

ÉTUDE D'UN ÉCOSYSTÈME DE MAQUIS À *JUNIPERUS PHŒNICA* L. (NAXOS, CYCLADES, GRÈCE) : PRÉSENTATION GÉNÉRALE *

J. MATSAKIS¹, G.M. TSIOURLIS¹, M. KARAMAOUNA¹, A. LEGAKIS¹, L. PARASCHI¹, P. BLANDIN² & M. LAMOTTE³.

¹University of Athens, Department of Biology, Section of Ecology and Taxonomy, Panepistimioupolis, 15784-Athènes (Grèce).

²Muséum National d'Histoire Naturelle, Laboratoire d'Ecologie Générale, 4, avenue du Petit Château, 91800-Brunoy (France).

³École Normale Supérieure, Laboratoire de Zoologie, 46 rue d'Ulm, 75230-Paris Cédex 05 (France).

SUMMARY

(original scientific paper)

STUDY OF A *JUNIPERUS PHŒNICEA* L. MATORRAL ECOSYSTEM (NAXOS, CYCLADES, GREECE) : GENERAL SURVEY.

In the eastern coast of the Naxos Island (Cyclades, Greece), a research programme on the structural and functional patterns of a matorral ecosystem was developed. This paper presents the area and the general characteristics of the ecosystem. The climate is semi-arid, with more than 5 months without rain. The bedrock is calcareous. The red Mediterranean soil is not deep and contains a high proportion of stones. The plant community is dominated by a stratum of ligneous species covering less than 60 % of the soil surface. The dominant species is Juniperus phœnicea, the highest individuals of which reach 4 m. In open areas, the herbaceous stratum is dominated by Urginea maritima. The vegetation structure and dynamics are dependent on goats, which are grazing in the area over the year. Indications are given about the study of the animal community. Various sampling techniques were needed. In order to summarize some preliminary observations, a simplified food-web is presented, which will be used as a general framework for further functional studies.

KEY WORDS : Matorral - Climate - Soil - Plant community - Animal community - Food web - Greece - Cyclades - Naxos Island.

RÉSUMÉ

(travail original)

Un maquis de la côte orientale de l'île de Naxos (Cyclades, Grèce) a fait l'objet d'un programme de recherches sur sa structure et son fonctionnement. Ce premier article présente les caractéristiques générales du site et de l'écosystème. Le climat est semi-aride, avec plus de 5 mois pratiquement sans pluie. La roche-mère est calcaire. Le sol, fersiallélique, est peu épais ; il contient une forte proportion de pierres. Le peuplement végétal est dominé par une strate d'espèces ligneuses couvrant moins de 60 % de la surface. L'espèce principale est le genévrier Juniperus phœnicea, dont les individus les plus grands atteignent 4 m. Dans les zones ouvertes, une strate herbacée se développe temporairement, dominée par Urginea maritima. La structure et la dynamique de la végétation sont fortement marquées par des chèvres qui pâturent dans le site toute l'année. Des indications sont fournies sur l'étude du peuplement animal, qui a nécessité différentes techniques d'échantillonnage. Pour résumer un certain nombre d'informations préliminaires, un schéma du réseau trophique est proposé, qui servira de cadre pour approfondir l'étude fonctionnelle de l'écosystème.

MOTS CLÉS : Maquis - Climat - Sol - Végétation - Peuplement animal - Réseau trophique - Grèce - Cyclades - Ile de Naxos.

INTRODUCTION

Parmi les écosystèmes méditerranéens, les maquis et leurs équivalents – matorrals, chaparrals – sont particulièrement intéressants en raison de leurs remarquables convergences structurales et fonctionnelles (voir par exemple : SPECHT, 1968 ; MOONEY & DUNN, 1970 ; DI CASTRI & MOONEY, 1973 ; MOONEY, 1977 ; QUEZEL, 1979 ; DI CASTRI *et al.*, 1981 ; MARGARIS & MOONEY, 1981 ;

SPECHT & MOLL, 1983 ; BLONDÉL *et al.*, 1984). Cependant, de façon générale, on manque encore dans les régions méditerranéennes d'études monographiques apportant des informations structurales et fonctionnelles portant sur les composantes végétales et animales d'un même écosystème (LAMOTTE & BLANDIN, 1989). L'une des principales raisons en est sans doute la forte hétérogénéité structurale de nombreux écosystèmes méditerranéens, notamment des maquis, qui pose de difficiles problèmes d'échantillonnage.

Il nous a donc paru intéressant d'entreprendre l'analyse d'un écosystème de maquis pour en décrire qualitativement et quantitativement les principales composantes. Dans la perspective d'une approche comparative permettant de tester ultérieurement certaines hypothèses sur le « syndrome d'insularité » (BLONDEL, 1986), nous avons choisi en 1981 un maquis de la côte orientale de Naxos, dans l'archipel des Cyclades. Un programme pluriannuel y a été engagé à partir de 1982, avec pour objectif l'analyse quantitative de la végétation, l'estimation de la production primaire et l'analyse d'un certain nombre de groupes animaux particulièrement caractéristiques. Diverses notes préliminaires ont déjà été publiées (LEGAKIS, 1983, 1985 ; MAGIORIS, 1985 ; MATSAKIS & KARAMAOUNA, 1983 ; MATSAKIS *et al.*, 1986 ; PARASCHI, 1986, 1990 ; TRIHAS & LEGAKIS, 1986, TSIOURLIS, 1989).

En préalable à une série d'articles spécialisés, nous nous proposons ici de présenter les caractéristiques générales du site et quelques traits essentiels de l'écosystème.

LE SITE D'ÉTUDE

Naxos est l'île la plus grande de l'archipel égéen des Cyclades. Son relief est contrasté : la région centrale, qui culmine à plus de 1000 m, et la partie orientale montrent des pentes très accentuées, parfois abruptes, tandis que la partie occidentale est bien plus plate, avec des terres relativement fertiles et intensément exploitées. Corrélati-

vement, la population humaine est très inégalement répartie : la partie orientale, sur 10 à 20 km de large, et toute la partie sud sont très peu habitées.

La géologie de l'île est relativement complexe, ce qui retentit sur la diversité des sols. Dans le nord-ouest, existent des gneiss et granits, vers le centre des micaschistes. Dans les régions basses occidentales, on rencontre des alluvions sablo-limoneuses. Cependant, les substrats dominants sont calcaires ; ils donnent des lithosols associés à des sols rouges méditerranéens et des rendzines.

Le maquis étudié se situe sur la côte est, à environ 5 km au sud du village de Moutsouna, à hauteur de la petite baie d'Aghios Ioannis. La zone choisie correspond à des terres appartenant aux habitants et à la commune d'Apiranthos ; elles sont pratiquement abandonnées depuis les années 50, hormis la présence, toute l'année, de troupeaux de chèvres en pâturage semi-contrôlé.

