

Faculté des Sciences de Sfax
Département des Sciences de la Vie
U.R. Biologie et Ecophysiologie Végétale



ECOLE DOCTORALE EN
SCIENCES FONDAMENTALES

Université de Bordeaux 1
Equipe Ecologie des Communautés
UMR BIOGECO



ECOLE DOCTORALE
SCIENCES ET ENVIRONNEMENTS

THÈSE

Pour obtenir

Le grade de Docteur en Sciences Biologiques -
Ecologie évolutive, fonctionnelle et des communautés

Par

Zouhaier Noumi

*Acacia tortilis (Forssk.) Hayne subsp. raddiana (Savi)
Brenan en Tunisie pré-saharienne : structure du
peuplement, réponses et effets biologiques et
environnementaux*

Soutenue le 23 novembre 2010 devant la commission d'Examen

COMPOSITION DU JURY :

Makki BOUKHRIS	Professeur - Faculté des Sciences de Sfax	Président
Chedly ABDELLY	Professeur - Centre de Biotechnologie de Borj-Cédria	Rapporteur
Frédéric MEDAIL	Professeur – Université Paul Cézanne IMEP	Rapporteur
Jean-Pierre RENAUDIN	Professeur – Université de Bordeaux 1	Examinateur

Mohamed CHAIEB	Professeur - Faculté des Sciences de Sfax	Directeur de thèse
Richard MICHALET	Professeur – Université de Bordeaux 1	Directeur de thèse

SOMMAIRE

PREAMBULE	1
INTRODUCTION GENERALE & OBJECTIFS DE L'ETUDE	3
PREMIERE PARTIE : BIBLIOGRAPHIE CONCEPTUELLE	7
CHAPITRE I: DYNAMIQUE DU COUVERT VEGETAL ET ECOLOGIE DE LA RESTAURATION	8
1. Séquences de la végétation	8
2. Le concept d'espèces clés de voûte ou espèces fondatrices: est-il pertinent en zone aride tunisienne	12
3. Valorisation et usages de la végétation naturelle	14
4. Cartographie de la végétation naturelle	15
5. Notion de restauration écologique en milieu naturelle	16
CHAPITRE II: RAPPEL SUR LES STRATEGIES FONCTIONNELLES ET INTERACTIONS BIOTIQUES AU SEIN DES COMMUNAUTES VEGETALES	19
1. Le concept de compétition	23
2. Le concept de facilitation	23
3. Le concept d'allélopathie	25
4. Compétition & facilitation le long des gradients	26
5. Interactions biotiques & restauration	28
CHAPITRE III: LES EFFETS ENVIRONNEMENTAUX ET BIOLOGIQUES DES ESPECES FONDATRICES	29
1. Effets environnementaux des espèces fondatrices	29
2. Effets biologiques des espèces fondatrices	30
DEUXIEME PARTIE : PRESENTATION DES ECOSYSTEMES	32
CHAPITRE I: BIOGEOGRAPHIE ET AIRE DE REPARTITION D'<i>ACACIA TORTILIS</i>	33
1. Rappel de l'origine du genre <i>Acacia</i>	33
2. Origine d' <i>Acacia raddiana</i>	33

3. Répartition biogéographique	34
4. Intérêts d' <i>Acacia tortilis</i>	36
5. Modèle schématique de la dynamique du peuplement d' <i>Acacia raddiana</i> en zone méditerranéenne orientale (Désert du Negev)	37
CHAPITRE II: SPECIFICITES ECOLOGIQUES DU MILIEU ARIDE DE TUNISIE	38
1. Caractéristiques bioclimatiques	38
2. Caractéristiques édaphiques et comportement hydrique des sols	40
3. Physionomie de la végétation naturelle	41
4. Enjeux de la protection de la diversité biologique en Tunisie aride	42
CHAPITRE III: CHOIX DE L'ESPECE ET CARACTERISTIQUES BIOCLIMATIQUES DU SITE D'ETUDE	44
1. Position systématique	44
2. Description botanique	46
3. Phénologie d' <i>Acacia tortilis</i>	47
CHAPITRE IV: CARACTERISTIQUES ECOLOGIQUES ET FLORISTIQUES DU SITE D'ETUDE	49
1. Localisation géographique	49
2. Climat	50
3. Géologie & pédologie	50
4. Végétation naturelle	51
5. Physionomie générale de la végétation au Bou Hedma	53
PROBLEMATIQUE & QUESTIONS	55
1. Vers une meilleure compréhension de la dynamique d' <i>Acacia tortilis</i> subsp. <i>raddiana</i> en zone aride de Tunisie	56
2. Réponses des espèces des zones arides à l'environnement et aux interactions biotiques	58
3. Effets environnementaux et biologiques des espèces fondatrices en zone aride de Tunisie : Cas du parc national de Bou Hedma	60
TROISIEME PARTIE : RESULTATS	63
1. Vers une meilleure compréhension de la dynamique d' <i>Acacia tortilis</i> subsp. <i>raddiana</i> en zone aride de Tunisie	64
<u>Article 1:</u> Structure du peuplement d' <i>Acacia tortilis</i> subsp. <i>raddiana</i> en Tunisie présaharienne	65
<u>Article 2:</u> The effects of browsing on the structure <i>Acacia tortilis</i> (Forssk.) Hayne ssp. <i>raddiana</i> (Savi) Brenan along a gradient of water	66

availability in arid zones of Tunisia	
2. Réponses des espèces des zones arides à l'environnement et aux interactions biotiques	67
<u>Article 3:</u> <i>Acacia tortilis</i> subsp. <i>raddiana</i> in the North African arid zone: the obstacles to natural regeneration	68
<u>Article 4:</u> Seed germination characteristics of <i>Periploca angustifolia</i> Labill. and <i>Rhus tripartita</i> (Ucria) Grande: effects of temperature, salinity and water stress	69
<u>Article 5:</u> The role of plant interactions in ecological restoration of grazed arid ecosystems	70
3. Effets environnementaux et biologiques des espèces fondatrices en zone aride de Tunisie : Cas du parc national du Bou Hedma	71
<u>Article 6:</u> Impact of tree on cereal yield: the case of <i>Acacia tortilis</i> ssp. <i>raddiana</i> in the south of Tunisia	72
<u>Article 7:</u> <i>Acacia tortilis</i> (Forssk.) subsp. <i>raddiana</i> (Savi) Brenan as a keystone species: A test from the arid zones o Tunisia	73
QUATRIEME PARTIE : SYNTHESSES, DISCUSSIONS & PERSPECTIVES	74
1. Dynamique du peuplement d' <i>Acacia tortilis</i> subsp. <i>raddiana</i> (article 1 & 2)	75
2. Réponses des espèces fondatrices des écosystèmes arides à l'environnement et aux interactions biotiques (article 3, 4 & 5)	72
3. Effets environnementaux et biologiques des espèces fondatrices (article 6 & 7)	83
PERSPECTIVES	86
BIBLIOGRAPHIE	88
ANNEXES	106

Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier chaleureusement mes directeurs de thèse, le Professeur Mohamed CHAIEB & le Professeur Richard MICHALET, pour m'avoir fait confiance et donné la chance d'effectuer cette thèse. Je vous remercie aussi pour vos conseils, vos encouragements et vos participations actives aux expérimentations, qui m'ont permis de mener à bien cette étude. Je vous remercie aussi de m'avoir donné l'opportunité au cours de ma thèse de rencontrer de nombreux collaborateurs et horizons lointains.

Je tiens à exprimer ma profonde gratitude à Blaise TOUZARD, pour ton accueil toujours chaleureux, pour les discussions fructueuses qui m'ont aidé à surmonter la dure épreuve de la rédaction des articles. Je suis fortement impressionné par ta gentillesse et tes qualités humaines.

J'exprime également ma haute considération à Mon Professeur Makki BOUKHRIS, qui m'a honoré en acceptant de présider le jury d'examen.

Je remercie les Professeurs Frédéric MEDAIL & Chedly ABDELLY de m'avoir fait l'honneur d'être les rapporteurs de cette thèse. J'éprouve un profond respect pour leurs travaux et leurs parcours, ainsi que pour leurs qualités humaines.

Je suis très heureux de pouvoir compter Monsieur le Professeur Jean-Pierre RENAUDIN parmi les membres de jury et je lui suis très reconnaissant d'avoir accepté d'examiner ce travail.

J'adresse mes remerciements à toute l'équipe de l'unité de recherche « Biologie & Ecophysiologie de la végétation en Milieu Aride », à la Faculté des Sciences de Sfax.

J'adresse mes remerciements à toute l'équipe d'Ecologie des Communautés, à Bordeaux 1.

Merci à mon ami Si Lazhar Hemdi, Conservateur du Parc National du Bou Hedma, chez qui on a toujours trouvé le bon accueil. Merci aux responsables de la DGF de Sidi Bouzid et de Tunis.

D'une façon plus individuelle, j'aimerais remercier et féliciter Dr. Frédéric GUIBAL, mon initiateur à la dendrochronologie, pour son accueil au sein de son équipe à l'IMEP de Marseille. Je remercie aussi Mr. Franck TORRE pour son aide aux statistiques.

Je remercie particulièrement, Vincent SIMMONEUX, Richard ESCADAFAL, pour leurs accueils au CESBIO de Toulouse ainsi que, Mr. Eric DELAITRE, pour son accueil à l'IRD de Montpellier.

Je pense au Professeur Edouard LE FLOC'H, pour ses conseils, ses encouragements continus et son aide.

Mes remerciements iront à toute ma famille et surtout mes parents... cette thèse est la leur, aussi...

Enfin, merci à tous ceux qui ont contribué de près ou de loin à la réalisation de ce mémoire...

...Zouhaier

Abstract

The main aim of this work were to understand the dynamics of the founding species of the ecosystem of the region of Bled Talah, as well as the mechanisms to understand better its interactions with the vegetation partner.

Dendrometric parameters were measured for each tree then determination of age were estimated. This work improves general understanding of the factors explaining the structure of the *Acacia tortilis* subsp. *raddiana*. These species naturally seems to follow rather a certain regressive dynamics. The possible reasons for regeneration failure natural regeneration of *Acacia tortilis* subsp. *raddiana* were especially the high infestation of seeds by *Bruchidius raddianae*, the autoallelopathic effects and the dominance of the negative interactions (competition) between the vegetation of the National park of Bou Hedma and the young plantations of *Acacia* tree.

The importance and direction of biotic interactions along environmental gradients is still a major debate in plant ecology. Through the study of biotic interactions, our results suggests the dominance of competition between nurses and target species used in this work.

The results of this study confirmed the positive effect of *Acacia tortilis* subsp. *raddiana* on the understorey vegetation composition and diversity in arid ecosystems. Once, established in the dry area, this species ameliorates microclimate including soil conditions that may be suitable to the regeneration and the growth of other species. In this way, this species will provide beneficial effects to the generating seedlings in the vicinity and therefore will help rehabilitating degraded areas.

Key words : *Acacia tortilis* subsp. *raddiana*, germination, herbivory, biotic and abiotic interactions, structure of population, arid areas.

Résumé

Ce travail de thèse a pour objectif principal de comprendre la dynamique de l'espèce fondatrice de l'écosystème de la région de Bled Talah, ainsi que les mécanismes susceptibles de mieux comprendre ses interactions avec la végétation compagne.

Des mesures dendrométriques accomplies par des essais de détermination d'âge, ont fait ressortir que le peuplement de la forêt du Bou Hedma semble naturellement suivre plutôt une certaine dynamique régressive. C'est ainsi que nos résultats démontrent plutôt la dominance des individus de grandes circonférences (des individus âgés). Les obstacles à la faible régénération naturelle de ce taxon sont, essentiellement, l'infestation des graines par les bruches, la possibilité d'un éventuel effet autoallélopathique et la dominance des interactions négatives (compétition) entre la végétation du Parc National du Bou Hedma et les jeunes plants d'*Acacia*.

Concernant, les interactions biotiques, nos résultats ont permis d'enrichir les débats actuels sur l'importance et la direction des interactions le long des gradients de stress et de perturbation. Une dominance des interactions négatives (compétition), le long des deux gradients a été démontrée, avec une chute de l'importance de la compétition en présence d'herbivorie.

Les mesures environnementales et biologiques ont permis de conclure, qu'*Acacia tortilis* subsp. *raddiana*, a un effet globalement bénéfique pour le sol, ainsi que pour la végétation naturelle environnante.

Compte tenu du rôle clef de cette espèce sous les conditions contraignantes du bioclimat aride, la nécessité de minimiser le risque de la faible régénération naturelle de ce taxon est prioritaire dans les grands programmes de reboisement et de restauration des écosystèmes arides.

Mots clefs : *Acacia tortilis* subsp. *raddiana*, germination, herbivorie, interactions biotiques, structure du peuplement, Tunisie aride.

PREAMBULE

La « biodiversité » ou diversité biologique reste au centre de l'intérêt des scientifiques depuis une vingtaine d'année (Wilson 1988; Lubchenco *et al.* 1991), ainsi que celui de la communauté politique internationale (CNUED, Rio de Janeiro (Brésil) en 1992). Selon le paradigme scientifique, la diversité biologique contribuerait de manière majoritairement positive au fonctionnement des écosystèmes (di Castri & Younès 1990). Cette biodiversité est devenue une « préoccupation commune à l'humanité », et sa conservation un enjeu planétaire. Ainsi, depuis la convention de Rio de Janeiro, plusieurs sommets mondiaux sur la biodiversité ont eu lieu. La compréhension des mécanismes influençant la biodiversité est une base nécessaire pour mettre en place des stratégies et des programmes efficaces de sa gestion. Comprendre dans quelle mesure et par quels mécanismes l'évolution de la diversité biologique peut affecter les équilibres biogéochimiques et la stabilité des écosystèmes est indispensable et *vice versa*. En effet, la disparition d'une espèce du cortège floristique constitue sans doute une perte du patrimoine phylogénétique (Ockinger & Smith 2007). En outre, la dégradation et les modifications des modes d'utilisation des terres constituent en zones sèches ou arides le principal facteur de perte de la biodiversité, au travers la destruction des habitats et de la surexploitation des ressources par les populations locales (Cornet 2000). A l'heure actuelle, se préoccuper de la biodiversité dans ces zones caractérisées par des conditions climatiques contraignantes, et une action anthropique intense, revient à chercher les causes derrière tel état, analyser les mécanismes, prévoir ses conséquences, puis éventuellement réparer ce qui peut l'être. Sur ce dernier point, l'écologie vise à des solutions « protection, restauration, réhabilitation, réaffectation », un défi scientifique.

