonneux (*Cistus albidus*) récoltés à Rochefort et au Muy, âgés respectivement de 30 ans et de 2 ans; et, d'autre part, 2 lots de bruyère à balais récoltés à Mauzaugues et au Muy, âgés respectivement de 5 ans et de 3 ans.

Pour chacune des deux espèces, les 2 lots ne présentent pas de différences significatives au seuil de 0,05 pour ce qui concerne leur masse volumique et leur proportion de feuilles.

DISCUSSION

Les masses volumiques déterminées par notre étude sont très proches de celles ob-

tenues par Maréchal (1990), bien que celui-ci ait évalué le phytovolume en considérant que les végétaux occupaient des prismes droits à section polygonale, dont la surface était obtenue en évaluant le couvert du végétal (Burgan et Rothermel, 1984; Brown et Bevins, 1986).

Comme la masse volumique est rarement mentionnée dans la littérature, nous avons comparé nos résultats avec des masses volumiques calculées à partir des données de Ferrando et Giacometti (1986) sur les maquis corses et des observations de Papió et Trabaud (1991) sur les garrigues du Languedoc. En règle générale, la masse volumique diminue avec l'âge ou la taille des individus (tableau III). *Pistacia lentiscus* fait exception, en doublant son indice en 23 ans.

Les résultats obtenus sur la composition structurale de la phytomasse ont été comparés aux données issues de la littérature, portant sur l'évolution au cours du temps de la proportion de feuilles chez les arbustes méditerranéens. Nous avons regroupé les données concernant les individus (Papió et Trabaud, op cit; Vinck, 1987) avec celles portant sur des peuplements (Robertson et Davies, 1965; Chapman *et al*, 1975; Ferrando et Giacometti, op cit; Mesleard, 1987). La proportion de feuilles

dans la phytomasse totale diminue toujours quand l'âge augmente, mais selon des rythmes contrastés (tableau IV). Les Ericacées comme la callune ou la bruyère arborescente présentent un pourcentage de feuille élevé au stade jeune doublé d'une forte tendance à la lignification. À l'opposé, les Cistacées sont très lignifiées dès les premières années et leur rapport structural se modifie plus lentement au cours du temps.

CONCLUSION

Les espèces arbustives méditerranéennes présentent donc des caractéristiques structurales contrastées. La plupart d'entre elles ont une masse volumique d'encombrement avoisinant $1,5 \text{ g}\cdot\text{dm}^{-3}$ comme d'autres espèces méditerranéennes du continent américain telles que *Larrea divaricata* avec $1,88 \text{ g}\cdot\text{dm}^{-3}$ au Nouveau-Mexique (Burk et Dick-Peddie, 1973) ou *Cassia coquimbensis* avec $1,43 \text{ g}\cdot\text{dm}^{-3}$ dans le Norte Chico du Chili (Prado *et al*, 1987). Toutefois, certaines espèces privilégient fortement l'un des 2 composants, soit en cherchant à occuper un maximum de volume avec un minimum de phytomasse comme les *Acacia* du Texas (Hughes *et al*, 1987), soit en

Tableau III. Évolution de la masse volumique (g/dm^3) en fonction de l'âge (ans) ou du volume (dm^3) de quelques arbustes méditerranéens.

	Âge			Volume	
	2	6	25	< 250	> 250
<i>Cistus monspeliensis</i>		2,66	1,76	0,88	0,67
<i>Cistus salvifolus</i>	1,80		1,65*		
<i>Erica arborea</i>	1,77	1,41	0,79**		
<i>Pistacia lentiscus</i>	1,59		3,11*		

* D'après Papió et Trabaud (1991); ** d'après Ferrando et Giacometti (1986).

Tableau IV. Évolution de la proportion de feuilles (%) dans la phytomasse d'arbustes méditerranéens en fonction de l'âge (ans).

	Âge (ans)				
	1 à 3	4 à 6	10	15	25 à 40
<i>Cistus monspeliensis</i>	37	40		31	
<i>Cistus salvifolius</i>	33			20	
<i>Erica arborea</i>	56	42	17	11	6
<i>Calluna vulgaris</i>	66	45	38	25	15
		51	36	33	27 25
<i>Phillyrea</i> sp		27		16	
<i>Pistacia lentiscus</i>	59			19	
<i>Cytisus triflorus</i>	33		14		
<i>Arbutus unedo</i>		26	19	13	11

concentrant un maximum de phytomasse dans un minimum de volume, comme les ajoncs.

On imagine parfaitement l'impact de telles stratégies sur la combustibilité des peuplements arbustifs qui, en fonction des espèces dominantes qui les composent, soit seront volumineux mais peu chargés en combustible, soit accumuleront sur une strate de faible épaisseur une grande quantité de combustible.

D'un côté, les végétaux présentant une très faible masse volumique sont très inflammables, mais peu combustibles, car une part importante de l'énergie libérée par la combustion des particules est perdue et ne contribue ni à la dessiccation ni à la décomposition thermique de la matière végétale. De l'autre, les végétaux présentant une masse volumique élevée sont fortement combustibles car leur feuillage leur confère un rapport entre la surface exposée à la chaleur et le volume réel très élevé (les particules sont très proches les unes des autres pour communiquer le feu mais pas suffisamment pour limiter la ventilation).

En revanche, la proportion de phytomasse foliaire diminue toujours avec l'âge, ce qui pose des problèmes à moyen terme dans le cas d'une utilisation pastorale de ces arbustes, les feuilles et les pousses vertes constituant l'essentiel du prélèvement par les animaux.