Le maquis occupe un versant à pente assez forte (25 à 30°) orienté à l'est, à une distance d'environ 1,8 km de la côte. Il occupe la quasi totalité de ce versant (FIG. 1), un trapèze d'environ 4 ha dont le petit côté culmine à 250 m d'altitude. Le même type de végétation couvre les pentes au sud du site, tandis qu'au nord, ainsi qu'à l'est vers la côte, se rencontrent des oliveraies plus ou moins abandonnées. En contrebas, sur des terrains à pente très atténuée, s'étendent, pratiquement jusqu'à la côte, des phrygas, formations basses à chaméphytes en coussinet, de composition spécifique variée mais toutes fortement marquées par l'impact des chèvres.

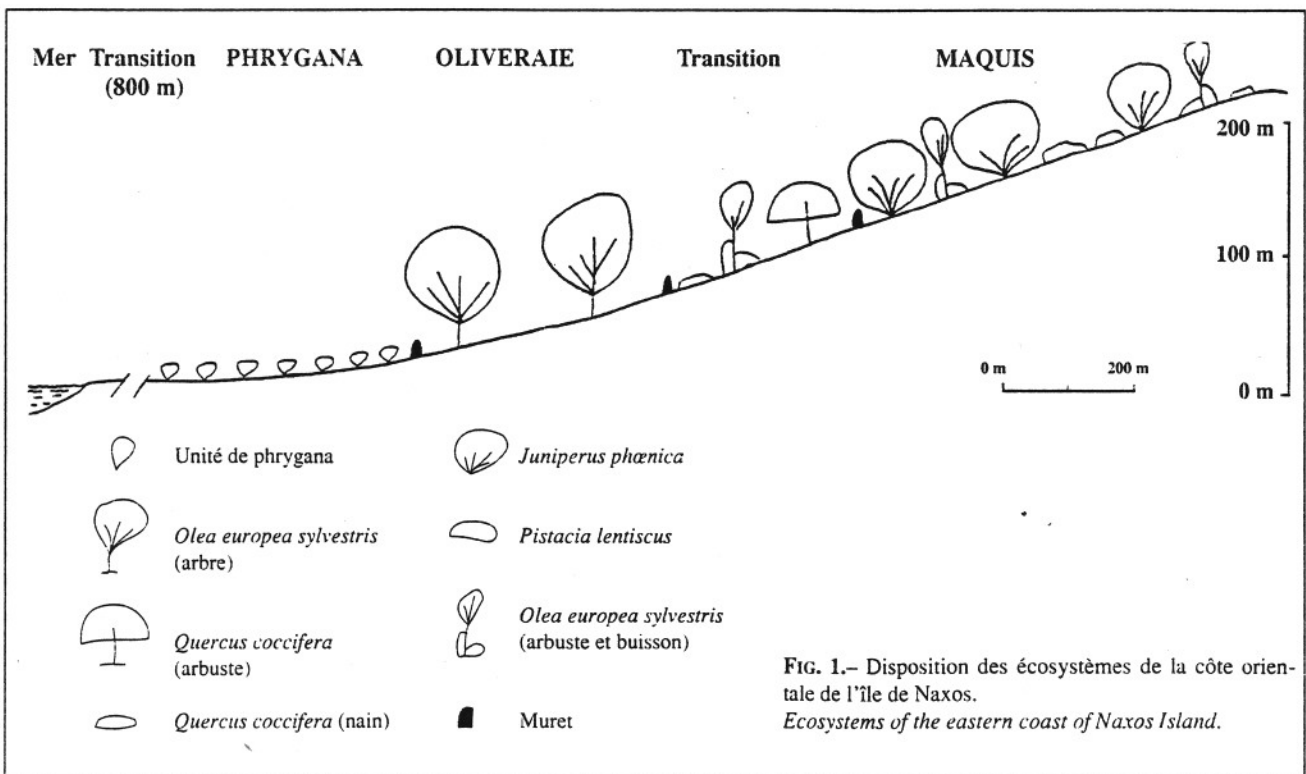


FIG. 1.— Disposition des écosystèmes de la côte orientale de l'île de Naxos.
Ecosystems of the eastern coast of Naxos Island.