Selon Blondel (2000), la biodiversité doit être appréhendée à des niveaux différents et interdépendants : diversité génétique, diversité spécifique, diversité des assemblages d'espèces, diversité des écosystèmes au sein des paysages...

En Afrique du Nord, les écosystèmes constituent un patrimoine exceptionnel, non seulement par leur richesse, mais aussi par leur importance fondamentale dans les activités humaines les plus essentielles, dont l'alimentation, la santé et l'économie. L'évolution récente des connaissances scientifiques montre que différents types de forêts, de savanes et des pseudo-savanes d'Afrique n'ont pas été stables dans le passé. Leur distribution, leur étendue et leur composition se sont régulièrement modifiées avec les cycles climatiques. De tout temps, les sociétés humaines ont exploité les forêts afin de satisfaire leurs besoins; elles ont converti les

forêts en zones agricoles fragmentées. Ils ont domestiqué et sélectionné certaines espèces. C'est pourquoi la compréhension de la dynamique de la biodiversité est essentielle pour gérer l'avenir. Aménager une aire classée ou protégée à des fins de production et/ou de conservation durable nécessite, au préalable, une connaissance approfondie de cette aire, sur le plan de la diversité biologique et des potentialités et de la dynamique.

Dans le cadre de ce travail, le système modèle choisi est une formation végétale de Bled Talah, en Tunisie présaharienne, et au sein duquel, on observe encore, des vestiges d'une savane arborée d'*Acacia tortilis* subsp. *raddiana* ou Gommier (*Fabaceae*). Ce taxon, considéré comme espèce clef de voûte dans cette région (Aronson *et al.* 1993) ou espèce fondatrice au sens de Whithams *et al.* (2003), manifeste une physionomie de forêt claire. En effet, *Acacia tortilis* contribue d'une manière cruciale dans le maintien de la biodiversité sous ces conditions rudes et précaires. Par sa présence, cette espèce contribue incontestablement à atténuer le phénomène de désertification qui menace les zones arides et sahariennes de Tunisie. En effet, sur le plan de la végétation, l'arbre améliore la régénération des espèces végétales. Sur le plan climatique, l'arbre réduit le rayonnement solaire, la température de l'air et la vitesse du vent, ce qui a pour effet de réduire l'ETP. Sur le plan édaphique, l'arbre augmente la fertilité du sol, tout au moins dans les horizons de surface (Bernhard-Reversat 1982; Ischel & Muoghalu 1996; Abdallah *et al.* 2008).

La compréhension de sa dynamique, ses interactions avec les autres espèces compagnes sont donc essentielles pour la protection de cette espèce et des écosystèmes qu'elle constitue. C'est dans ce contexte que le présent travail s'intègre.

INTRODUCTION GENERALE ET OBJECTIFS DE L'ETUDE

Les écosystèmes arides sont caractérisés par des conditions spécifiques climatiques qui se manifestent par une longue saison de sécheresse (9 à 10 mois), une intense évaporation, des précipitations faibles avec une forte variabilité de leur répartition spatio-temporelle (Le Houérou 1959). Il s'y ajoute des conditions d'aridité édaphique, provoquées par le ruissellement et les faibles réserves en eau du sol, le plus souvent de faible profondeur (Grouzis 1992).

Sous ces conditions, la dégradation des parcours est un phénomène qui a pris de l'ampleur depuis longtemps (Le Houérou 1989). Généralement, lorsque l'équilibre est rompu, c'est la régression qui prédomine (Floret & Pontanier 1982). Les facteurs de rupture de l'équilibre de l'écosystème sont nombreux. Déjà, les conditions climatiques, lorsqu'elles se dégradent significativement par rapport à la moyenne, peuvent entraîner la régression du couvert végétal, qui se trouve affaibli et soumis à l'influence d'autres facteurs de dégradation (Le Houérou 1995a, b). Dans ce contexte, l'ensemble des facteurs précédemment cités, contribueraient à l'accroissement de l'aridité édaphique du milieu, et par voie de conséquence la genèse et l'amplification du phénomène de désertification. Des chiffres récents montrent que 40% de la planète, soit 54 millions de Km², sont concernés par la désertification (Le Houérou 1994; Reynolds *et al.* 2007). Ce phénomène entraîne une perte de 6 millions d'hectares par an, avec des conséquences économiques et sociales très fortes (Reynolds *et al.* 2007). Conscientes de l'aggravation de la détérioration des ressources naturelles dans les zones arides, les autorités tunisiennes ont entrepris des programmes de recherches tenant compte des interactions dynamiques entre ressources et usages, et visant à proposer des options scientifiques et technologiques permettant de concilier entre l'exploitation des ressources naturelles et les besoins d'une population humaine, qui ne cesse de croître. Plusieurs actions ont été réalisées en Tunisie présaharienne, dont notamment la création des parcs nationaux et de zones mises en défens pour l'auto-régénération du milieu naturel (Le Houérou 1969; Le Floc'h & Floret 1972). Cependant, la sécheresse et la pression anthropique ont amplifié la surexploitation des ressources naturelles (Paris *et al.* 2002). D'autre part, plusieurs auteurs considèrent que de nombreux parcs arborés vieillissent (Zeda 1993; Glisberg *et al.* 1994; Ouedraogo 1994; Depommier 1996; Boffa 1999). Ce vieillissement se traduit

surtout par une baisse de la densité des arbres, conjuguée à une diminution de la proportion occupée par les individus de petit diamètre (Glisberg *et al.* 1994).

Comme pour le reste des pays de l'Afrique du Nord, la zone aride et saharienne de Tunisie est marquée par l'absence quasi-totale de la strate arborée. La végétation naturelle, présente une physionomie de steppes, à l'exception des zones de cultures dans les vallées, et sur les montagnes. Sur ces dernières, surtout dans les zones les plus arrosées, subsistent quelques formations arbustives basses à base de *Rosmarinus officinalis*, vestiges des forêts de *Pinus halepensis* et *Juniperus phoenicea* (Le Houérou, 1959). Dans les plaines arides, on observe néanmoins encore, des vestiges d'une savane arborée d'*Acacia tortilis* subsp. *raddiana* ou Gommier (*Fabaceae*). En Tunisie, ce taxon est limité à une région unique, appelée Bled Talah (pays d'*Acacia*), et au sein de laquelle fut érigé en 1984 le parc National du Bou Hedma, classé aujourd'hui par l'UNESCO comme Réserve de Biosphère. Dans cette région, *Acacia tortilis* se présente le plus souvent sous forme de bosquets, et manifeste une physionomie de forêt claire, reléguée aux confins du Sahara, et considérée comme étant la plus septentrionale de l'aire de répartition biogéographique de l'espèce.

À l'époque romaine, plusieurs auteurs ont signalé que tout le Sud tunisien était couvert de gommiers (*Acacia tortilis*). Cependant, l'exploitation abusive de ce dernier, activée particulièrement de 1881 à 1886, a été à la base de sa raréfaction. Au cours du siècle dernier, des perturbations anthropiques très sévères se traduisant par le défrichement des meilleures steppes, le surpâturage et la collecte massive de bois ont largement touché la Tunisie présaharienne (Le Houérou 1969). Ces perturbations ont abouti à la raréfaction, voire même l'extinction, du gommier dans la majeure partie de la Tunisie méridionale. Actuellement, l'*Acacia* n'est plus présent que le long de la route Gabès-Gafsa (quelques individus) et dans le Parc national de Bou Hedma, où l'espèce est considérée comme caractéristique de la région (Abdallah *et al.* 1996; Zâafouri *et al.* 1996; Abdallah *et al.* 2008). Considérant l'importance d'*Acacia tortilis* dans le maintien de la biodiversité, la protection du peuplement acquiert une importance particulière. Plusieurs techniques telles que la restauration, la réhabilitation et la réaffectation peuvent aussi être utilisées dans la préservation de la diversité floristique dans cet écosystème (Floret & Pontanier 1982; Aronson *et al.* 1993; Cortina *et al.* 2001; Maestre & Cortina 2004).

La réussite de ces actions de restauration et de réhabilitation, exige que les écosystèmes concernés ne se trouvent pas dans un état de dégradation, qui empêche leur régénération (recours alors surtout à la restauration ou réhabilitation). En effet, il a été démontré que chaque écosystème est caractérisé par un seuil de dégradation à partir duquel, même en cas de

disparition de la perturbation, le retour à un état antérieur ne peut être que très lent (Ferchichi 1999). Quand ce seuil est atteint, le retour vers un écosystème productif nécessite une très forte intervention humaine, qui s'appuie sur la réactivation du fonctionnement hydrique du sol, ainsi que la reconstitution de son stock semencier, la réintroduction de bonnes espèces pastorales, et aussi l'insertion des utilisateurs au sein du processus de la restauration écologique (Cortina *et al.* 2001; Gómez-Aparicio *et al.* 2004; Gómez-Aparicio 2009).

Dans le même cadre que ces études écologiques qui visent la préservation de notre patrimoine phytogénétique nous nous proposons dans ce travail d'étudier la dynamique d'une *Fabacaeae* de la zone aride, menacée de disparition. Il s'agit d'*Acacia tortilis* ou Gommier, qui, rappelons-le forme exclusivement la strate arborée à caractère pseudo-savanien dans la zone de Bled Talah (zone du Bou-Hedma).

Considérant l'impact de ce peuplement d'*Acacia tortilis* dans l'amélioration de la biodiversité, la protection de ce patrimoine paraît d'une importance particulière. C'est dans cet objectif que ce milieu fût d'ailleurs protégé depuis 1936.

Toutefois, en dépit de son intérêt biologique et écologique, et si la plupart des travaux ont porté sur des aspects phénologiques et écophysologiques, cette espèce reste jusqu'à présent peu connue, en particulier au niveau de la dynamique de son peuplement, ainsi que concernant ses aptitudes à la régénération naturelle. La connaissance de la structure de ce peuplement naturel s'avère donc essentielle pour la compréhension de sa dynamique (régressive ou progressive).

C'est dans ce contexte que notre étude s'intègre et dont l'objectif est d'évaluer la dynamique de cette espèce dans son milieu naturel, et de chercher les causes possibles explicatives de cet état de la forêt.

Nous présentons ainsi, dans une première partie, une synthèse bibliographique, où nous avons cadré le sujet, en rappelant des notions générales, liées à la dynamique et aux structures des peuplements naturels, ainsi que les travaux réalisés sur le taxon étudié. L'accent est mis aussi sur le rôle des interactions biotiques (compétition, facilitation, allélopathie) dans la structuration et le fonctionnement de l'écosystème. Dans la seconde partie, nous présentons un aperçu sur les spécificités écologiques du milieu aride en Tunisie, région où se sont déroulées nos investigations, ainsi que les caractéristiques biologiques de l'espèce étudiée.

La troisième partie du mémoire est consacrée aux principaux résultats obtenus et à leur discussion. Celle-ci est structurée en 3 sous-parties. Dans la première nous avons cherché à comprendre la dynamique du peuplement d'*Acacia tortilis* à travers l'étude de sa structure ainsi que l'effet de la protection. La seconde vise à l'étude des réponses des espèces des zones

arides à l'environnement et aux interactions biotiques, alors que la troisième s'intéresse aux effets environnementaux et biologiques des espèces fondatrices ou clé de voûte des zones arides Tunisiennes.

**PREMIERE PARTIE : PRESENTATION DES
CONCEPTS & DE LA LITTERATURE**

CHAPITRE I : DYNAMIQUE DU COUVERT VEGETAL ET ECOLOGIE DE LA RESTAURATION

1. Séquences de la végétation

La notion de dynamique des peuplements végétaux est considérée comme incluant à la fois les divers changements que subit un milieu donné, principalement dans sa composition floristique et dans les types de végétation, ainsi que le déroulement plus ou moins rapide dans le temps de ces mêmes changements (Finegan 1984; Le Houérou & Le Floch 1995). La dynamique de la végétation désigne le processus de changement dans le temps de la composition et de la stratification floristique d'une station, après qu'une perturbation ait détruit partiellement ou totalement l'écosystème préexistant. Les modifications liées à la dynamique interne de l'écosystème et celles corrélatives du milieu sont prises en compte dans les études de la succession végétale (Lepart & Escarre 1983). Ces auteurs soulignent que la notion de succession comprend aussi les modifications de la végétation, produites par des perturbations récurrentes, souvent d'origine anthropique (succession régressive). Même dans le cas d'absence des causes de dégradation, la plupart des écosystèmes ne peuvent retourner à un état antérieur lorsqu'ils ont franchi certains seuils d'irréversibilité, qu'en cas d'interventions volontairement réalisées pour corriger les changements, qui ont conduit à ce franchissement (Le Floch & Aronson 1995). Dans ce contexte, Clements (1916) distingue deux modalités de succession végétale:

- La succession végétale primaire, qui correspond à la dynamique d'occupation des êtres vivants, d'un espace où le substrat est à nu.
- La succession végétale secondaire qui correspond au processus de reconstitution de la végétation, après destruction totale ou partielle d'une communauté végétale préexistante.

Dans les deux cas le milieu est modifié au cours du temps en relation avec les changements de végétation.

Dans les pays tempérés, la dynamique de la végétation peut comporter, le plus souvent, une succession d'espèces prévisibles à court et à moyen terme, partant des formations basses et aboutissant ultérieurement à une forêt (Bendali 1987). Il n'en est pas de même dans les régions arides méditerranéennes, où le manque d'eau est habituellement considéré comme étant responsable de l'évolution régressive du couvert végétal (Kassas 1968). Certains auteurs (Telahigue 1976; Floret & Pontanier 1982; Telahigue *et al.* 1987) soulignent que l'évolution

progressive du couvert végétal, à court et à moyen terme en zones arides et désertiques tunisiennes, paraît étroitement liée au seuil de dégradation à partir duquel les causes de perturbation disparaissent. Il apparaît donc, que l'allègement des pressions anthropozoïques, qui s'exercent sur le milieu naturel dans les zones arides (défrichement, surpâturage), peut conduire à une dynamique progressive (succession évolutive) du couvert végétal. Le Houérou & Le Floc'h (1995) estiment que la dynamique peut être régressive par dégradation (cas d'un impact élevé de l'homme), ou progressive par reconstitution artificielle (cas d'un milieu soustrait à l'action de l'homme). A titre d'exemple, après abandon de la culture, la restauration de la fertilité des terres dans les jachères s'accompagne d'une modification de leur composition floristique; c'est d'après Pontanier & Roussel (2000) la succession post-culturelle. Ces deux derniers auteurs ont montré que la mise en culture, qui fait disparaître la végétation reconstituée, favorise l'apparition de végétation adventice et messicole, dont certaines espèces constituent les témoins d'un début de dysfonctionnement du système écologique, ou encore indiquent des types de carences édaphiques. On cite à ce propos l'exemple d'*Artemisia campestris* en zone aride tunisienne.