Maintenant, ces outils non destructifs d'évaluation des composantes de la phytomasse des espèces arbustives méditerranéennes devraient permettre de progresser vers la modélisation de la dynamique des peuplements arbustifs, en combinant ces données concernant la structure avec celles concernant la croissance (Etienne *et al*, 1991) et en testant différentes modalités de répartition spatiale sur différents types de milieux.

REMERCIEMENTS

Nous remercions Frédéric Baudin, Nadine Sebill et Bernard Lambert pour leur participation à l'échantillonnage et le Conservatoire de la forêt méditerranéenne pour son soutien financier.

RÉFÉRENCES

- Baudin F (1984) *Phytovolumes, phytomasses et stratégies d'occupation spatiale de six espèces arbustives sur des pare-feu de l'Estrel*. DEA écologie, Université de Marseille
- Bryant F, Kothmann M (1979) Variability in predicting edible browse from crown volume. *J Range Manage* 32(2), 144-146
- Burgan R, Rothermel R (1984) *Behave: fire behavior prediction and fuel modeling system*. Gen Tec Rep INT-167, USDA Forest Service, Ogden
- Burck J, Dick-Peddie W (1973) Comparative production of *Larrea divaricata* on three geomorphic surfaces in southern New Mexico. *Ecology* 54(5), 1094-1102
- Chapman S, Hibble J, Rafarel C (1975) Net aerial production by *Calluna vulgaris* on lowland heath in Britain. *J Ecol* 63(1), 233-252

- Chew R, Chew A (1965) The primary productivity of a desert-shrub (*Larrea divaricata*) community. *Ecol Monog* 35(4), 355-375
- Delaveaud P (1981) *Le feu, outil sylvicole ? Utilisation pratique des données de combustibilité*. Mémoire ENITEF, Nogent sur Vernisson
- Etienne M (1989) Non destructive methods for evaluating shrub biomass: a review. *Oecol Appl* 10(2), 115-128
- Etienne M, Prado C (1983) Descripción de la vegetación mediante la cartografía de ocupación de tierras. *Cienc Agric* 10, 1-120
- Etienne M, Legrand C, Armand D (1991) Stratégies d'occupation de l'espace par les petits ligneux après débroussaillage en région méditerranéenne. *Ann Sci For* 48(6), 667-677
- Ferrando J, Giacometti N (1986) Méthodes d'évaluation de la phytomasse épigée de trois espèces : *Cistus monspeliensis* L *Erica arborea* L *Arbustus unedo* L. Deux exemples d'application? Mémoire MST, Université de Corse, Corte
- Hughes G, Varner L, Blankenship L (1987) Estimating shrub production from plant dimensions. *J Range Manage* 40(4), 367-369
- Kauffman J, Martin R (1990) Sprouting shrub response to different seasons and fuel consumption levels of prescribed fire in Sierra Nevada mixed conifer ecosystems. *For Sci* 36(3), 748-764
- Kirmse R, Norton B (1985) Comparison of the reference unit method and dimensional analysis method for two shrubby species in the Caatinga woodlands. *J Range Manage* 38(5), 425-427
- Laurent P (1987) *Entretien des pare-feux*. Mémoire ENITEF, Nogent sur Vernisson
- Ludwig J, Reynolds J, Whitson P (1975) Size-biomass relationships of several Chihuahuan desert shrubs. *Am Midl Nat* 94(2), 451-461
- Lyon J (1968) Estimating twig production of serviceberry form crown volumes. *J Wildl Manage* 32(1), 115-118
- Maréchal J (1990) Le phytovolume et la phytomasses des strates basses sur les coupures de combustible, en région méditerranéenne. Doc PIF9012, INRA, Lab Rech For Méditerran, Avignon
- Mesleard F (1987) Dynamique, après perturbations, de peuplements de deux Ericacées en Corse. Thèse'Ecologie, USTL Montpellier
- Millier C (1982) Courbes de réponse. In : *Modèles dynamiques déterministes en biologie* (JD Lebreton, C Millier, eds). Masson, Paris, 151-170
- Murray R, Jacobson M (1982) An evaluation of dimension analysis for predicting shrub biomass. *J Range Manage* 35(4), 451-454
- Papió C, Trabaud L (1991) Comparative study of the aerial structure of 5 shrubs of Mediterranean shrublands. *For Sci* 37(1), 146-159
- Prado J, Infante P, Arriagada M (1987) *Funciones de biomasa para seis especies arbustivas de la zona árida chilena*. Inst For, Santiago de Chile
- Ritterhouse L, Sneva F (1977) A technique for estimating big sagebrush production. *J Range Manage* 30(1), 68-70
- Roberston R, Davies G (1965) Quantities of plant nutrients in heather ecosystems. *J Appl Ecol* 2, 211-219
- Rutherford M (1979) Plant-based techniques for determining available browse and browse utilization: a review. *Bot Rev* 45(2), 203-228
- Scifres C, Kothmann M, Mathis G (1974) Range site and grazing systems influenced regrowth after spraying honey mesquite. *J Range Manage* 27(2), 97-100
- Uresk D, Gilbert R, Rickard W (1977) Sampling big sagebrush for phytomass. *J Range Manage* 30(4), 311-314
- Vinck N (1987) Effet du recépage et du pâturage sur les peuplements arbustifs. Mémoire d'agronomie, UL Bruxelles