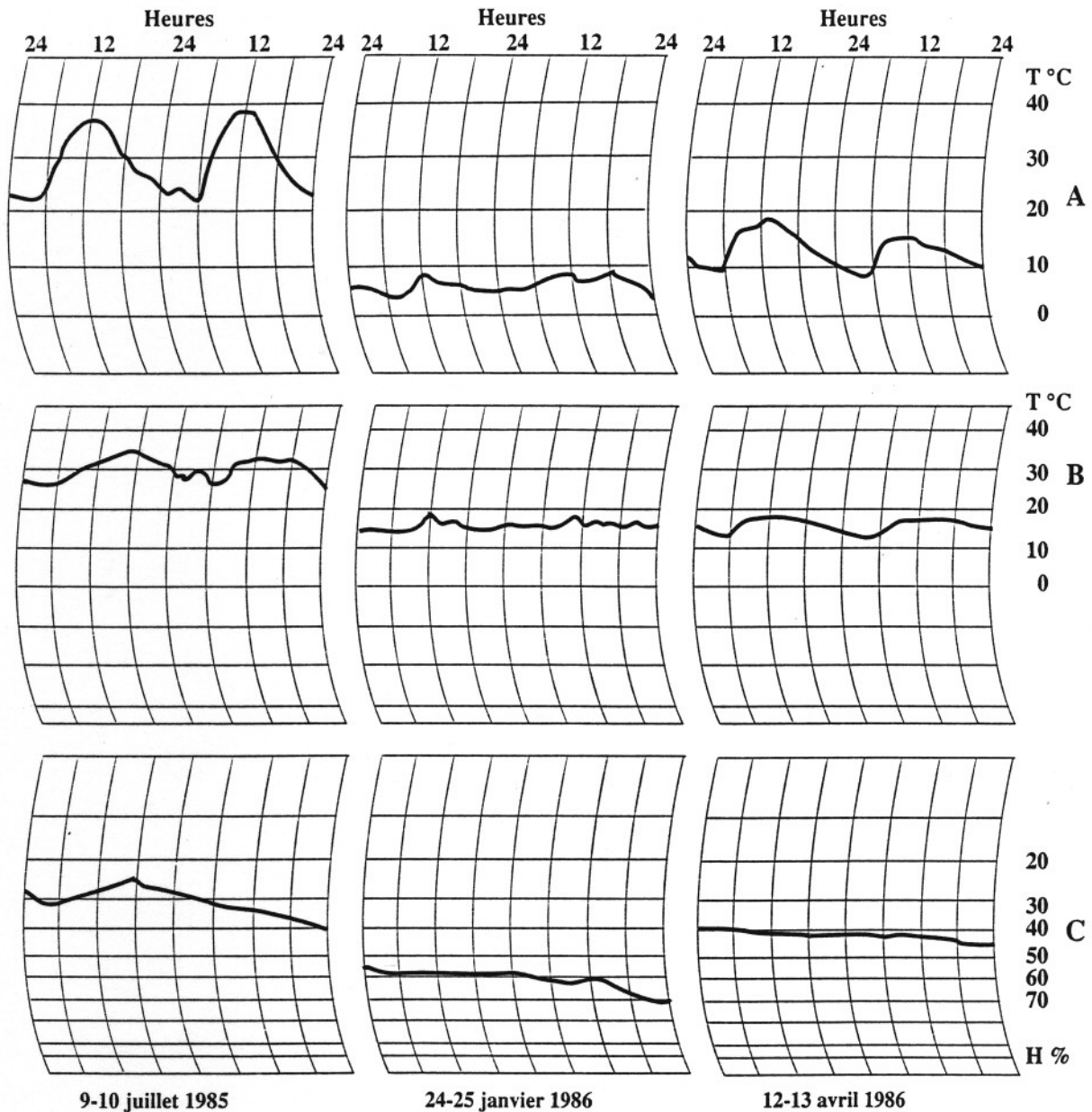


FIG. 2.— Enregistrements de la température de l'air sous abri, à 1,5 m du sol (A), de la température (B) et de l'humidité relative de l'air (C) au niveau du sol, à l'ombre, à différentes périodes du cycle saisonnier (maquis à *Juniperus phœnicea*, côte est de Naxos). Records of air temperature under shelter, at 1.5 m above soil (A), of air temperature (B) and moisture (C) at the soil level, in the shade, at different seasons (*Juniperus phœnicea matorral*, Naxos, eastern coast).

LE CLIMAT

Dans la gamme des climats qu'offre l'espace égéen, celui des Cyclades est le plus aride. Selon le système d'EMBERGER (1955), le climat de Naxos est de type méditerranéen semi-aride ; selon le système de GAUSSEN (1963), qui prend en considération le nombre de jours biologiquement secs, il est de type xérothermo-méditer-

ranéen (plus de 150 jours ayant cette caractéristique). D'après les relevés de la station météorologique de l'Etat, installée sur la côte ouest, près du port de Naxos, les précipitations annuelles sont en moyenne de 380 mm. La température annuelle moyenne est de 19,5°C, la température moyenne des mois les plus froids (décembre-janvier) est de 13°C et celle du mois le plus chaud (juillet) de 26°C.

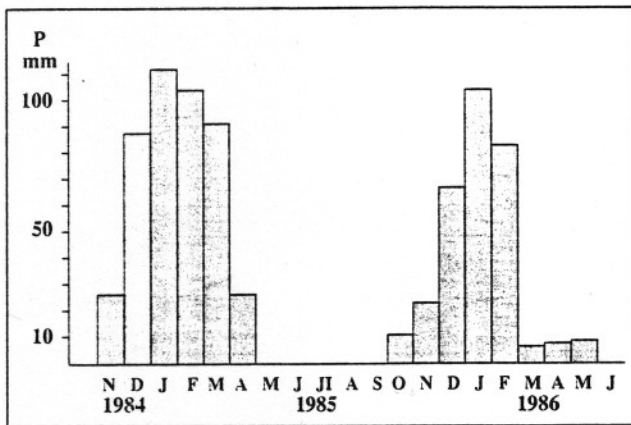


FIG. 3.— Précipitations mensuelles enregistrées sur le site du maquis à *Juniperus phœnicea* (côte est de Naxos). Monthly records of rainfall in the *Juniperus phœnicea* matorral (Naxos, eastern coast).

Les reliefs importants de l'île induisent certainement une gradation altitudinale du climat, qui doit être prononcée du côté oriental, les sommets se situant, à vol d'oiseau, à moins de 5 km de la côte. Ces reliefs doivent aussi induire des différences entre les parties est et ouest de l'île, mais l'on manque de données comparatives. Toutefois, il est fréquemment constaté que des pluies apportées par des vents du sud-ouest sont arrêtées par les monts du centre de l'île.

L'installation d'un pluviomètre de type HELLMAN et d'un thermo-hygrographe à enregistrement continu placé sous abri a permis de préciser les caractéristiques climatiques du site d'étude de novembre 1984 à mai 1986. Un deuxième thermo-hygrographe a enregistré parallèlement la température et l'humidité relative de l'air au niveau du sol, à l'ombre, ce qui a permis d'illustrer le fait que les variations saisonnières aussi bien que nyctémérales ont une moindre amplitude à la surface du sol (FIG. 2).

En ce qui concerne les températures, on a ainsi constaté de notables différences avec la côte ouest. En 1985, les températures estivales du site d'étude ont été nettement plus élevées : les écarts entre les moyennes des maximums étaient de + 6,5° C en juillet et de + 8° C en août, et les écarts entre les moyennes des minimums étaient de + 4° C en juillet comme en août. En revanche, les températures étaient légèrement plus basses en hiver : en février les écarts étaient de - 1,5° C pour les moyennes des maximums et de - 1° C pour celle des minimums.

La moyenne mensuelle de l'humidité relative de l'air, d'avril à début septembre, n'a pas dépassé 40 % ; les valeurs extrêmes enregistrées au cours de cette période ont été 65 % en mai et 20 % en juillet. Pendant les périodes automnales et hivernales, les moyennes mensuelles ont varié entre 55 % et 70 %, les valeurs extrêmes enregistrées étant de 92 % en février et de 32 % en mars.

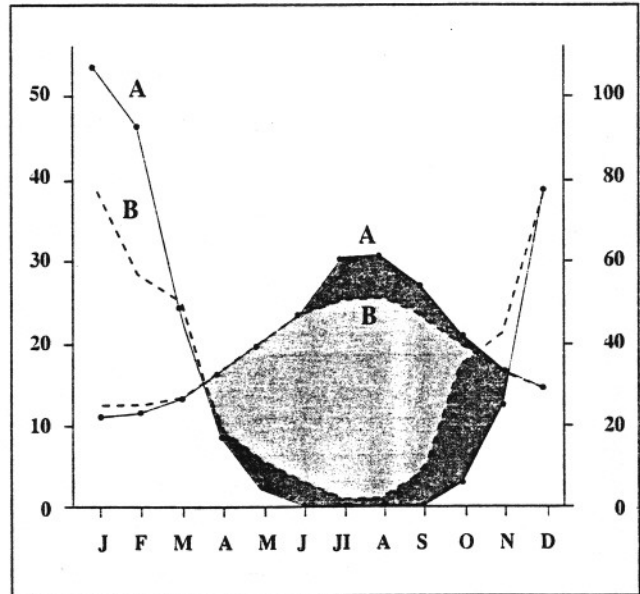


FIG. 4.— Comparaison des diagrammes ombrothermiques établis pour le site du maquis à *Juniperus phœnicea* (côte est de Naxos, 1984-1986) : A., et à la station météorologique de l'ouest de Naxos pour une période de 45 ans (1931-1975) : B. Comparison of ombrothermic diagrams established for the *Juniperus phœnicea* matorral (Naxos, eastern coast, 1984-1986) A., and for the Naxos western coast (State meteorological station, 1931-1975) : B.

Le relevé des précipitations montre qu'au cours de la période étudiée, les pluies ont débuté entre le 15 octobre et le 15 novembre pour s'arrêter vers la fin avril. Les mois les plus pluvieux sont janvier et février, suivis par décembre et mars (FIG. 3).