Lepart & Escarré (1983), puis Floret & Pontanier (1993) présentent une synthèse des modèles régissant la succession (Connell & Slayter 1977):

- Le modèle de facilitation : l'installation d'espèces transitoires est permis seulement s'il y a eu une amélioration de l'environnement par les espèces pionnières;
- Le modèle de « tolérance » : les espèces transitoires s'installent indépendamment de l'influence sur le milieu des espèces pionnières car elles sont plus efficaces que les colonisatrices pour exploiter les ressources du milieu;
- Le modèle d'inhibition : certaines espèces empêchent l'installation d'autres espèces (compétition pour les ressources, phénomène d'allélopathie). Le développement des ligneux rejetant des souches, ou celui des espèces pérennes, peut devenir suffisant pour limiter l'installation des espèces suivantes. Ces dernières doivent être très tolérantes puisqu'elles doivent survivre jusqu'à la disparition des espèces pionnières à la suite des perturbations ou de leur sénescence. Elles pourront alors enfin se développer suite à l'augmentation des disponibilités des ressources. Ce modèle conduit au remplacement d'espèces à durée de vie courte par des espèces à durée de vie plus longue. Ce dernier modèle peut se traduire par des blocages à des stades juvéniles, comme ils ont été observés par Telahigue *et al.* (1987) en zone aride tunisienne.

Pour mieux comprendre la dynamique du couvert végétal, exprimée par la cinétique des successions dans le temps, il est nécessaire de rappeler les notions de résilience, de séquence

de la végétation et de la vitesse de cicatrisation (Daget & Godron 1995). Rappelons que la résilience est définie comme étant la faculté d'un système écologique ayant été soumis à des perturbations, de reconstituer sa physionomie initiale après une durée d'arrêt de ces perturbations (Noy-Meir & Walker 1986). Le succès de ces actions exige que les écosystèmes concernés ne se trouvent pas dans un état de dégradation, empêchant leur régénération. En effet, il a été démontré que chaque écosystème est caractérisé par un seuil de dégradation, à partir duquel, même en cas de disparition de la perturbation, le retour à un état antérieur ne peut être que très lent (Ferchichi 1999). Quand ce seuil est atteint, le retour vers un écosystème productif nécessite une très forte intervention humaine, qui s'appuie sur la réactivation du fonctionnement hydrique du sol, la reconstitution du stock de graines du sol, la réintroduction d'espèces pastorales et aussi, la collaboration des agropasteurs (Ferchichi 1994, 1995).

La cinétique de la végétation est souvent cartographiée sous la forme des séries de végétation. Cette notion est opérationnelle pour les landes et les forêts, les terres cultivées, les prairies et les pelouses, et ce plus spécialement, dans les régions méditerranéennes et tempérées (Daget & Godron 1995). Elle concerne différents stades évolutifs, dont la succession est prévisible et produisant des séries de végétation (Tilman & Dowing 1994; Terriz *et al.* 1985; Valentine *et al.* 1997). Les unités ainsi définies nommées séquences, et chacune d'elles prend le nom de l'espèce dominante, dans le dernier des stades prévisibles (Daget & Godron, 1995).

Selon Lepart & Escarre (1983), ce processus et son aboutissement final, le climax, sont les conséquences d'une dynamique progressive du couvert végétal.

D'après Le Houérou & Le Floc'h (1995), une série de végétation est une suite de communautés végétales, susceptibles de se remplacer selon un ordre déterminé, depuis un état stable initial, peu influencé par l'homme, jusqu'à des communautés très fortement affectées, telles que les champs cultivés par exemple.

Une très bonne vue globale de la succession dans l'ensemble de la zone aride (100-400 mm) Nord-africaine est donnée par Le Houérou (1981).

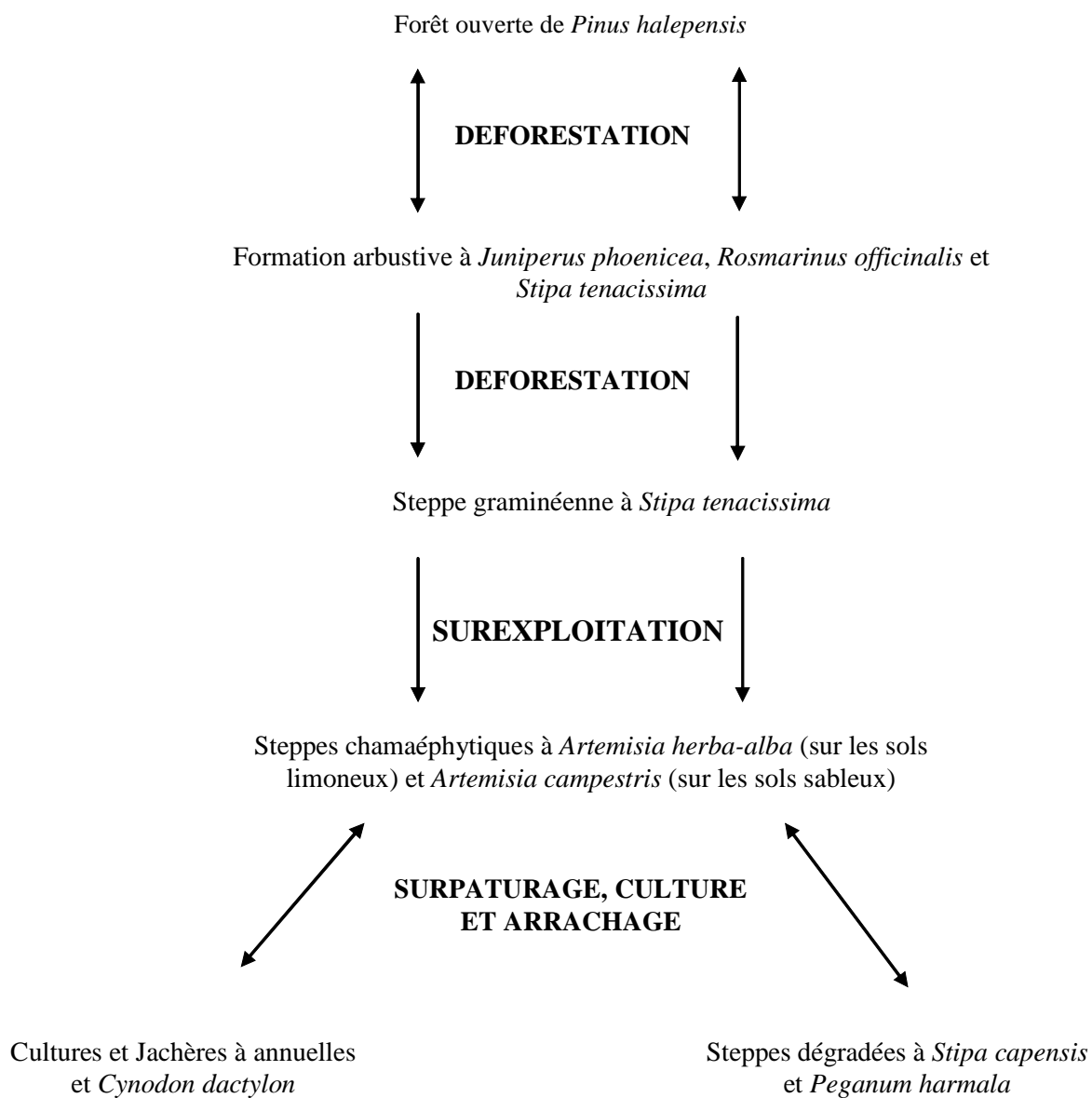


Figure 1. Dynamique de la végétation en zone aride Nord-africaine (Le Houérou, 1981)

2. Le concept d'espèces clés de voûte ou espèces fondatrices : est-il pertinent en zone aride tunisienne ?

Le concept d'espèce clé de voûte est considéré comme étant relativement récent, et son emploi devient de plus en plus fréquent avec le progrès de la restauration écologique.

Dans une excellente synthèse bibliographique, Jauffret (2001), a évoqué les bases et les fondements de ce concept. Dans cette synthèse, l'auteur pense que les écologues ont, très tôt, proposé l'hypothèse selon laquelle certaines espèces dites « espèces clés de voûte » ou [*keystone species* (Paine 1969)] ont un rôle plus important que les autres dans les communautés. Roughgarden (1983) définit une espèce clé de voûte comme « a species whose removal leads to a still further loss of species from the community ». Il faut noter que cette définition inclu les espèces clés prédatrices et compétitrices. Tous les auteurs s'accordent à dire que la disparition des espèces clés de voûte peut gravement altérer la structure et la dynamique des systèmes écologiques (Brown & Heske 1990; Power *et al.* 1996). Généralement, les espèces végétales qui retiennent en premier l'attention des recherches sont les espèces physionomiquement dominantes. Il est bien concevable que les espèces pérennes les plus abondantes pourraient jouer un rôle majeur dans le contrôle des trajectoires de beaucoup de communautés et dans les processus dynamiques des écosystèmes. Ces espèces sont souvent cruciales dans le maintien de leurs communautés puisqu'elles assurent les principaux flux d'énergie et la structure tridimensionnelle qui supporte et soutient les autres organismes (Power *et al.* 1996). Le débat reste ouvert et pour ces auteurs, les espèces clés de voûte ne sont pas nécessairement les espèces dominantes. Certains travaux montrant même que les espèces rares peuvent avoir un impact plus important que les espèces communes (Tanner *et al.* 1994). Power *et al.* (1996) considèrent une espèce clé de voûte dont l'impact dans une communauté ou un écosystème est large, et disproportionné en regard de son abondance. En outre, une espèce n'est pas clé de voûte à toutes les échelles d'espace et de temps, et son rôle varie tout au long de la succession végétale. Ceci signifie qu'une espèce est clé de voûte uniquement sous certaines conditions, par exemple pour un stade de succession donné, et que son rôle varie suivant le stade de dynamique.

Le problème résulte, en réalité, de la difficulté d'identifier les espèces clés de voûte (Bond 1993), et plus globalement de déterminer et quantifier le rôle d'une espèce donnée dans une communauté donnée. Une voie d'expérimentation envisagée et utilisée est la manipulation de la densité des individus d'un taxon dans une communauté et d'observer ce qui se passe durant une longue période.

En théorie, les espèces clés de voûte peuvent être détectées à travers une variété, ou mieux, une combinaison d'approches, qui incluent les observations de l'histoire naturelle des écosystèmes, les reconstitutions historiques, les études comparatives, les manipulations expérimentales *in situ* ... Le moyen le plus efficace de mettre en évidence l'existence d'espèces clés, sont les expériences de déplacement ou destruction totale (*removal experiemts*), mais aussi les plus difficiles à mettre en place.

Pour Aronson & Le Floch (1993a) une espèce clé de voûte est : « *a species critical to ecosystem structure and fonctionnig* ». Ces auteurs ont déjà envisagé d'identifier ces espèces, afin de réorienter la trajectoire d'écosystèmes perturbés et dégradés comme le suggérait Simberloff (1990), par réintroduction minutieuse et augmentation de la densité des espèces clés de voûte. Les espèces clés de voûte seraient logiquement les premières candidates pour la réintroduction expérimentale d'espèces dans les écosystèmes dégradés. Une fois que le seuil d'irréversibilité est franchit, la réintroduction des espèces présumées clés de voûte serait la méthode la plus simple de redémarrage vers un état plus favorable (Aronson & Le Floch 1993b). Cependant, ces réintroductions doivent concerner des espèces autochtones, dont le rôle majeur et bénéfique pour les écosystèmes a été reconnu. Il faut prendre garde à la réintroduction d'espèces allochtones, qui pourraient avoir un impact dramatique (*invaders species*).

En guise de conclusion, le concept d'espèces clés de voûte est né et de nombreuses espèces clés ont été identifiées dans différents groupes taxonomiques et différents types d'habitats. Cependant, il est nécessaire de développer un schéma conceptuel général qui permettrait de prédire quelle sorte d'organismes joue le rôle d'espèce clé dans différents types d'écosystèmes (Brown & Heske 1990), et quelles sont celles qui oeuvreraient en faveur d'une restauration des terres dégradées.

Il existe en fait différents types d'organismes et d'interactions entre les espèces clés de voûte et les autres espèces de la communauté. Il est possible de distinguer les espèces clés prédatrices (*keystone predator*), les espèces clés proies (*keystone prey*), les espèces clés hôte (*keystone hosts*) et les espèces modifcatrices du milieu [*keystone modifiers* (Mills *et al.* 1993)]. Les études ont été jusqu'alors focalisées essentiellement sur l'étude des animaux. Qu'en est-il pour les végétaux ?

La notion d'espèce fondatrice « *foundation species* » est née vers les années 1970. Dayton (1972) définissa l'espèce fondatrice comme étant celle qui définit la structure de la communauté par la création des conditions stables pour d'autres espèces voisines.

Power *et al.* (1996) in Whitham *et al.* (2003) définissent l'espèce clé de voûte "keystone species" comme étant: A species "whose impact on its community or ecosystem is large, and disproportionately large relative to its abundance" alors que l'espèce fondatrice ou dominante Species that "dominate community biomass and have total impacts that are large, but not disproportionate to their biomass"

De nos jours, dans les études écologiques, c'est la notion d'espèce fondatrice qui est largement utilisée (Whitham *et al.* 2003; Barchuck *et al.* 2005; Ellison *et al.* 2005; Sthultz *et al.* 2007). Ainsi certains auteurs voient que la notion d'espèce clef de voûte est essentiellement propre pour le domaine du monde animal.

3. Valorisation et usages de la végétation naturelle

Dans les zones semi-arides, la végétation spontanée constitue la base de l'alimentation des troupeaux. Les espèces ligneuses vivaces présentent une phase végétative plus longue que celle des espèces annuelles. Par ailleurs, les espèces ligneuses constituent pour l'alimentation animale un intérêt majeur en raison de la quantité (Le Houérou 1981) et de la qualité fourragère de leur production (Bille 1977; Le Houérou 1981).

En plus de la précarité des conditions climatiques, l'accroissement progressif et la diversification récente des activités humaines en Tunisie aride ont créé depuis quelques décennies une pression nouvelle et supplémentaire, introduisant un risque de dégradation édaphique et végétale (Floret & Pontanier 1982; Le Houérou 1995; Chaieb *et al.* 1996; Chaieb & Boukhris 1998).

Suite à la surexploitation, la végétation naturelle en zones arides se transforme continuellement. Théâtre de profondes mutations sur le plan social et économique (processus de sédentarisation, mutations foncières), les causes de cette perte sont principalement le labour, le surpâturage, et à moindre degré, l'arrachage des ligneux (pour le bois de chauffage et les plantes à fibre).

Le labour provoque la destruction des espèces pérennes, même celles à fort système racinaire. En contrepartie, la mise en culture brise la pellicule de battance et permet une meilleure infiltration de la pluie; les espèces annuelles ont des conditions de germination et de pousse meilleures que dans la steppe. Malheureusement, ces annuelles ne subsistent que durant une courte période de l'année, et sont de ce fait incapables de fixer le sol.

Le surpâturage réduit le couvert végétal et la biomasse des plantes pérennes, ce qui n'est pas trop grave tant que les espèces restent denses, et conservent un bon potentiel de régénération.

Si le surpâturage se prolonge, les meilleures espèces pastorales disparaissent (en général les *Poaceae* et les *Fabaceae*). En outre, le désir permanent des populations locales d'accroître l'effectif des troupeaux, entraîne une augmentation de la charge animale et provoque une forte perturbation des écosystèmes pastoraux de la Tunisie aride (Chaieb *et al.* 1991).

L'arrachage des ligneux pour le bois de chauffage est un phénomène sélectif. Certains sont plus appréciés que d'autres, et on les transporte fort loin (cas du *Calligonum* en région saharienne). Cependant, l'absence quasi-totale d'arbustes sur la steppe, n'a sans doute pas d'autre origine. Signalons aussi l'arrachage également sélectif de l'Alfa (*Stipa tenacissima*) pour la sparterie, et surtout pour la fabrication du papier.

La diversité et l'intensité des facteurs de dégradation en milieux arides, comme la Tunisie méridionale, en font des milieux fragiles. En plus des contraintes climatiques et édaphiques particulières, l'introduction de nouvelles pressions, essentiellement anthropiques, détermine des déséquilibres qui affectent rapidement la diversité de ces écosystèmes, et causent l'extension des paysages désertiques, par réduction du potentiel productif des terres (Le Houérou 1992).

Conséquence de la réflexion engagée sur l'importante dégradation et le risque de la désertification dans ces milieux, le besoin de leur restauration réapparaît comme une préoccupation mondiale (Young 2000).

4. Cartographie de la végétation naturelle

Les systèmes d'informations géographiques (SIG) sont de plus en plus utilisés dans la spatialisation de la végétation, et l'analyse de la dynamique en fonction des facteurs de répartition climatiques, physiques et anthropiques (Baker 1999; Issoufou 2004b). L'intégration de la dimension spatiale dans les changements à court, moyen et long termes de la végétation en réponse aux divers facteurs de pression est un préalable obligatoire à l'application à tout aménagement écologique (Gardner *et al.* 1996; Keane & Finney 2002). Le SIG semble être prometteur pour établir un lien entre l'écologie de terrain et les modèles conceptuels. Cette approche intègre les conditions environnementales en utilisant les unités naturelles telles que les zones des parcours ou les unités du sol (Plant *et al.* 1999). Des indices peuvent être inclus dans un SIG pour déterminer les zones où les impacts des changements climatiques et/ou des activités humaines, comme la dégradation des ressources pastorales, sont le plus susceptibles de se produire, et où la dégradation aurait des impacts socio-économiques significatifs. Cela permet de fournir des réponses et des solutions spatialisées

réelles. L'abstraction de patrons de réponses généraux, qui, bien qu'ils soient utiles, ne permettent pas d'apporter des réponses concrètes à un problème géographiquement délimité (Friedel 1994). Le SIG constitue également le point de rencontre entre l'écologie et l'imagerie spatiale ou aérienne.

La télédétection permet de faire des observations directes des surfaces du sol à des intervalles fréquents et réguliers, permettant ainsi la cartographie et la surveillance des changements d'occupation et d'utilisation du sol, selon une variété d'échelles spatiale et temporelle. Les applications de la télédétection incluent aussi l'inventaire des ressources des écosystèmes pastoraux, les changements de la végétation à travers le calcul des indices de réflectance, la surveillance de l'érosion du sol et la détection des événements épisodiques. En plus de l'imagerie satellitale, la photographie aérienne fut aussi dans le proche passé, une méthode utile dans la collecte d'informations au niveau des parcours. Le vol de reconnaissance systématique est la méthode la plus connue et la plus utilisée (Fensham *et al.* 2003). Elle emploie une combinaison de photos ou d'images vidéo et des observations visuelles pour l'estimation de la distribution spatiale de la population humaine, de la faune et de la flore (Norton-Griffiths 1988). Cette méthode constitue un moyen rapide et relativement peu coûteux d'acquisition d'échantillons systématiques d'imagerie et d'observations de terrains (Hassan & Hutchinson 1992).

5. Notion de restauration écologique en milieu aride

La restauration désigne le rétablissement de la biodiversité, de la structure et le fonctionnement des écosystèmes, présentant encore un niveau suffisant de résilience pour que l'intervention de l'homme soit, si possible, limitée à une diminution, puis un contrôle de son niveau de pression (Aronson *et al.* 1995)

La restauration de l'écosystème s'effectue selon une trajectoire, qui peut être partiellement différente de la situation avant dégradation, communément désignée par écosystème de référence.

Parmi les techniques essentiellement utilisées dans les programmes et stratégies de restauration en zone aride, on cite la mise en défens (Le Houérou 1995b). Cette dernière est définie comme la protection d'un territoire ou d'une parcelle contre l'homme et/ou les animaux. Elle peut être temporaire ou de longue durée. La mise en défens temporaire dont la durée varie de 1 à 16 mois, a pour objectifs la constitution des réserves fourragères sur pied, et l'entretien de la flore, à travers l'installation des jeunes plantules, et la montée en graines

des annuelles et des pérennes. La mise en défens de longue durée (2 ans ou plus) s'applique lorsque les parcours sont fortement dégradés. La durée de la mise en défens est donc fonction des buts poursuivis (reconstitution des réserves, installation des jeunes plantules ou restauration du tapis végétal) et des conditions climatiques de la zone considérée. Sous bioclimat aride, cette durée dépend essentiellement de la quantité de pluie succédant la protection, l'état initial de la végétation, en particulier le stock du sol en semences et de l'étendue relative de la zone dégradée, par rapport à la steppe environnante et bon état (Floret & Pontanier 1982). Cependant, la mise en défens, pour être efficace, ne doit pas être prolongée de manière considérable, car elle peut constituer un gaspillage de biomasse et par conséquent avoir un effet inverse.

Généralement, l'effet de la mise en défens sur les attributs vitaux de la végétation se traduit par une amélioration de la production de semences (Berkat 1986; El Nrabti 1989) et de la démographie (Mc Naughton 1983; Milton *et al.* 1994). Les effets sur la densité de la végétation sont assez mitigés, et dépendent des conditions, des sites et des facteurs intrinsèques des plantes (Avery *et al.* 2000; Graham 2000). De son côté, Laouali (1993) rapporte que la mise en défens entraîne une diminution de la densité d'Armoise, alors que Berkat (1996) signale un accroissement de la densité, suite à une mise en défens de 17 ans.

L'impact de la mise en défens sur la dynamique des communautés végétales demeure discutable. Certains auteurs (Floret 1981; Le Houérou 1995b) révèlent que la mise en défens se traduit par un accroissement spectaculaire du recouvrement des espèces annuelles et pérennes, du moins au cours des premières années. D'autres auteurs rapportent des différences non significatives du recouvrement végétal entre les zones protégées et celles soumises à la pâture légère (Rice & Westoby 1978; Brady *et al.* 1989). Selon Grouzis (1988), la protection engendre une augmentation de l'hétérogénéité et du recouvrement, et permet l'extériorisation des phénomènes de compétition interspécifique.

Dans les régions arides, caractérisées par une forte variabilité climatique, l'effet de la protection dépend surtout de la pluviométrie, puisque l'eau demeure le facteur le plus déterminant de la dynamique de la végétation au sein de ces écosystèmes (Garden *et al.* 2000; Mata *et al.* 2000). La diversité spécifique au sein de la mise en défens varie d'une campagne à l'autre suivant les précipitations (Omar, 1990). Concernant le milieu physique, la régénération sur les sols sableux est plus importante que sur les sols limoneux ou gypseux, où elle apparaît lente voire nulle (Floret & Pontanier 1982).

D'après le Houérou (1991), la mise en défens n'est pas toujours efficace en particulier dans les cas suivants :

- Lorsque le milieu est très dégradé et que les porte-graines d'espèces pionnières utiles ont disparu et/ou que la surface du sol est scellée par les pellicules de battance ;
- Lorsqu'il existe une croûte biologique qu'il faut briser ;
- Lorsque la zone dégradée est envahie par des espèces exotiques, agressives et rudérales ;

Les nouvelles techniques d'aménagement des parcours ne sont souvent que des versions améliorées des pratiques traditionnelles. La technique de la rotation des parcours est certainement le meilleur exemple. Cette technique est largement utilisée dans le monde, à la fois des parcours en bon état et sur ceux qui ont été restaurés par la mise en défens. La rotation des parcours consiste en une pâture restreinte des sites aménagés. Les zones mises en défens sont ouvertes, puis fermées aux troupeaux pendant une période donnée et un temps bien limité. Les auteurs s'accordent sur le fait que les facteurs jouant un rôle capital dans le succès de cette technique sont, la fréquence et la pression de pâture (nombres d'animaux, durée de pâturage, la superficie du parcours) (Taylor *et al.* 1993a; 1993b; Williams *et al.* 2003). La pâture ne doit pas par exemple coïncider avec la floraison des annuelles et des pérennes. La rotation assure une meilleure couverture du sol (Gutman, 1978; Seligman & Perevolotsky 1994; Manley *et al.* 1997) et améliore la phytomasse (Gutman & Seligman 1979; McNaughton 1984; Barnes & Dempsey 1993). Le Houérou (1969) estime que l'application de la technique de rotation permet une production plus élevée et plus soutenue dans le temps qu'une exploitation continue.

Quelque soit la technique de restauration utilisée, Le Houérou (1995a) et Aronson *et al.* (1995) indiquent que lorsque la pression exercée sur un écosystème a été trop intense, ou trop longtemps maintenue, celui-ci est alors susceptible de ne plus présenter de capacité dynamique suffisante pour que la seule diminution de la pression humaine lui permette de se restaurer. La dynamique est dans ce cas devenue nulle ou interrompue, et bloquée à un niveau ou sur une trajectoire différente de celle de l'écosystème de référence. Une intervention humaine est alors nécessaire pour faire évoluer l'écosystème, soit en le replaçant sur une trajectoire favorable (réhabilitation), soit en le consacrant pour un nouvel usage (réaffectation).

CHAPITRE II : RAPPEL SUR LES STRATEGIES FONCTIONNELLES ET INTERACTIONS BIOTIQUES AU SEIN DES COMMUNAUTES VEGETALES

Les espèces végétales ne peuvent pas être adaptées à toutes les conditions environnementales (stress, perturbation, compétition...). Dans ce contexte, différents modèles de stratégies végétales ont été proposés dans la littérature, afin d'expliquer et prédire la distribution des espèces, le long de gradients environnementaux.

- ***Stratégies de type r-K***

Le modèle de sélection r-K fut proposé par MacArthur en 1967, et a été conçu initialement pour être applicable à tous les êtres vivants. Ce modèle est connu sous le nom de stratégies démographiques. Si les facteurs du milieu fluctuent de façon aléatoire entre des limites imprévisibles, le biotope sélectionne des espèces qui optimisent la productivité au détriment de l'aptitude à survivre, adaptation qui ne leur servirait à rien puisque les conditions de succès sont éphémères ; ce sont des stratégies « r ».

Ce modèle permet de distinguer les espèces à sélection r, qui favorisent la production (haut taux de reproduction, croissance rapide, maturité sexuelle précoce, durée de vie courte,...). Les espèces à sélection K privilégient la maintenance de l'individu (grande taille, croissance lente, longue durée de vie, maturité sexuelle tardive,...). Les stratégies r se retrouvent surtout dans les milieux plus instables et/ou imprévisibles, à l'inverse des stratégies K qui sont caractéristiques des milieux plus stables et/ou prévisibles.

- ***Triangle de Grime***

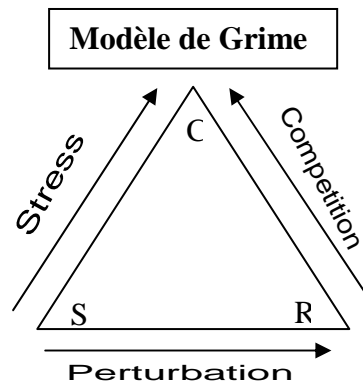
Le modèle de stratégies écologiques proposé par Grime (1974, 1979) postule que le stress et les perturbations constituent deux types de contraintes environnementales, qui affectent les végétaux dans un milieu. En 1974, Grime définit la perturbation comme « *un mécanisme qui limite la biomasse d'une plante, en causant sa destruction partielle ou totale* », et il définit le stress comme « *un facteur qui limite la vitesse de production de biomasse* ». La végétation ne peut se développer que dans l'aire de son triangle. Grime identifie trois stratégies primaires :

- Les espèces tolérantes au Stress (S) qui dominent dans les milieux stressés. Généralement, ce sont des espèces de petite taille, possédant une croissance lente et une faible allocation à la reproduction et à la croissance.