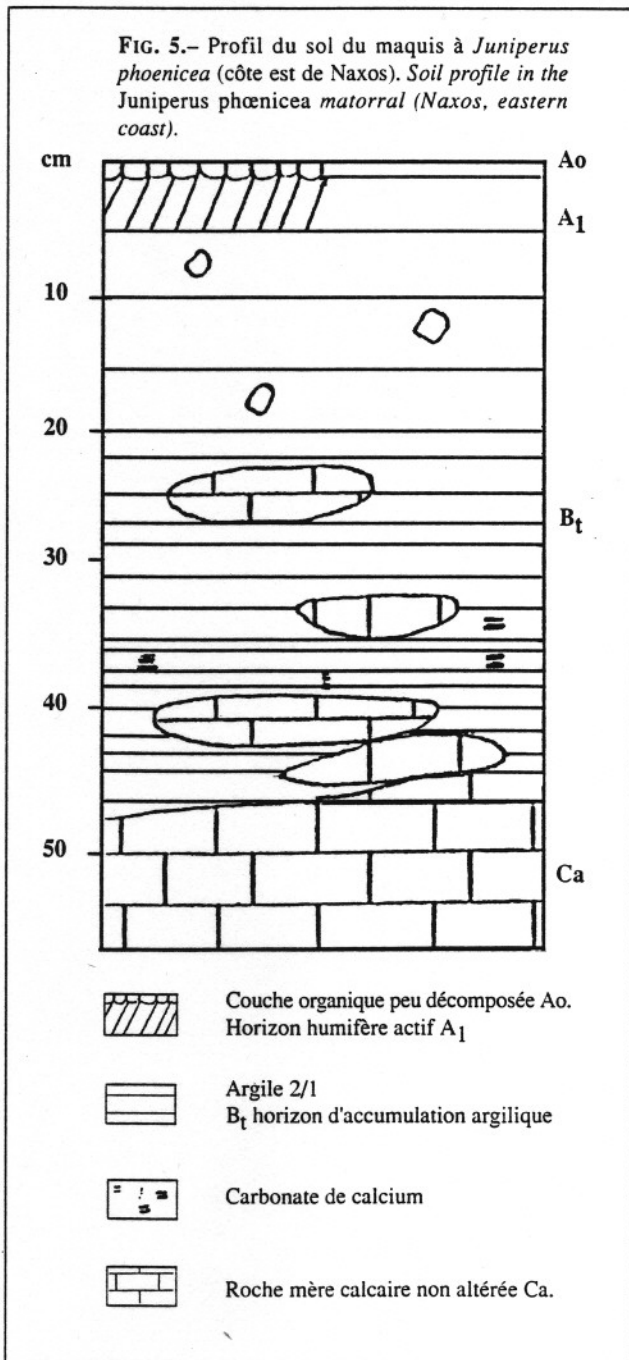
La figure 4 permet de comparer le diagramme thermique moyen établi pour le site d'étude à partir des données relevées en 1984-1986 au diagramme établi pour la côte ouest à partir des données recueillies continuellement de 1931 à 1975 par le poste météorologique de l'État. Si l'on ne peut faire de façon rigoureuse la part entre les différences liées à la situation géographique et celles dues aux fluctuations interannuelles, ce graphique montre combien l'aridité peut être prononcée dans le site étudié.

LE SOL

La roche-mère, calcaire, affleure sur 10 à 20 % de la surface du sol, parfois sous forme de blocs assez massifs, plus souvent en formant des crêtes et des pointes aiguës dépassant la surface de quelques dizaines de centimètres à près d'un mètre. Des pierres abondantes recouvrent pour leur part entre 20 et 40 % du sol, de sorte que la terre ne constitue pratiquement jamais d'étendues notables libres de rochers ou de cailloux. Ce type de situation, particuliè-

TABLEAU I.— Caractéristiques du sol du maquis à *Juniperus phœnicea* (côte est de Naxos).
Soil characteristics in the *Juniperus phœnicea matorral* (Naxos, eastern coast).

Profondeur (cm)	pH	CaCO ₃	Argile %	Limon	Sable	Matière organique %	C %	N %	C/N
0 - 6	7,0	1,3	36	29	35	8,6	5,0	0,41	12,1
6 - 20	7,2	1,3	38	29	33	7,3	4,2	0,35	12,2
20 - 30	7,5	4,2	42	25	33	4,6	2,6	0,22	11,8



rement fréquent en région méditerranéenne, complique évidemment la conception des échantillonnages.

Le sol proprement dit est un sol rouge fersiallitique peu profond, la roche-mère non altérée se rencontrant en moyenne dès 40 cm de profondeur (FIG. 5). La charge des profil en cailloux s'accroît avec la profondeur; elle est en moyenne de 55 %. La litière (horizon Ao) est distribuée horizontalement de façon très hétérogène, en fonction de la répartition des végétaux et des irrégularités de la surface, où elle s'accumule par places. En moyenne, son recouvrement est de près de 50 %; son épaisseur varie de 2 à 6 cm et ses caractéristiques morphologiques traduisent une décomposition assez lente. L'horizon A₁ est peu épais; sa surface présente des traces d'activité de lombrics. La texture limono-argileuse devient plus argileuse à proximité de la roche-mère (TAB. I). La structure, grumeleuse près de la surface, devient en profondeur polyédrique et même prismatique. Dans l'horizon B_t d'accumulation, le pourcentage d'argiles dépasse 40 % et la cohésion est forte à sec.

Le pH, neutre, augmente légèrement avec la profondeur (TAB. I). La teneur en matière organique est relativement élevée en surface (plus de 8 %); Le rapport C/N est voisin de 12, ce qui traduit une minéralisation assez active, en dépit du frein que représentent les longs mois de sécheresse. La teneur en azote, de l'ordre de 0,2 à 0,4 %, est assez faible.

La capacité totale d'échange va de 40 me/100 gr dans l'horizon B_t à 52 me/100 gr dans l'horizon A₁. Ces valeurs montrent l'importance relative des illites et des montmorillonites dans l'horizon B_t surtout. La saturation du complexe est moyenne à forte, variant de 46 % en surface à 69 % dans B_t. L'équilibre entre les cations échangeables Ca⁺⁺, Mg⁺⁺ et K⁺ est satisfaisant (TSIOURLIS, 1990).

Faute de pouvoir effectuer des études plus précises, la disponibilité en eau du sol a été approchée, de façon certes très imparfaite, par la mesure en 1986 de l'humidité relative des différents horizons (TAB. II). Les résultats illustrent bien le cycle saisonnier et suggèrent les contraintes auxquelles doivent être confrontés les végétaux et la faune du sol. Les valeurs obtenues n'ont jamais été élevées, même en janvier, le mois le plus pluvieux: elles ne dépassaient qu'à peine 25 %. En avril et mai 1986, les valeurs

TABLEAU II.— Humidité relative du sol (en %) estimée à différentes périodes de l'année 1986 dans le maquis à *Juniperus phœnicea* (côte est de Naxos). *Soil moisture estimated in 1986, at different periods, in the Juniperus phœnicea matorral (Naxos, eastern coast).*

Profondeur cm	Janv.	Mars	Avril	Mai	Juil.	Sept.	Nov.	Déc.
0 - 10	24,3	11,5	3,2	2,0	1,2	3,3	7,5	19,9
10 - 30	25,1	18,8	2,8	4,2	2,6	3,6	8,4	23,6
30 - 40	23,0	16,2	5,2	4,7	2,3	4,6	12,8	21,9

étaient beaucoup plus basses, fait à mettre en relation avec les caractéristiques thermiques du printemps, mais sans doute aussi avec les faibles précipitations enregistrées en 1986 depuis le 10 février (FIG. 3). Au cœur de l'été (juillet) les valeurs obtenues étaient particulièrement basses (moins de 3 %), et ce n'est qu'après septembre qu'une certaine remontée a été observée.