- Les espèces Compétitrices (C) dans les habitats productifs et peu perturbés. Ces plantes ont une forte capacité compétitive, se traduisant par une bonne acquisition des ressources souterraines et aériennes (espèce également de grande taille et à forte croissance).

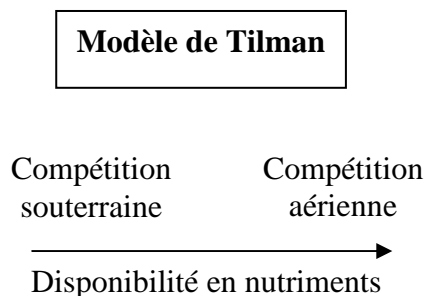
- Les espèces Rudérales (R) dans les milieux fertiles mais fortement perturbés. Elles ont une durée de vie courte, une croissance rapide, et allouent vers la reproduction (forte production de graines), la colonisation du milieu et la croissance.

Selon Grime (1979), les perturbations et les stress sont omniprésents dans la dynamique des systèmes écologiques et ceci sur toutes les gammes d'échelle de temps et d'espace. Bien que le concept de perturbation soit au centre de l'écologie des communautés, la définition de la perturbation n'est pas si évidente. Selon Grime (1979), la perturbation correspond aux « *mécanismes qui limitent la biomasse végétale en causant sa destruction partielle ou totale* ». Dans son triangle de stratégie, Grime considère que la perturbation (au même titre que le stress et la compétition), conduit à une modification des traits fonctionnels des espèces, suite aux changements des conditions environnementales. De leur côté, White & Pickett (1985) définissent la perturbation comme étant « *a disturbance is any relatively discrete event in time that disrupt the ecosystem, community or population structure and changes resources, substrate availability or physical environment* ». A l'inverse de la perturbation, le stress est défini comme une contrainte qui limite la vitesse de production de la matière sèche sans provoquer la destruction de biomasse. Son action peut se prolonger dans le temps (Grime 1979). Le stress peut se traduire par un manque (ou excès) de lumière, d'eau, de minéraux ou de chaleur qui va réduire la productivité photosynthétique. Il est parfois difficile de définir s'il s'agit d'une perturbation ou d'un stress. Par exemple, lorsque la perturbation devient structurelle (ex : pâturage) certains auteurs considèrent qu'il s'agit d'un stress, de même lorsque le stress est aléatoire (ex : haute température), alors le stress se transforme en perturbation (Levêque 2001). Les facteurs abiotiques, qu'il s'agisse de perturbation ou de stress, peuvent être classés en facteurs directes ou complexes (Austin 1980). Les facteurs directs sont des facteurs micro-écologiques (proximaux) comme par exemple les ressources (ex : azote, eau) ou la température, et vont agir directement sur la physiologie des plantes. Les facteurs environnementaux complexes, quant à eux, sont des facteurs macro-écologiques qui n'ont pas d'effets directs au niveau physiologique et intègrent un ou plusieurs facteurs directs. C'est le cas par exemple de l'altitude, la roche mère, l'exposition ou la topographie.



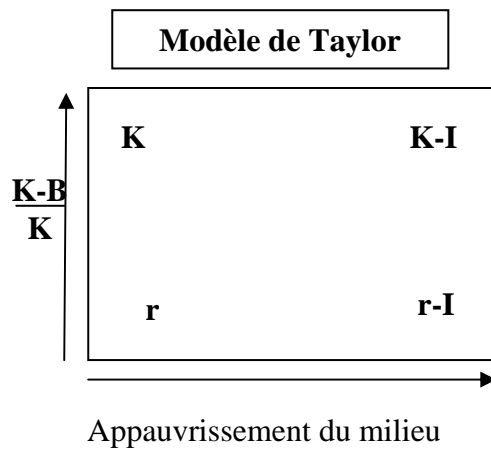
- **Modèle de Tilman**

Le modèle de Tilman (1985, 1990) s'oppose radicalement au modèle de Grime concernant le stress et la compétition. Pour Tilman, les espèces compétitrices correspondent aux espèces les plus aptes à abaisser le niveau de ressource, tout en tolérant au mieux ce niveau de ressource bas. Les plantes ainsi ne peuvent pas être compétitives pour toutes les ressources. Ainsi, en milieux peu productifs (niveau d'azote disponible faible), l'allocation des ressources et la compétition sont essentiellement racinaires. A l'inverse, dans les milieux riches (où la lumière devient le facteur limitant) l'allocation et la compétition sont aériennes. En dehors des milieux perturbés, la dominance d'une espèce est toujours expliquée par la compétition.



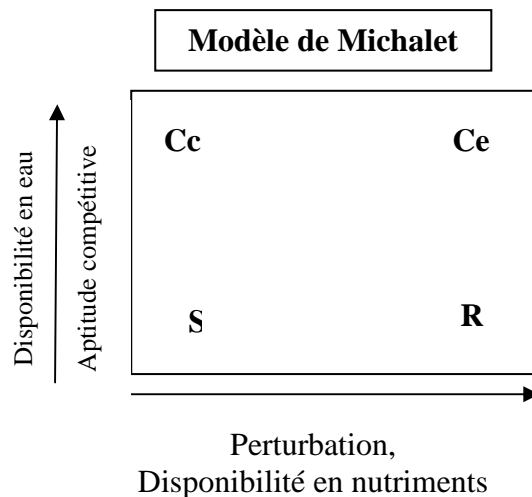
- **Modèle de Taylor**

Taylor *et al.* (1990) ont développé un modèle à quatre stratégies. L'abscisse de leur modèle correspond à un gradient d'appauvrissement du milieu (I), qu'ils rapprochent du gradient de stress de Grime (1974). L'ordonnée de leur modèle correspond à la distance entre la fertilité du milieu (K) et son utilisation nette par la végétation (B). Plus la perturbation est élevée et plus la distance relative $(K-B)/K$ est grande. Ils différencient quatre stratégies primaires en fonction de l'allocation des espèces aux différentes tactiques possibles (croissance, reproduction, structure et défense).



- **Modèle de Michalet**

Michalet (2001) a proposé de modifier le triangle de Grime en un carré de stratégies, afin d'y inclure un axe de disponibilité en eau. Il divise ainsi le pôle compétiteur de Grime en compétiteurs exploitatifs (Ce) dans les milieux très fertiles, et en compétiteurs conservatifs (Cc) dans les milieux pauvres en nutriments mais non limités en eau. Ce modèle rejoint le modèle de Tilman dans la mesure où la compétition reste constante le long du gradient de disponibilité en azote. Mais, conformément au modèle de Grime, la compétition augmente le long d'un gradient de disponibilité en eau.



Certaines interactions biotiques (compétition et facilitation) sont reconnues depuis longtemps, comme ayant un rôle clé dans la structuration, la composition et le fonctionnement des communautés végétales (Clements 1916; Tansley 1917; Elton 1927; Tansley 1935; Bruno *et al.* 2003).

1. Le concept de compétition

On parle de compétition, lorsqu'une plante a un effet négatif sur les performances (survie, installation, croissance ou reproduction) d'une autre plante. Cette compétition (intra ou inter spécifique) peut intervenir pour les ressources ou l'occupation de l'espace (Grime 1979). La compétition (interactions négatives) est depuis longtemps reconnue comme étant un facteur essentiel en écologie (Connell 1983; Schöner 1983; Goldberg & Barton 1992). Elle est au centre d'un long débat concernant les modèles de Grime et celui de Tilman. Ces deux auteurs s'opposent principalement sur la place accordée à la compétition le long du gradient de stress. Dans une synthèse sur les expérimentations portant sur la compétition, Golberg & Barton (1992) soulignent que le type d'approche expérimentale peut conduire à favoriser un modèle ou l'autre. Selon Michalet *et al.* (2002) et Liancourt *et al.* (2005a), le modèle de Grime serait confirmé le long de gradient de disponibilité en eau, alors que celui de Tilman serait plutôt confirmé le long de gradient de ressources en nutriments. Actuellement, il n'est plus question de départager ces deux théories, mais de chercher à les concilier (Craine 2005).

2. Le concept de facilitation

L'idée d'une interaction positive entre individus comme processus à part entière dans le fonctionnement des écosystèmes acquiert peu à peu une place que la compétition avait monopolisé dans la littérature écologique pendant plusieurs décennies. Ce changement de paradigme s'est opéré depuis une vingtaine d'années (Hunter & Aarssen 1988; Bertness & Callaway 1994, Brooker & Callaghan 1998, Bruno *et al.* 2003), et de nombreuses études (voir réfs. dans Callaway (1995)) se sont attachées à en démontrer la validité sur le terrain et au laboratoire. La mise en évidence d'une interaction positive démarre souvent par l'observation d'une distribution spatiale entre espèces, individus ou stades de vie, donc par l'existence d'une mosaïque végétale contrastée sur substrat initialement homogène. Cette étape permet la déduction de processus qui doivent ensuite être confirmés par des expérimentations. Ainsi, en zones arides, on pourrait croire qu'une compétition intense pour des ressources limitantes, à savoir l'eau (Noy-Meir 1973) et l'azote (Archer & Bowman 2002) d'une façon générale, mènerait à une distribution spatiale régulière des individus, suivant la loi d'auto-éclaircie (White & Harper 1970). Pourtant les structures agrégatives y sont fréquentes (Anderson, 1971; Fonteyn & Mahall, 1981; Phillips & MacMahon 1981; Schlesinger *et al.* 1990), sans même parler des végétations périodiques. Le terme de facilitation comprend une large gamme

de mécanismes modifiant la disponibilité des ressources. Une espèce ou un ensemble d'espèces peuvent par exemple modifier la disponibilité des ressources, soit localement, via une réduction du flux de chaleur latente (Slatyer 1961), la libération des éléments minéraux contenus dans la litière (Belsky 1994), la formation de dépôts éoliens (Leprun 1999), ou une altération du substrat, notamment par l'amélioration de la porosité du sol (meilleures infiltration (Slatyer 1961; Fournier & Planchon 1998) et rétention (Joffre & Rambal 1993), soit à plus large échelle, via une interaction avec le climat (Charney 1975; Zeng *et al.* 1999). Un autre mode d'action sur la disponibilité des ressources prend la forme de transferts non parasitiques entre plantes, par exemple via des remontées d'eau (*hydraulic lift*) (Horton & Hart 1998). Certaines formes d'interactions positives entre espèces peuvent se faire via d'autres niveaux trophiques, au travers d'une modification de l'action de la pédofaune, de l'action des herbivores ou des pollinisateurs, ou enfin aux dépens d'autres plantes, par exemple en diminuant la susceptibilité au feu via la réduction de la strate herbacée. Une conséquence théorique de l'existence de rétroactions positives des plantes sur le milieu postule que les écosystèmes peuvent alterner entre différents états stables et que des transitions (spatiales ou temporelles) abruptes peuvent avoir lieu entre ces états. L'idée est qu'un écosystème ne suit pas le même chemin (en termes de biomasse, de formes de vie dominantes, de cortège spécifique) lorsque l'on fait varier un paramètre environnemental clé, selon que la plante ou la végétation exerçant la rétroaction positive est présente ou non. Prenons le cas d'une espèce améliorant la disponibilité de l'eau dans son environnement. Si la pluviométrie régresse, la contrainte exercée sur l'écosystème sera plus forte en l'absence de la dite espèce. Par contre, en sa présence, le système pourrait maintenir un certain niveau de productivité, anormalement élevé, grâce au feedback de cette espèce. Si l'aridité venait encore à s'intensifier, l'espèce clé pourrait elle-même venir à disparaître, causant la perte de tout l'écosystème devenu dépendant. Cette transition brutale de l'écosystème lors d'un changement environnemental bénin peut aussi bien se concevoir spatialement, que temporellement, au travers de processus rapides de désertification (Kéfi *et al.* 2010). Les conséquences de l'inclusion de la facilitation dans la théorie écologique ne s'arrêtent pas là : tous les concepts fondateurs seraient à amender (Bruno *et al.* 2003). Ainsi, la niche réalisée peut-elle être plus large que la niche fondamentale, les populations peuvent montrer une dépendance positive aux hautes densités, l'exclusion compétitive peut être atténuée par les mutualismes, etc...

A l'heure actuelle, deux types de facilitation sont distingués; la facilitation directe et la facilitation indirecte. La facilitation est dite directe lorsque la plante nurse (également appelée

« *benefactor species* ») agit directement sur la plante cible par amélioration des conditions de l'habitat. Les mécanismes invoqués peuvent être une modification des ressources comme l'intensité lumineuse (Greenlee & Callaway 1996; Hastwell & Facelli 2003), l'humidité du sol (Joffre & Rambal 1993; Ludwig et al. 2004), ou la richesse en nutriments (Belsky 1994; Pugnaire *et al.* 1996). L'espèce nurse peut aussi affecter la structure physique de l'habitat en améliorant les températures (Valiente-Banuet & Ezcurra 1991), la structure ou texture du sol, ou encore en la protégeant de l'ensablement ou du vent (Gerdol *et al.* 2000). Lorsqu'un troisième individu (végétal ou animal) intervient pour modifier les interactions entre la plante nurse et la cible, on parle alors d'interaction indirecte (Corket 2001; Pages *et al.* 2006; Brooker *et al.* 2007; Anthelme & Michalet 2009).

3. Le concept d'allélopathie

La recherche des causes de l'échec (ou du succès) de la régénération naturelle a toujours représenté un axe majeur des recherches sur la dynamique végétale en milieu forestier. Dans ce cadre, à des explications impliquant surtout des mécanismes de compétition entre espèces (pour l'eau, la lumière, les éléments minéraux) ou de prédation des graines et des semis, ont succédé des hypothèses alternatives mettant en cause la présence dans le lit de germination de substances organiques toxiques, pouvant freiner ou empêcher le développement des semis (Fisher 1987): ces interactions biochimiques sont dites allélopathiques.

Rice (1984) définit le concept d'allélopathie comme étant « *Tout effet direct ou indirect, d'une plante (micro-organismes inclus) sur une autre, par le biais de composés biochimiques libérés dans l'environnement* ».