LE PEUPLEMENT VÉGÉTAL

La figure 6 représente, de façon schématique, les espèces principales du maquis. Il s'agit de quatre espèces ligneuses – le Genévrier rouge (*Juniperus phœnicea*), le Lentisque (*Pistacia lentiscus*), l'Olivier sauvage ou Oléastre (*Olea europaea* var *silvestris*) et le Chêne kermès (*Quercus coccifera*) – et d'une plante à bulbe, la Scille officinale (*Urginea maritima*).

La strate herbacée comprend plus de 60 espèces, dont 17 graminées. Son étude quantitative sur 4 quadrats de 4 m² échantillonnés chaque mois pendant un cycle annuel a montré qu'en terme de biomasse la scille officinale est très largement dominante (TSIURLIS, 1990). Au mois d'avril, la densité de cette espèce atteint de l'ordre de 12 individus au m². A cette époque les feuilles – en général de 2 à 6 par pied – sont déjà très largement consommées, notamment par des mollusques, et atteintes de galles ; l'été, elles se dessèchent. C'est vers la fin août qu'apparaissent les premières tiges ; en novembre, il n'en reste plus guère qu'environ une par m², desséchée, portant des restes d'inflorescence et des graines.

L'analyse quantitative de la strate ligneuse a été effectuée à l'intérieur d'une aire carrée de 120 m de côté, divisée en 144 parcelles de 10 x 10 m. Dans chacune de celles-ci le recouvrement de chaque espèce a été mesuré à ± 5 %. Le recouvrement total est inférieur à 60 %. La figure 7 illustre la structure horizontale de la strate ligneuse dans une partie (60 x 50 m) de la parcelle.

Le Genévrier est l'espèce dominante, avec un recouvrement de 46 % ; il est assez régulièrement réparti, puisque présent, mais avec des recouvrements variables, dans toutes les parcelles. C'est un arbrisseau à cime dense, conique ; les individus les plus grands du maquis atteignent 4 m, la hauteur moyenne se situant à un peu moins de 3 m.

Le lentisque, nettement moins abondant, n'est présent que dans un peu plus de la moitié des quadrats ; son recouvrement global est de 10,5 %. Il se présente sous forme de buissons de moins de 1 m de hauteur couvrant une surface de l'ordre de 10 m². L'olivier, dont le recouvrement global

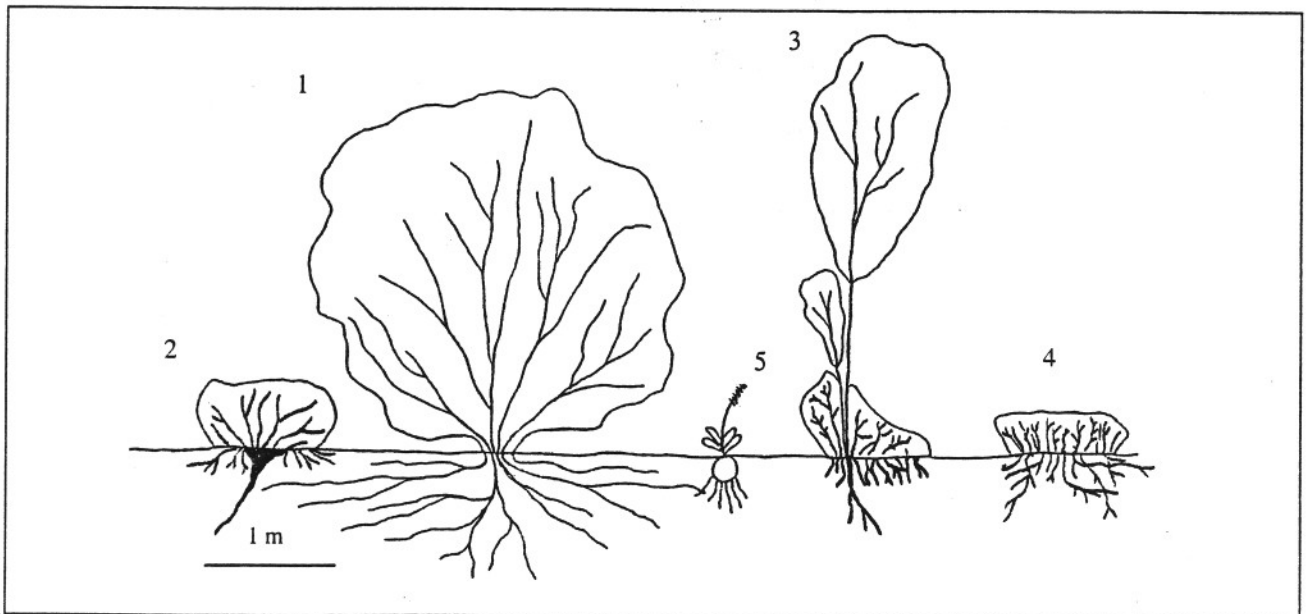


FIG. 6.— Représentation schématique des principales espèces végétales du maquis de la côte est de Naxos :
1 : *Juniperus phœnicea* - 2 : *Pistacia lentiscus* - 3 : *Olea europaea* var. *silvestris* - 4 : *Quercus coccifera* - 5 : *Urginea maritima*.
Simplified structure of the dominant plant species of the Naxos matorral (eastern coast).

est de 10 %, montre généralement une structure complexe : un buisson épineux bas émergeant un jeune arbuste de 3 à 4 m de hauteur et, parfois une tige plus jeune (FIG. 6). Le Chêne kermès, qui recouvre moins de 2 % du maquis, se présente sous deux formes : l'une, naine, en buisson bas, est la plus fréquente ; l'autre correspond à des arbustes de 4 à 5 m de haut en moyenne, au nombre de 4 par hectare seulement.

La physionomie du peuplement végétal est profondément marquée par l'impact des chèvres, dont la charge moyenne est de 3 individus à l'hectare. Les animaux sont présents en liberté pratiquement toute l'année, une partie du troupeau étant toutefois conduite dans une autre aire de pâturage entre mai et octobre.

Au niveau de la strate herbacée, les graminées sont très consommées, tandis que la scille officinale ne l'est semble-t-il pas ; ceci peut expliquer au moins en partie sa dominance. En ce qui concerne les ligneux, les deux espèces dominantes, le Genévrier et le Lentisque, ne sont qu'exceptionnellement consommés (sauf les baies du Lentisque). En revanche, les jeunes pousses d'Olivier sauvage et de Chêne kermès sont systématiquement prélevées par les chèvres. Ce fait explique vraisemblablement la morphologie des individus de ces deux espèces qui se présentent sous forme de buissons bas impénétrables. Les tiges de l'olivier émergeant des buissons représentent des rameaux épargnés, dépassant la hauteur maximale à laquelle les chèvres effectuent leurs prélèvements. Quant aux Chênes kermès à port arbustif, ils sont peut-être les témoins d'une période sans pâturage ; aujourd'hui, leur houppier est taillé horizontalement par les chèvres.

Avec plus de 40 % de la surface du sol non recouverts par la strate arbustive, le maquis présente une structure assez ouverte, ce qui a facilité sa pénétration aussi bien pour l'analyse quantitative de la végétation que pour l'étude du peuplement animal. L'hétérogénéité horizontale de l'écosystème, disposé selon une mosaïque assez complexe, n'a cependant pas facilité la conception des échantillonnages.

LE PEUPEMENT ANIMAL

Plusieurs groupes d'Invertébrés ont fait l'objet d'études quantitatives assez fines, en particulier les Mollusques et différentes catégories d'Arthropodes (à l'exclusion des Acariens et de la majorité des Insectes Aptérygotes). Les inventaires spécifiques ont pu être menés à bien dans quelques cas, mais ils ont été souvent limités par le manque de spécialistes et par l'état fréquemment lacunaire des connaissances. Il n'est donc pas encore possible d'apprécier la richesse spécifique de l'écosystème en Invertébrés, bien que de l'ordre de 250 espèces aient été répertoriées, dont quelques unes nouvelles pour la science, par exemple parmi les Diplopedes et les Araignées.

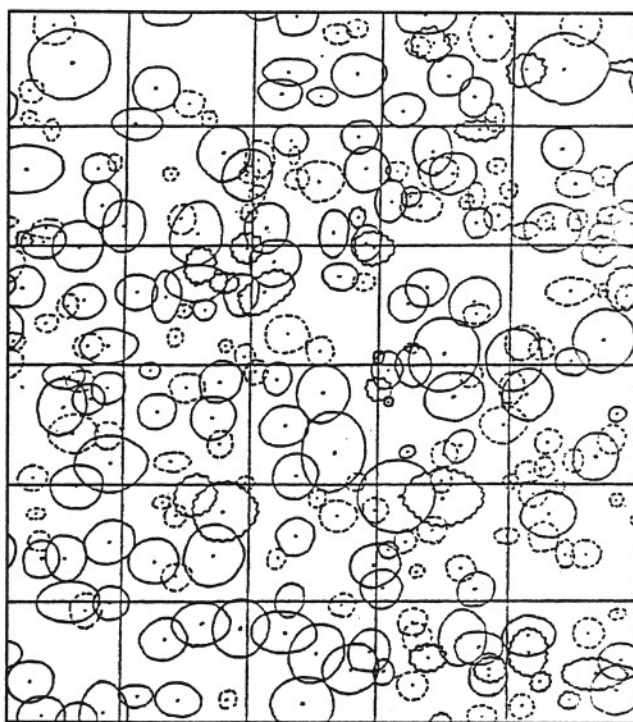


FIG. 7.— Structure horizontale du maquis à *Juniperus phœnicea* (côte est de Naxos) dans une parcelle de 60 x 50 m. Horizontal structure of the *Juniperus phœnicea* matorral (Naxos, eastern coast) in a 60 x 50 m plot. 1 : *Juniperus phœnicea* (—); 2 : *Pistacia lentiscus* (---); 3 : *Olea europaea* var. *sylvestris* (- - - -).

Différentes méthodes d'échantillonnage des Invertébrés ont été mises en œuvre. Afin d'inventorier la faune fréquentant la strate arbustive, des prélèvements sur les rameaux de *Juniperus phœnicea*, l'espèce dominante, ont été régulièrement effectués, à trois niveaux différents, au cours d'un cycle saisonnier. La faune inféodée au sol a nécessité la combinaison de différents types d'échantillonnages, du fait de l'hétérogénéité horizontale du milieu. Pour la plupart, ils ont été répétés mensuellement pendant au moins un cycle annuel. Sous des individus des différentes espèces de ligneux, les litières ont été prélevées sur des unités de 0,25 x 0,25 m et soumises à extraction dans des batteries d'appareils de type BERLESE-TULLGREN ; les pierres ont été échantillonnées, sur toutes leurs faces, selon une procédure permettant l'extrapolation des résultats à l'unité de surface de sol. Dans les zones ouvertes, des récoltes à vue ont été effectuées à l'intérieur de quadrats de 1 x 1 m, avec prospection systématique du dessous des pierres ; toutefois, les Orthoptères ont seulement fait l'objet d'estimations assez sommaires pour apprécier leur densité et leur biomasse en période d'abondance maximale (été). Enfin, des pièges d'interception placés les uns sous couvert de *Juniperus phœnicea*, les autres en