En agronomie comme en foresterie, la démarche scientifique utilisée pour mettre en évidence des phénomènes allélopathiques reste identique. Trois événements doivent se dérouler en séquence: i) tout d'abord la synthèse d'un composé phytotoxique par une plante; ensuite ii) la libération de cette toxine dans l'environnement et iii) la migration jusqu'à une plante cible avec finalement l'exposition de la plante cible à la phytotoxine, en quantité et temps suffisants pour en subir des dommages.

L'interaction entre plantes par l'intermédiaire de molécules chimiques ou allélopathie, suscite actuellement un intérêt grandissant. Une meilleure connaissance de ce phénomène pourrait offrir des perspectives intéressantes pour la gestion de la flore spontanée des parcelles cultivées, et ainsi contribuer à diminuer l'utilisation d'herbicides de synthèse.

Traditionnellement, l'observation sur le terrain des symptômes d'un phénomène allélopathique constitue la première étape de sa mise en évidence. En milieu forestier, cela va se traduire soit par l'absence ou la disparition des jeunes semis d'une essence, soit par la modification d'une communauté végétale soumise à l'influence de la canopée.

La deuxième phase concernera l'identification des molécules impliquées dans ces interactions, par l'analyse biochimique des feuilles, des racines, des fruits, etc. Ces molécules appartiennent le plus souvent à la classe des métabolites secondaires, c'est-à-dire des molécules a priori inutiles à la plante à l'échelle cellulaire, mais impliquées à l'échelle de l'organisme dans la communication avec l'environnement (pathogènes, herbivores, pollinisateurs, etc.). Ces composés extrêmement nombreux et diversifiés regroupent les terpènes, les composés azotés ou alcaloïdes, ainsi que les composés phénoliques.

Il est reconnu aujourd'hui que de nombreuses espèces végétales synthétisent et relâchent dans l'environnement des molécules capables d'influencer la germination et la croissance des plantes croissant dans leur voisinage: c'est ce qu'on appelle l'allélopathie (Macias *et al.* 1999). Ce phénomène pourrait jouer un rôle dans le caractère «envahissant» de certaines néophytes (Ridenour & Callaway 2001). L'allélopathie constituerait également un des aspects de la nuisibilité de certaines mauvaises herbes (Friebe *et al.* 1995) et elle est parfois suspectée d'être la cause des déboires rencontrés lors du semis directs: des molécules relâchées par les résidus de la récolte précédente sont phytotoxiques et interfèrent avec la germination des semences (Hicks *et al.* 1989). Plusieurs auteurs estiment que la maîtrise de ces phénomènes pourrait offrir des perspectives intéressantes pour la gestion de la flore spontanée des parcelles cultivées (Bhowmik & Inderjit 2003).

Pourtant, si l'allélopathie a fait l'objet de nombreuses études, sa réelle pertinence dans les systèmes agricoles reste controversée (Birkett *et al.* 2001). La discussion se nourrit notamment de la difficulté expérimentale de distinguer l'allélopathie de la compétition pour les ressources (Inderjit & Del Moral 1997).

4. Compétition & Facilitation le long des gradients

Les facteurs abiotiques environnementaux tiennent un rôle central dans les études et théories écologiques sur la structuration des communautés végétales (Schulze & Mooney 1993; Callaway & Walker 1997; Grime 1997). La mise en évidence d'interactions entre plantes est rendue délicate par la superposition d'effets antagonistes. Ainsi, compétition, facilitation et allélopathie se superposent-ils dans le bilan qui peut être fait de l'état ou de la distribution des

individus à un moment donné. Les études effectuées en supprimant expérimentalement l'un ou l'autre effet, en éliminant la compétition racinaire par exemple, donnent des résultats étonnants sur l'équilibre entre effets positifs et négatifs (Callaway 1995; Callaway & Walker 1997). Il est intéressant de noter que la facilitation semble prendre une part plus importante du fonctionnement des écosystèmes soumis à de fortes contraintes (Callaway & Walker 1997; Holmgren *et al.* 1997; Pugnaire & Luque 2001; Callaway *et al.* 2002; Maestre *et al.* 2003; Brooker *et al.* 2007).

Bertness & Callaway (1994) ont été les premiers auteurs à émettre l'hypothèse que la balance entre compétition et facilitation variait le long des gradients de stress et de perturbation. Selon ces auteurs, la facilitation serait le mécanisme dominant dans les communautés fortement stressées/perturbées alors que la compétition dominerait surtout dans les milieux productifs et stables. Si de nombreuses études ont pu vérifier le modèle de Bertness & Callaway (1994), notamment le long des gradients complexes et de gradients thermiques (Callaway *et al.* 2002), des études ont infirmé ce modèle (Davis *et al.* 1998a; Tielborger & Kadmon 2000; Maestre & Cortina 2004). Ces auteurs ont montré qu'il y avait une augmentation de la compétition le long de gradients de stress hydriques. Ces travaux ont fait l'objet d'un important débat (Maestre *et al.* 2005 ; Lortie & Callaway 2006; Maestre *et al.* 2006). Michalet *et al.* (2006) proposent un autre modèle, en complément de celui de Bertness & Callaway, dans lequel ils proposent que les interactions positives diminuent, pour finalement disparaître dans les milieux extrêmement difficiles en raison d'une diminution de la taille des nurses. Il n'y a plus une augmentation continue de la facilitation avec l'augmentation du stress. Il serait alors difficile de pouvoir distinguer les interactions positives des interactions négatives. L'effet de l'interaction est souvent mesuré en comparant les performances d'individus cibles en présence ou en absence de nurses. Ainsi, deux méthodes sont distinguées. On parle de méthode observationnelle « *observational method* » c'est lorsqu'on compare la performance de la cible en présence de la nurse et celle en situation ouverte « *open ou gap* »; contrairement à la méthode removal « *removal method* » où on compare souvent la performance de la cible en présence de la nurse, à celle où la nurse est arrachée. Lorsque la survie des individus avec voisin est meilleure que celle sans voisin, il y a facilitation; lorsque c'est l'inverse, il y a compétition. De nombreux indices ont été proposés dans la littérature pour calculer cet effet net (Weigelt & Jolliffe 2003). Parmi ces indices, on cite le « *Relative Competition Intensity* » (RCI, Wilson & Keddy 1986), le « *Log Response Ratio* » (lnRR, Hegdes *et al.* 1999), le « *Relative Neighbor Effect* » (RNE,

Markham & Chanway 1996), le « *Relative Interaction Index* » (RII, Armas *et al.* 2004), et plus récemment l'importance de la compétition (Cimp, Brooker *et al.* 2005), qui est considéré actuellement comme étant l'indice le plus intégrateur pour comprendre les variations d'importance des interactions biotiques dans les communautés végétales.

5. Interactions biotiques & restauration

Le récent regain d'intérêt pour les interactions positives a permis de mettre la facilitation sur le devant de la scène (Brooker *et al.* 2008). Du point de vue application, la facilitation se révèle également un outil très intéressant et innovant pour la restauration des milieux dégradés (Gómez-Aparicio *et al.* 2004; Young *et al.* 2005; Padilla & Pugnaire 2006; Gómez-Aparicio 2009) que ce soit dans les milieux méditerranéens (Buisson 2005), les forêts tropicales (Parrotta *et al.* 1997), les milieux quatiques (Halpern *et al.* 2007) ou les sites pollués (Frerot *et al.* 2006). La facilitation peut également être une technique intéressante dans les agrosystèmes pour augmenter la production et diminuer le stress.

En outre certains auteurs s'accordent sur le fait que la facilitation est un processus essentiel dans la structuration des écosystèmes, et son effet n'est pas limité à l'amélioration de la survie ou de la croissance des plantes (Callaway *et al.* 2002; Cavieres *et al.* 2006), mais également à l'enrichissement de la fertilité du sol, de la teneur en eau du sol ainsi qu'à la modification du substrat (Callaway 1995).

CHAPITRE III : LES EFFETS ENVIRONNEMENTAUX ET BIOLOGIQUES DES ESPECES FONDATRICES

1. Effets environnementaux des espèces fondatrices

Les espèces végétales ont une forte capacité de modifier les propriétés du sol, avec de fortes contributions à la séquestration du dioxyde de carbone (Lal 2003; Vagen *et al.* 2005) et à la dynamique évolutive de la structure et du fonctionnement de l'écosystème (Whitford 2002). En outre, pour assurer l'alimentation hydrique et minérale nécessaire à leur survie, les plantes sont capables de réduire la demande évaporative (Maestre *et al.* 2003; Valladares 2003), de s'approvisionner en eau, en nutriments et en sels solubles dans le sol (Noble *et al.* 1999), d'augmenter les taux d'infiltration de l'eau (Chirino *et al.* 2006; Gilad *et al.* 2007), et enfin de modifier le volume du sol pour l'enracinement (Viles 1990). Cependant, dans un milieu donné, les espèces végétales diffèrent entre elles dans leur capacité à modifier les propriétés du sol. L'impact d'une espèce végétale dépend de sa densité, de sa capacité à coloniser le milieu et de son taux de croissance (Young 1989; Jones *et al.* 1994; Gross *et al.* 2010), mais aussi de ses caractéristiques physiologiques telles que la capacité de fixer l'azote atmosphérique, de produire des effets allélopathiques, ou de déposer des sels solubles à la surface du sol (Spehn *et al.* 2002; Inderjit & Duke 2003; Lesica & DeLuca 2004).

Dans les zones arides, malgré le faible taux de productivité, les changements dans les propriétés du sol peuvent être très rapides (Albaladejo *et al.* 1998; Hibbard *et al.* 2001). Dans ces milieux, la précarité du climat ainsi que la sévérité des conditions du sol sont généralement défavorables à la croissance des plantes (Safriel *et al.* 2006). De ce fait, une petite modification des conditions d'un micro-habitat donné peut avoir de fortes répercussions sur le comportement des plantes voisines (Pugnaire *et al.* 1996a; Moro *et al.* 1997; Maestre *et al.* 2003b).

Parmi les problématiques qui s'imposent dans la plupart des études décrivant les effets des plantes sur les propriétés du sol en milieux arides, on cite celles qui concernent les études basées sur des observations plutôt que sur des expériences, empêchant de ce fait, l'établissement de véritables relations cause à effet (Binkley & Giardina 1998). Par exemple, les sols sous canopée peuvent présenter des propriétés différentes de celles des surfaces nues, même avant l'installation des plantes (Harper *et al.* 1965; Maestre *et al.* 2003c). Par

conséquent, des différences dans les propriétés du sol entre les deux sols, couvert et nu, ne pourraient pas être forcément dues à la présence de la plante (Michalet 2006.).

Une deuxième problématique, est celle de l'introduction des espèces exotiques. En effet, en colonisant de nombreux écosystèmes et communautés à travers le monde, les plantes exotiques ont souvent modifié les propriétés des écosystèmes, réduit la biodiversité, et modifié les régimes hydriques du sol (Vitousek 1990; Mack *et al.* 2000; Ehrenfeld 2003).

2. Effets biologiques des espèces fondatrices

En zones arides et semi-arides, il a été mis en évidence que les espèces ligneuses agissent fortement aussi sur la composition, la richesse et la diversité floristique du milieu (Akpo & Grouzis 2004). Dans ces régions, les interactions biotiques, sont largement décrites comme ayant un rôle clef dans la structuration, la dynamique et le fonctionnement des communautés végétales et des écosystèmes (Callaway 1995; Bruni *et al.* 2003). Pugnaire *et al.* (2004) soulignent que les interactions entre la strate arborée et la strate herbacée, dépendent étroitement de l'aptitude des différentes espèces végétales à modifier leur environnement.

Les interactions négatives reconnues encore sous le nom de compétition, peuvent être le résultat de la concurrence pour les ressources naturelles, de l'occupation de l'espace, des effets allélopathiques et de l'augmentation de la salinité du sol (Scholes & Archer 1997; Whitford 2002; Cortina & Vallejo 2004). Par contre, les interactions positives définissant le phénomène de la facilitation, peuvent être le résultat de la protection contre les agents phytopathogènes et les herbivores, de l'augmentation de la disponibilité des ressources et de l'amélioration des conditions édaphiques (Callaway 1995). En effet, en plus de leurs effets généralement positifs sur la fertilité et la structure physique du sol, les arbres réduisent directement le rayonnement solaire, l'évapotranspiration et par conséquent, la température du sol (Ludwig *et al.* 2004). Ces conditions favorables, revêtent une importance toute particulière dans les successions végétales primaires et secondaires, particulièrement dans les milieux peu favorables, où les communautés végétales sont soumises à de fortes contraintes environnementales (Whitford 2002).

A travers les écosystèmes du monde entier, les espèces ligneuses, et surtout appartenant à la famille des *Fabaceae*, sont à l'heure actuelle largement utilisées pour la restauration des écosystèmes arides (Munzbergova & Ward 2002; Gómez-Aparicio *et al.* 2004; Forti *et al.* 2006; Gómez-Aparicio 2009). La variabilité des traits fonctionnels, tels que la fixation de l'azote atmosphérique, la croissance rapide et la résistance aux stress permettent à ces espèces

de s'adapter à divers milieux écologiquement variables. Dans certaines régions, comme l'Afrique du Nord, ces espèces servaient généralement à divers usages, tels que le fourrage, le bois de feu, la construction, la clôture et l'ombrage (Le Houérou 1986).

DEUXIEME PARTIE : PRESENTATION DES ECOSYSTEMES

CHAPITRE I : BIOGEOGRAPHIE ET AIRE DE REPARTITION D'*ACACIA TORTILIS*

1. Rappel de l'origine du genre *Acacia*

Le genre *Acacia* Miller compte un nombre d'espèces relativement élevé: quatre cents espèces réparties dans les régions tropicales et subtropicales selon Perrot (1928), cinq cents selon Boulhol (1939), six cents selon Boudy (1950) et mille deux cents espèces selon Guinet & Vassal (1971), dont 60% en Australie.

2. Origine d'*Acacia raddiana*

Il y a 2500 ans, le climat du Sahara auparavant froid, s'est réchauffé. La mousson tropicale est remontée vers le nord, et les Acacias et autres espèces tropicales l'ont envahi (Quezel 1963). Il se forma dans cette immense savane, une chaîne de grandes forêts pures d'*Acacia* reliant les hauts plateaux algériens et leurs steppes à formation de Pistachier et de Jujubier aux régions soudanaises. Il en subsiste de nombreux témoins au Maroc et en Tunisie, se reliant aux formations du Sénégal par un chapelet de stations distinctes et fragmentées les unes des autres (Nongonierma 1977).