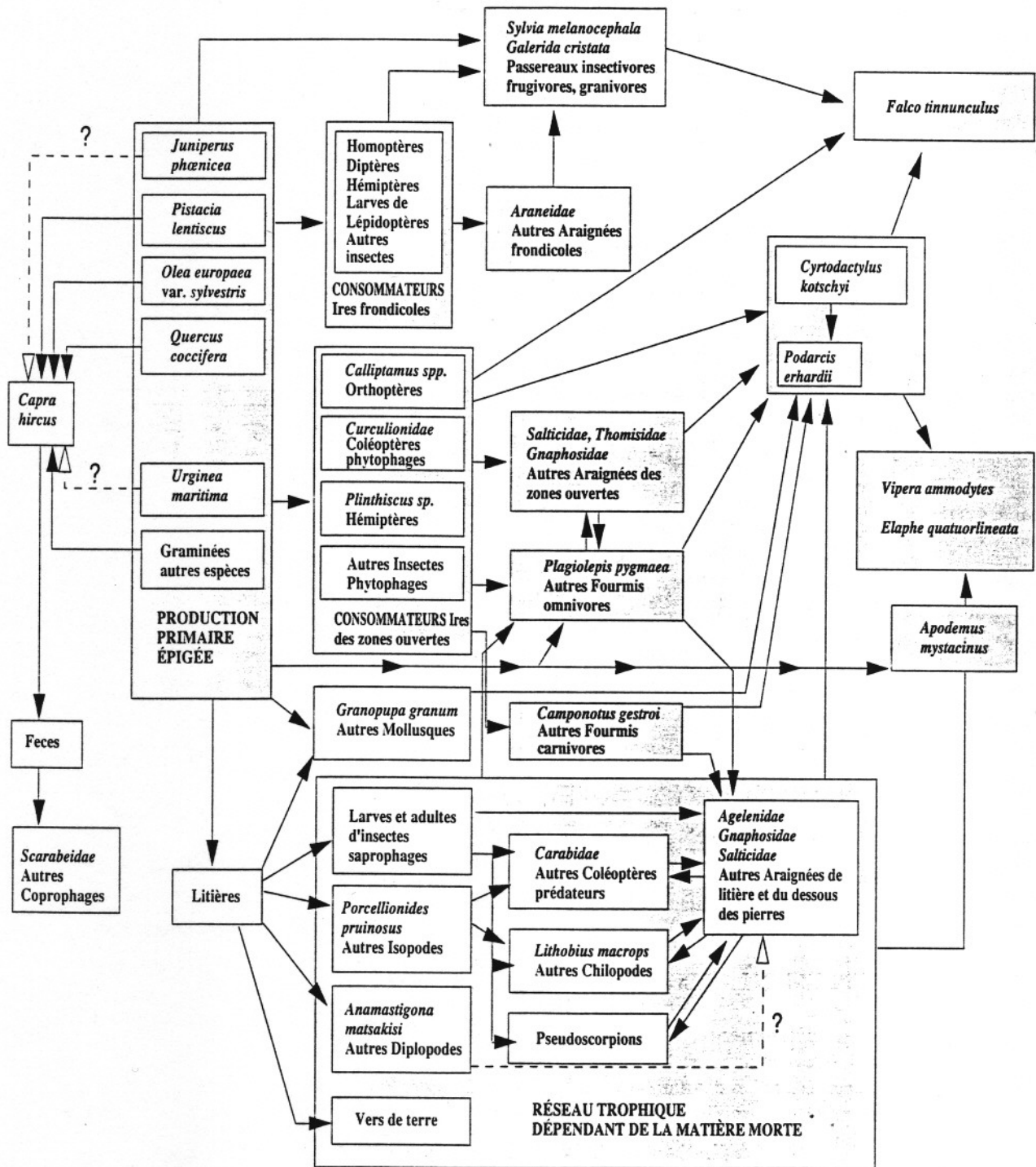


FIG. 8.— Représentation partielle du réseau trophique du maquis à *Juniperus phoenicea* (côte est de Naxos).
Tentative food-web of the Juniperus phoenicea matorral (Naxos, eastern coast).

zone ouverte, ont permis d'échantillonner la faune circulant à la surface du sol, tandis que des prospections particulières, avec fouille du sol, ont été réalisées pour estimer la densité des nids de fourmis.

En ce qui concerne les Vertébrés, les populations de Reptiles ont été étudiées de façon quantitative, en combinant des estimations visuelles le long de transects et la mise en œuvre de captures, marquages et recaptures pour certaines espèces. Les Oiseaux ont été régulièrement observés pendant trois années consécutives, ce qui a permis d'établir un bilan qualitatif de la communauté et de distinguer, parmi les espèces contribuant de façon significative à la vie de l'écosystème, les sédentaires, les migratrices nicheuses et les hivernantes. A partir de différentes observations, la densité des couples de Passereaux nicheurs a été évaluée de façon approximative. Quant aux Mammifères, peu abondants, seule la population du Mulot *Apodemus mystacinus* a fait l'objet d'un essai de quantification, en été, à l'aide de piégeages nocturnes.

Les données quantitatives ou semi-quantitatives recueillies ont permis de déterminer, pour plusieurs catégories d'animaux, les espèces dominantes, ou, sinon, pour les Araignées par exemple, les familles dominantes. Il en ressort que, même si certaines catégories ont une richesse taxinomique non négligeable, il y a pratiquement toujours une nette dominance d'un petit nombre de taxons. Ainsi, 67 % des effectifs de Mollusques correspondent à 2 espèces sur 18 (MYLONAS, comm. pers.) ; 2 sur 5 espèces de Diplopodes en représentent 90 % ; 54 % des nids de fourmis appartiennent à une seule espèce, sur un total de 10 (LEGAKIS, 1985). Dans le cas des Araignées, on trouve sous les ligneux, dans la litière et sous les pierres, des représentants de 21 familles, parmi lesquelles 3 seulement forment de l'ordre de 60 % des effectifs (PARASCHI, 1990). Si l'on ajoute à cela que les Vertébrés quantitativement importants sont eux-mêmes peu nombreux, on peut espérer reconstituer sans trop de difficultés quelques traits essentiels du fonctionnement trophique de l'écosystème. La figure 8, qui s'appuie sur toutes les observations qui ont pu être faites concernant les régimes alimentaires, constitue une première ébauche, qualitative et partielle, du réseau trophique ; elle permet de dégager déjà quelques caractéristiques du peuplement animal et constituera un premier cadre à partir duquel différentes questions pourront être approfondies.

Si l'on considère les Invertébrés, trois sous-ensembles apparaissent dans le réseau trophique, qui ont vraisemblablement des degrés de complexité différents.

Le premier, le plus simple, correspond aux chaînes alimentaires qui se constituent à partir de la production épigée des ligneux. Ce sous-ensemble « frondicole » est probablement exploité pour l'essentiel par différents passereaux insectivores, comme la Fauvette mélanocéphale (*Sylvia melanocephala*).

Le second sous-ensemble, sans doute plus diversifié, dépend de la production épigée de la strate herbacée. Le troisième, le plus complexe, se constitue à partir des saprophytes exploitant les retombées de litière. Comme nombre de réseaux édaphiques, il présente en particulier une assez grande diversité d'invertébrés prédateurs (BLANDIN *et al.*, 1980). En raison de leur abondance (plus de 150 ind./ha), les geckos (*Cyrtodactylus kotschy*) et les lézards (*Podarcis erhardii*) sont les Vertébrés exploitant le plus intensément ces deux sous-réseaux, mais certainement de façon différentielle. En effet, les geckos chassent davantage sous couvert, dans la litière, alors que les lézards chassent préférentiellement dans les zones ouvertes ; l'analyse comparée de contenus stomacaux a confirmé ces données d'observation (VALAKOS, comm. pers.). Les mulots (*Apodemus mystacinus*), dont la densité serait en été de l'ordre de 8 ind./ha (KATSADORAKIS, comm. pers.), exploitent peut-être davantage le réseau constitué à partir des litières.

Petits reptiles et mulots sont à leur tour la proie de deux serpents, *Vipera ammodytes* et *Elaphe quatuorlineata*, dont les densités respectives sont de l'ordre de 4 à 5 ind./ha et de 1 ind./ha. Ils sont également consommés par le Faucon crécerelle (*Falco tinnunculus*), dont on a noté en outre la prédation sur des oiseaux et de gros insectes, en particulier des Orthoptères.

Il faut enfin signaler que le maquis est aussi exploité par deux espèces dont les domaines vitaux sont toutefois bien plus étendus : la Fouine (*Martes foina*), dont les fécès observés montrent qu'elle consomme des baies de genévrier et des insectes, et l'Aigle de Bonelli (*Hieraaetus fasciatus*), qui niche dans la zone montagnaise de l'île.

LES PRINCIPALES ORIENTATIONS DES RECHERCHES

Les données essentiellement qualitatives qui viennent d'être sommairement présentées fournissent une première idée de l'organisation de l'écosystème de maquis de la côte orientale de l'île de Naxos. Les recherches qui y ont été poursuivies, dont rendront compte différents articles faisant suite à celui-ci, ont permis d'y développer l'analyse de plusieurs composantes importantes.

Les producteurs primaires ont fait l'objet d'une étude poussée des biomasses épigées et endogées et des minéralomasses ; les différentes composantes de la production annuelle ont été mesurées.

En ce qui concerne la faune, il a été choisi de porter l'effort principal sur plusieurs groupes d'invertébrés caractéristiques des différents sous-ensembles du réseau trophique identifiés ci-dessus. Outre la mise en jeu de diverses techniques d'échantillonnage permettant de rendre compte de la répartition spatiale des animaux, tant verticale qu'horizontale, une quantification des effectifs aussi

correcte que possible a été recherchée, afin de mettre en évidence les fluctuations des abondances et de les relier aux variations climatiques saisonnières. Il s'agissait aussi de caractériser les cycles des principales espèces. L'objectif ultime de ces analyses est d'aboutir à une description structurale et fonctionnelle de l'écosystème, faisant en particulier apparaître les fluctuations saisonnières, sans doute très prononcées, de son fonctionnement trophique.

REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient les nombreuses personnes, chercheurs, techniciens, stagiaires, qui ont participé aux recherches : A. ALEXANDRIS, S. DROSOPOULOS, E. ECONOMIDOU, E. FARDELLA, H. FATSEA, H. GAITANAROU, J.J. GEOFFROY, G. KATSADORAKIS, P. KOKKINIA, D. KOLLAROS, L. KOULOMI-SOAVANTZI, V. KOUROUTOS, S. MAGGIORIS, M. MALAKOU, A. MARMARI, M. MYLONAS, D. PAPANAYOTOU, P. PETRAKIS, S. POISSONNET, K. RADEA, H. TOUNTA, A. TRIHAS, G. TSANGAS, E. VALAKOS.

Le programme a été subventionné par la C.E.E. (Contrat ENV-593-G [B] et ENV-593-G [TT]). La collaboration franco-hellénique a été soutenue par les Ministères des Affaires Etrangères de France et de Grèce. G.M. TSIOURLIS a bénéficié d'une bourse de la C.E.E. pour réaliser sa thèse au Laboratoire d'Ecologie et de Génétique de l'Université Libre de Bruxelles, sous la direction de Madame le Professeur DENAEYER.

BIBLIOGRAPHIE

- BLANDIN, P., CHRISTOPHE, T., GARAY, I. & GEOFFROY, J.J., 1980.— Les Arachnides et Myriapodes prédateurs en forêt tempérée. In : PESSON, P. (éd.) : *Actualités d'écologie forestière. Sol, flore, faune*. Gauthier-Villars, Paris : 477-506.
- BLONDEL, J., 1986.— *Biogéographie évolutive*, Masson, Paris.
- BLONDEL, J., VUILLEUMIER, F., MARCUS, L.F. & TEROUANE, E., 1984.— Is there ecomorphological convergence among mediterranean bird communities of Chile, California and France ? *Evolutionary Biology*, 18 : 141-213.
- DI CASTRI, F., GOODALL, D.W. & SPECHT, R.L., eds., 1981.— *Ecosystems of the World*, 11. *Mediterranean-type shrublands*. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam.
- DI CASTRI, F. & MOONEY, H.A., eds., 1973.— *Mediterranean Type Ecosystems*. Ecological Studies, 7, Springer-Verlag, Berlin.
- EMBERGER, L., 1955.— Une classification biogéographique des climats. *Rec. Trav. Lab. Bot. Géol.*, Montpellier, 7 : 3-43.
- GAUSSEN, G.H., 1963.— Carte bioclimatique de la zone méditerranéenne. *Notice explicative*. Unesco, Paris, 21 : 1-60.
- LAMOTTE, M. & BLANDIN, P., 1989.— Originalité et diversité des écosystèmes méditerranéens terrestres. *Biologia Gallo-hellenica*, 16 : 5-34.
- LEGAKIS, A., 1985.— Aspects of the distribution of ants in an insular mediterranean ecosystem (Cyclades is., Greece). *Rapp. Comm. Int. Mer Médit.*, 28 (8) : 121-122.
- LEGAKIS, A., 1983.— Seasonal variation of the Arthropods observed on *Juniperus phænicea* in an insular mediterranean ecosystem (Cyclades is., Greece). *Rapp. Comm. Int. Mer Médit.*, 29 (6) : 115-116.
- MARGARIS, N.S. & MOONEY, H.A., eds., 1981.— *Components of productivity of mediterranean climate regions. Basic and applied aspects*. Dr. W. Junk Publishers, The Hague.
- MATSAKIS, J.Th. & KARAMAOUNA, M., 1983.— Données préliminaires sur la répartition et l'évolution annuelle des Isopodes et Diplopodes dans un écosystème insulaire (Cyclades, Grèce). *Rapp. Comm. Int. Mer Médit.*, 28 (8) : 119-120.
- MATSAKIS, J.Th., PARASCHI, L. & KARAMAOUNA, M., 1986.— Traits saillants des peuplements édaphiques (Méso-Arthropodes) d'un écosystème climacique insulaire (Cyclades, Grèce). *Rapp. Comm. Int. Mer Médit.*, 30 (2) : 100-101.
- MOONEY, H.A., ed., 1977.— *Convergent Evolution in Chile and California Mediterranean Climate Ecosystems*. Dowdon, Hutchinson and Ross, Stroudsburg, Pennsylvania.
- MOONEY, H.A. & DUNN, E.L., 1970.— Convergent evolution of Mediterranean-climate evergreen sclerophyll shrubs. *Evolution*, 24 : 292-303.
- PARASCHI, L., 1986.— Spatial distribution and seasonal variation of a spider community in an insular mediterranean ecosystem. *Biologia Gallo-hellenica*, 12 : 377-381.
- PARASCHI, L., 1990.— Aspects of the study of spider communities in two mediterranean ecosystems. *Acta Zool. Fennica*, 190 : 299-303.
- QUEZEL, P., 1979.— « Matorrals » méditerranéens et « chaparrals » californiens. Quelques aspects comparatifs de leur dynamique, de leurs structures et de leur signification écologique. *Ann. Sci. Forest.*, 36 : 1-12.
- SPECHT, R.L., 1968.— A comparison of the sclerophyllous vegetation characteristic of mediterranean type climates in France, California and Southern Australia. I. Structure, morphology and succession. *Aust. J. Bot.*, 17 : 277-292.
- SPECHT, R.L. & MOLL, E.J., 1983.— Mediterranean-type heathlands and sclerophyllous shrublands of the world : an overview. In : KRUGER, F.J., MITCHELL, D.T. & JARVIS, J.V.M., eds. : *Mediterranean-type Ecosystems. The Role of Nutrients*. Springer-Verlag, Berlin : 41-65.
- TRIHAS, A. & LEGAKIS, A., 1986.— Temporal variation and spatial distribution of ground Coleoptera in an insular mediterranean ecosystem (Cyclades is., Greece). *Rapp. Comm. Int. Mer Médit.*, 30 (2) : 98.
- TSIOURLIS, A., 1989.— Production de litière et litière au sol des principales espèces végétales d'un maquis à *Juniperus phænica* (Naxos, Cyclades). *Biologia Gallo-hellenica*, 16 : 53-66.
- TSIOURLIS, G.M., 1990.— *Phytomasse, productivité primaire et biogéochimie des écosystèmes méditerranéens phrygana et maquis*. Thèse de Doctorat, Université Libre de Bruxelles : 170 p.