En Tunisie, la description originale d'*Acacia tortilis* fût proposée par Forsskhal en 1775, sous le nom de *Mimosa tortilis* Forssk. Les travaux de caractérisation et de description de cette forêt ont débuté vers la moitié du 19^{ème} siècle, avec les travaux de Pellissier (1853) (Consul de France en Tunisie), qui semble-t-il, a été le premier à décrire cette forêt, en mentionnant qu'une petite rivière (Oued Cherchera actuellement) traverse un peuplement de *Mimosa gummifera*. Ce n'est que vers 1874, que Doûmet-Adanson & Cosson ont admis que le Gommier de Bled Talah est une forêt d'*Acacia tortilis*.

Monod (1974), indique que dès l'antiquité, tout le sud de la Tunisie (entre Gabès et Gafsa), devrait être couvert d'*Acacia tortilis*. Cette forêt de Bled Talah a été peut être le dernier refuge des éléphants Nord-africains (Le Houérou, 1959). Elle a subi l'action destructive des militaires français durant les quatre années d'existence au poste El Aicha et au cours de la première guerre mondiale (1914-1918). Cependant, l'aire de répartition actuelle de l'*Acacia tortilis* ssp. *raddiana* en Tunisie est limitée comme suit :

- Est-Ouest : de Mezzouna à El Guettar ;
- Nord-Sud : de la chaîne de l'Orbata-BouHedma à la chaîne Belkhir ;

D'après El Hamrouni (1992), la forêt de Gommier qui couvrit autrefois près de 30 000 ha à Jebal Bou Hedma et Bled Talah s'est actuellement réduite à 16 488 ha.

Certains auteurs comme Boulhol (1940) considèrent que l'association climacique primitive à base d'*Acacia* épineux a une aire qui va de l'Océan à la Méditerranée et à la Mer Rouge. En revanche, il signale que les *Acacias* de l'Afrique Occidentale rejoignent ceux du Sud-tunisien et de la Tripolitaine, occupant ainsi une immense bande, soit toute la largeur de l'Afrique. Et c'est le dessèchement du Sahara qui les a refoulés peu à peu, ne les laissant subsister que dans les zones côtières (Sud-tunisien, Sud-marocain, Tripolitaine, Egypte, Palestine...).

3. Répartition biogéographique

Le genre *Acacia* comporte 1200 espèces environ, réparties dans toutes les régions tropicales et subtropicales du globe (Allen & Allen 1981; Dommergues *et al.* 1999). L'Australie renferme à elle seule, environ 700 espèces d'*Acacia* (Maslin & Pedley 1982). L'Asie renferme un nombre restreint et sont observées principalement en Inde et quelques îles de l'Océan indien. Dans le continent américain, la zone d'*Acacia* correspond au sud des Etats-Unis, le Mexique, l'Argentine, le Chili, la Colombie, le Pérou, la Bolivie, et les Antilles (Aronson 1992). L'Afrique est assez riche en *Acacia* (Figure 2), surtout dans les régions équatoriales, tropicales et subtropicales (Vassal 1972; Gates & Brown 1988). Toutefois, il faut signaler qu'*Acacia tortilis* est un arbre autochtone des régions arides et semi-arides. Ceci justifie sa localisation en Australie, en Amérique du Sud, en Asie et Afrique (Gates & Brown 1988). Sur ce dernier continent, l'espèce se rencontre dans trois aires régionales distinctes :

- Nord du Sahara : Maroc, Algérie, Tunisie, Libye et Egypte.
- Sud du Sahara : Toute la zone Sahelo-Soudanaise, notamment la Mauritanie, le Sénégal, le Mali, le Niger, le Burkina, le Tchad, le Soudan. En zone tropicale humide (Nigeria, Cameroun), elle s'étend jusqu'à la République Centrafricaine (Le Floch 1983).

Quoi qu'il en soit, aujourd'hui le constituant le plus septentrional de l'aire d'extension d'*Acacia tortilis* subsp. *raddiana* est la forêt dite de Bled Talah en Tunisie aride. Son existence isolément des formations plus méridionales se justifie par plusieurs explications :

- Selon la tradition orale, cette espèce fut introduite au début du XI^e siècle, lors de l'invasion de la Tunisie par les Hilaliens (Haute-Egypte), à partir des excréments des chameaux;
- Certains auteurs, dont Lavauden (1927), considèrent que cette forêt est une relique tropicale ;

- D'autres, soutiennent qu'*Acacia tortilis* subsp. *raddiana* a été introduit de Ghdamès (Libye) à une date indéterminée.

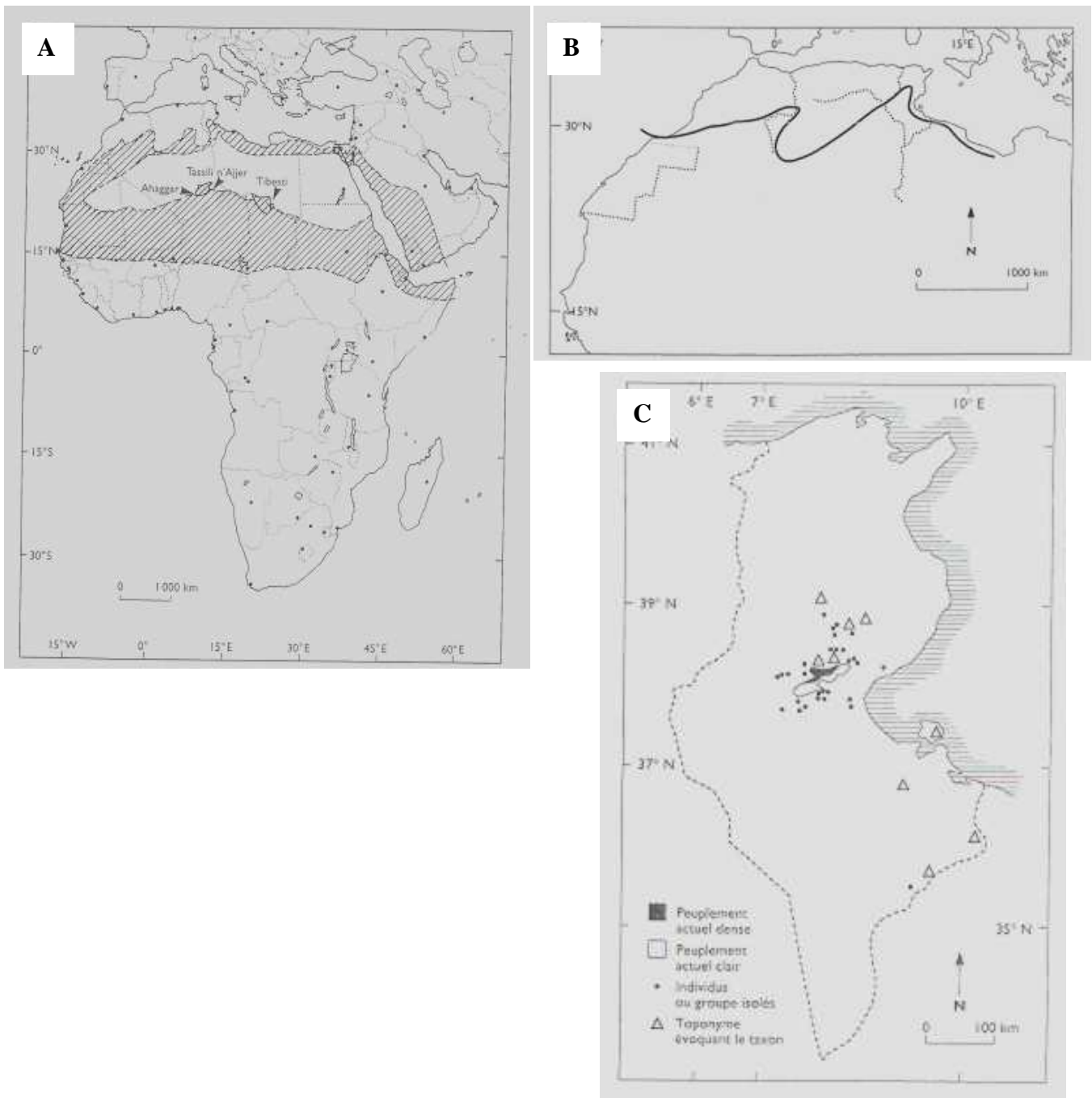


Figure 2. Aire de répartition d'*Acacia tortilis* ssp. *raddiana* (A: en Afrique et Asie ; B: En Afrique septentrionale et C: en Tunisie) (Grouzis & Le Floc'h 2003).

4. Intérêts d'*Acacia tortilis*

Acacia tortilis constitue une essence végétale aux propriétés multiples, toutes les parties du végétal étant utilisées. Il est partout reconnu d'un grand intérêt fourrager (riche en matières azotées digestibles) pour ses feuilles, gousses, jeunes rameaux et même épines, et plus particulièrement pour les chèvres et les dromadaires (Astedu *et al.* 1994; Haro & Oba 1993). Les Girafes (Gillet 1981; Pellew 1983) sont également des grandes consommatrices d'Acacias en général. Audru *et al.* (1994) signalent qu'à Djibouti les éleveurs lancent leurs chèvres sur le houppier de ce taxon pour leur permettre d'en brouter les feuilles. Dans l'Aïr, les feuilles, fleurs et fruits sont éventuellement collectés par les bergers et distribués aux chèvres (Schulz & Amadou 1992).

Elle assurait la survie des nomades en leur fournissant de l'ombre, et un excellent bois de feu et de charbon, avec un haut pouvoir calorifique. Le charbon de bois qu'elle procure est également apprécié jusqu'aujourd'hui. Il s'agit en outre d'un bois d'œuvre (grosses racines, troncs) assez recherché. En outre, ce taxon est capable d'enrichir le sol en azote (Zahran 1999). L'individu nodule et fixe l'azote atmosphérique grâce à une association symbiotique avec une bactérie du genre *Rhizobium*. Dans le site de Bou Hedma, les nodules sont dans la majorité globulaires multilobés (Jeder & Dreyfus 1994).

5. Modèle schématique de la dynamique du peuplement d'*Acacia raddiana* en zone méditerranéenne orientale (Désert du Negev)

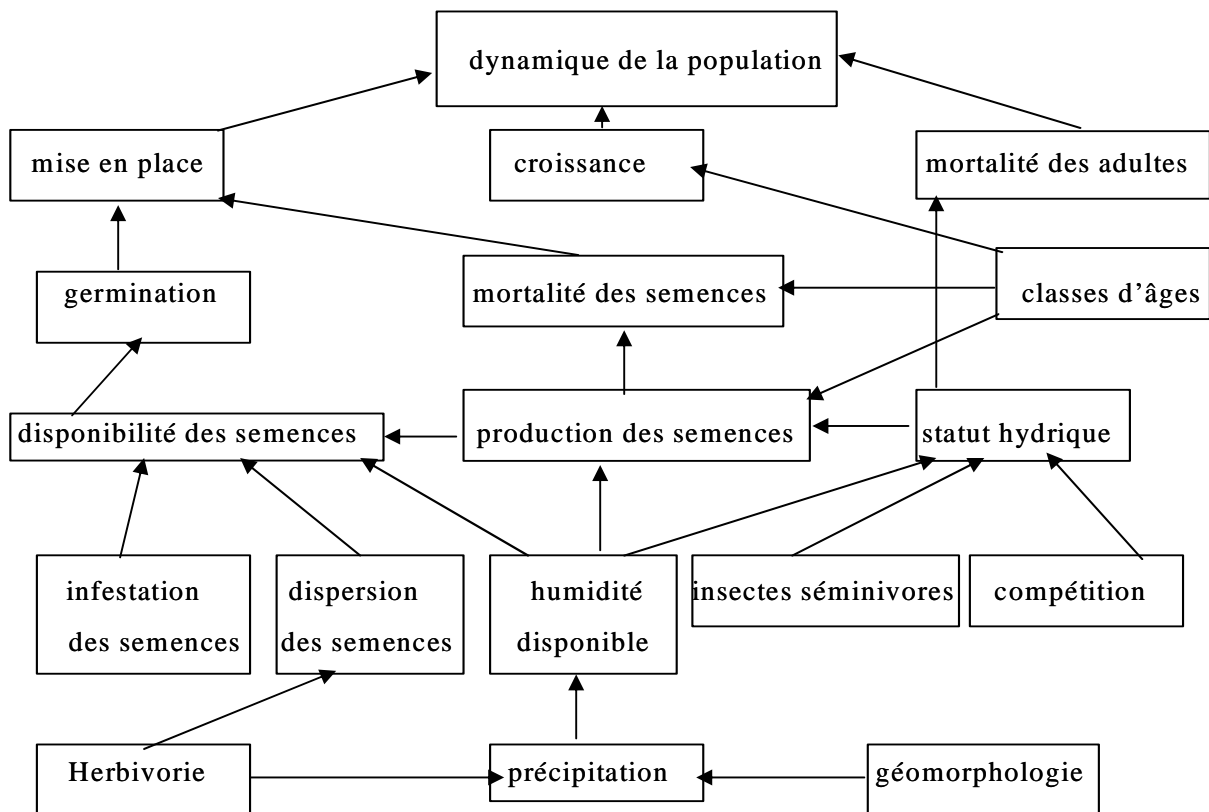


Figure 3. Dynamique d'*Acacia raddiana* dans le Désert de Negev (Wiegand *et al.* 1999)

La dynamique d'*Acacia raddiana* dans le Désert de Negev est représentée par la figure 3. Plusieurs facteurs sont réunis pour expliquer la dynamique de ce taxon. La dissémination a des composantes spatiales et temporelles et semble résulter de pressions sélectives spécifiques, à savoir : échapper aux prédateurs, aux pathogènes, à la compétition inter et intraspécifique, trouver des conditions édapho-climatiques idéales et favorables à la germination des semences. Ainsi, cette dynamique repose surtout sur le stock de graines viables du sol, confirmant le modèle de Connell & Slatyer (1977), la germination, elle-même fonction de conditions édapho-climatiques et géomorphologiques précises. Le taux de mortalité des arbres influence incontestablement la structure et la dynamique de ce taxon. La charge du bétail, couplée aux facteurs environnementaux influence enfin la croissance et la production d'*Acacia tortilis* subsp. *raddiana* dans ces écosystèmes.

CHAPITRE II : SPECIFICITES ECOLOGIQUES DU MILIEU ARIDE DE TUNISIE

Le milieu aride, de la Tunisie centrale et méridionale, couvre les trois quarts de la superficie du pays (Figure 4). Faisant partie du climat méditerranéen, cette zone se situe essentiellement entre les isohyètes moyennes annuelles 100 et 350 (Le Houérou 1959, 1969). L'aridité, liée à la conjugaison d'une évaporation très intense (due à la température élevée), et des précipitations très faibles, peut être évaluée par le déficit du bilan hydrique existant entre l'évapotranspiration potentielle (ETP) et les précipitations (P) (Waechter 1982; Poissonnet *et al.* 1992). Ce déficit s'accroît sensiblement du NE vers le SW du pays, par augmentation de la continentalité et baisse altitudinale.

Dans ce qui suit, nous rappelons brièvement les principales caractéristiques écologiques du milieu aride tunisien, en terme de climat, de sol et de végétation.

1. Caractéristiques bioclimatiques

Le milieu aride tunisien est soumis à deux centres d'actions climatiques totalement opposés: l'un situé au sud-ouest, et constituant le climat saharien chaud et sec; l'autre, est situé à l'Est, et plus précisément dans le Golfe de Gabès, Il s'agit du climat plus humide et plus tampon (Despois 1955). Ces auteurs caractérisent ce type de climat par une extrême irrégularité pluviométrique d'une saison à l'autre, et même au sein de la même saison. L'exception est cependant faite pour l'été qui est une saison stable et calme puisque, chaud et sec. La succession des années sèches et des années pluvieuses se fait sans rythme défini. Il est donc possible de voir se manifester une faible productivité biologique du milieu, du fait de la succession des années sèches (Waechter 1982). En outre, le milieu aride tunisien constitue un vaste territoire, qui s'étend du piedmont de la Dorsale tunisienne, jusqu'aux abords du Grand Erg oriental (Le Houérou 1969; Floret & Pontanier 1982), soit entre les isohyètes moyennes annuelles 100 et 350.

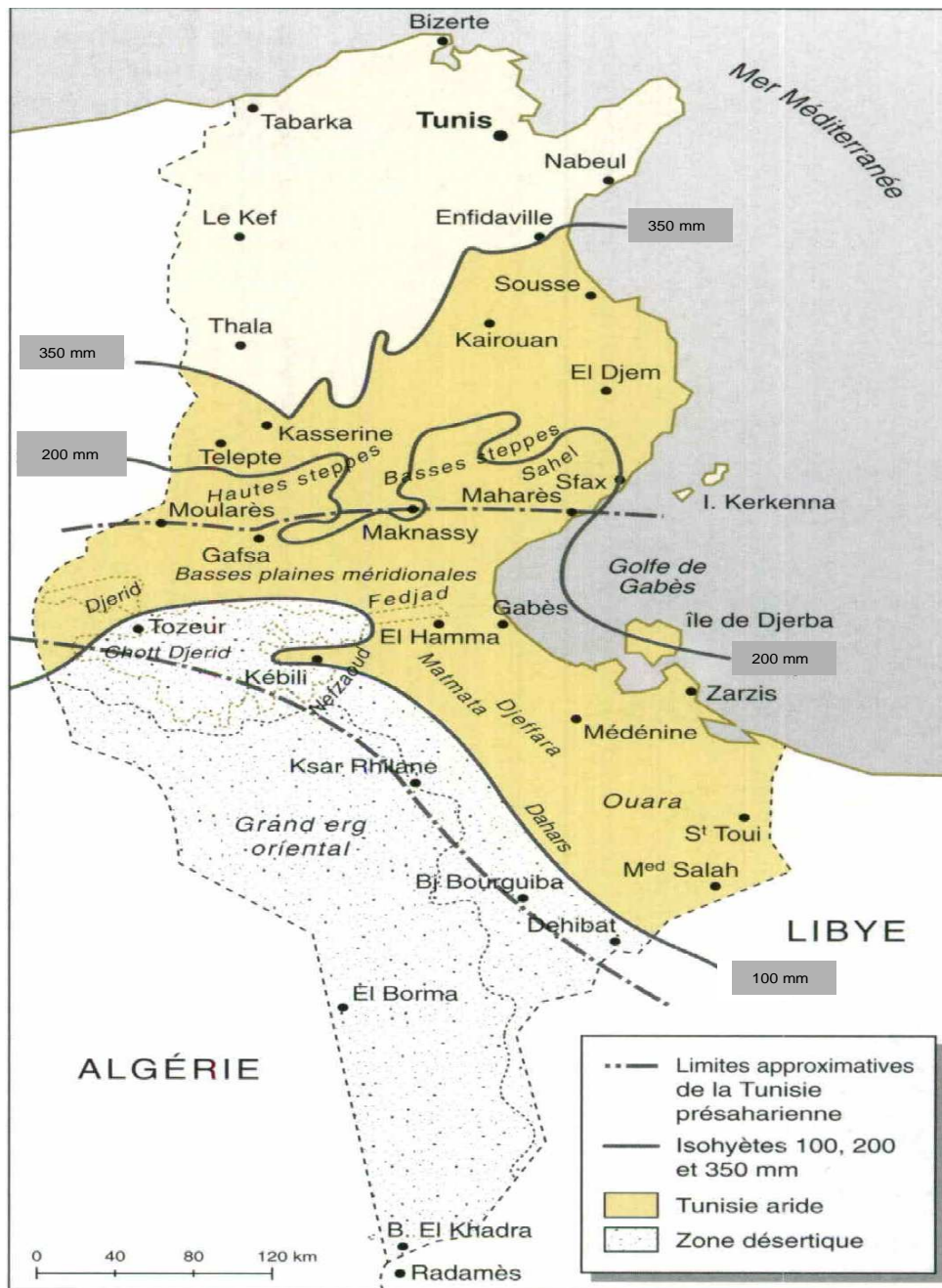


Figure 4. Limites de la Tunisie aride (Floret & Pontanier 1982)

Bioclimatiquement, Emberger et ses successeurs, notamment Le Houérou (1995), définirent la zone aride par les caractéristiques suivantes :

- Pluviosité moyenne annuelle: 100 à 300 mm,
- Coefficient de variation des pluies annuelles: 30 à 60 %,
- Longueur de la saison pluvieuse: 15 à 100 jours,
- Quotient pluvio-évapotranspiratoire (P/ETP): 0.06 à 0.28,

- Quotient pluviothermique d'Emberger: 10 à 45.

Si dans une région donnée, les facteurs climatiques sont supposés être relativement homogènes, les facteurs édaphiques y présentent par contre une grande hétérogénéité. Ainsi, la connaissance des caractéristiques du sol est d'intérêt considérable dans notre étude. C'est ainsi que dans ce qui suit, nous essayerons de donner les caractéristiques du sol, et en particulier celui de la zone aride.

2. Caractéristiques édaphiques

Le milieu aride est caractérisé par des sols peu évolués de faible fertilité (Floret & Pontanier 1982). En effet, ces sols sont caractérisés par une absence presque totale d'humus, et, sont encore marqués par l'influence du processus érosif beaucoup plus intenses suite à l'existence de climat plus pluvieux, autrefois et au cours du Quaternaire (Le Houérou & Pontanier 1987). Le milieu édaphique souffre par ailleurs d'une dégradation liée à l'action de l'homme et des animaux, et qui est d'autant plus grave que ces milieux sont particulièrement sensibles à l'érosion éolienne (Floret *et al.* 1989). En effet, selon la fragilité des écosystèmes, la dégradation de la végétation s'observe depuis la raréfaction de certaines espèces, jusqu'à la disparition totale de l'ensemble des espèces pastorales intéressantes et leur substitution par d'autres non palatables (Chaieb 1993). En outre, la dégradation des sols, aggravée par les variations de la disponibilité en eau, constitue l'une des principales causes de l'hétérogénéité spatiale des communautés végétales (Floret & Pontanier 1982). Ces variations dépendent elles-mêmes de l'hétérogénéité de la couverture pédologique, et de la distribution de l'eau à l'échelle des versants sous l'action du ruissellement (Cornet 1992). La régression du couvert végétal mène au bout du compte, à la désorganisation des propriétés physiques du sol, à la réduction de sa fertilité et à la disparition des voiles éoliens, qui permettent de limiter le phénomène de ruissellement par l'amortissement des gouttes d'eau lors des fortes pluies torrentielles (Floret & Pontanier 1982). Les sols sont de ce fait particulièrement sensibles à l'érosion éolienne et hydrique, qui conduit à une diminution globale de la capacité que peuvent avoir ces sols à stocker l'eau de pluie. Cette eau a tendance à ruisseler sur les terres ainsi dénudées, contribuant à grossir épisodiquement les Oueds et à submerger les dépressions, voire à provoquer des crues localisées, parfois catastrophiques (Floret *et al.* 1989).

3. Physionomie de la végétation naturelle

La végétation des zones arides d'Afrique du Nord a fait l'objet de nombreux travaux. (Guinochet 1951; Long 1954; Novikoff 1961). En Tunisie, les premières études de végétation sont celles de Bonnet & Barratte (1896), mais ne concernent guère plus de 75% des plantes actuellement connues dans le centre et le sud du pays. Ainsi, ce n'est qu'avec Le Houérou (1955, 1959, 1969, 1995, 2003), que de nombreuses études furent conduites sur l'aire et l'écologie des plantes dans le centre et le sud tunisiens. Selon ce dernier auteur, la Tunisie steppique comporte environ 72% de l'ensemble du cortège floristique tunisien. Ces espèces appartiennent fondamentalement à trois origines biogéographiques. Il s'agit de l'origine méditerranéenne avec 76% des espèces végétales, de l'origine saharo-sindienne (ou saharo-arabes) avec respectivement 16% et 8% d'espèces pluri-régionales.

En effet, la végétation spontanée de la Tunisie aride, se répartit au sein de quelques grands groupements végétaux, dominant le territoire considéré. Ces groupements caractérisent le paysage géomorphologique général de la zone aride tunisienne, pour constituer des steppes à vocation pastorale, largement dominées par une végétation « chaméphytique » (Le Houérou, 1959, 1969; Floret *et al.* 1978; Telahigue 1981; Floret & Pontanier 1982; Chaieb 1985; Chaieb 1991; Chaieb *et al.* 1994; Le Houérou 1995). Selon la nature du substrat, les steppes les plus couramment rencontrées en Tunisie pré-saharienne sont:

* Steppes à *Rhanterium suaveolens*, qui furent les plus étendues en Tunisie aride et qui se développent sur les sols alluviaux sableux profonds. Plusieurs études ont révélé un processus de dégradation continu de ces steppes (Floret & Pontanier 1982; Chaieb 1987). Les espèces les plus caractéristiques sont *Rhanterium suaveolens*, *Stipa lagascae*, *Plantago albicans*, *Argyrolobium uniflorum*, *Echiochilon fruticosum*, *Artemisia campestris*, *Astragalus armatus*, *Atractylis carduus*, *Helianthemum sessiliflorum*, etc.

* Steppes à *Stipagrostis pungens* dont la présence est liée à la dégradation de la steppe à *Rhanterium suaveolens*. Les espèces les plus caractéristiques sont *Cutandia dichotoma*, *Schismus barbatus*, *Koeleria pubescens*, etc.

* Steppes à *Hammada shmittiana*, occupant les plaines sableuses continentales des bioclimats arides et sahariens. Les espèces les plus caractéristiques sont *Euphorbia guyoniana*, *Ephedra alata alenda*, *Anabasis articulata*, *Limoniastrum guyonianum*, *Henophyton deserti*.

* Steppes à *Artemisia herba-alba*, occupant le glacis limoneux et bas des glacis des reliefs montagneux. Les espèces les plus caractéristiques sont *Stipa parviflora*, *Gymnocarpos decander*, *Thymelea hirsuta*, *Hammada scoparia*, etc.

* Steppes caractérisant l'association à *Anarrhinum brevifolium* et *Zygophyllum album*, se développant sur les encroûtements gypseux du milieu aride. Ces steppes dont le couvert végétal n'a jamais dépassé les 20%, sont actuellement surexploitées par les animaux. Les espèces les plus caractéristiques sont *Anarrhinum brevifolium*, *Helianthemum intricatum*, *Lygeum spartum*, *Atractylis serratuloides*, *Gymnocarpos decander*, etc.

* Steppes à base d'espèces halophiles qui couvrent des larges étendues en Tunisie méridionale. Les espèces les plus dominantes sont surtout *Salsola tetragona*, *Atriplex halimus*, *Atriplex glauca*, *Nitraria retusa*, etc.

* Steppes d'Alfa (*Stipa tenacissima*), caractérisant le sous-étage aride supérieur, mais aussi existant fréquemment au sous-étage aride inférieur, sur les cuestas et les glacis. Ces steppes constituent une séquence transitoire de la forêt de *Pinus halepensis* et *Juniperus phoenicea* à la steppe à chaméphytes dépourvue de la flore graminéenne (Quezel 1958; Le Houérou 1959). Ces steppes font partie des groupements d'espèces de dégradation forestière, qui occupent les massifs montagneux (*Rhus tripartita*, *Periploca angustifolia*, *Pistacia atlantica*, *Rosmarinus officinalis*, *Globularia alypum*, *Olea europaea ssp. oleaster*, etc.).

En définitive, ces écosystèmes steppiques, sont des écosystèmes où s'exacerbent l'ensemble des contraintes édapho-climatiques par le déficit hydrique, et par la pression anthropique qui est, dans la plupart des cas, de plus en plus intense (Le Houérou 1995). Cette pression se traduit par une exploitation humaine plurimillénaire, sous forme de pratiques diverses, variant en intensité en fonction de la densité des populations et de l'histoire locale des usages.

4. Enjeux de la protection de la diversité biologique en Tunisie aride

Une des composantes traditionnelles de la protection de l'environnement est la protection de la nature, à travers la création des réserves et parcs nationaux. Ces réserves protégées et convenablement gérées, constituent une des conditions nécessaires pour assurer la durabilité des écosystèmes, et du patrimoine phytogénétique. Les parcs nationaux assurent en effet la conservation des espèces sauvages de la flore et de la faune, et rendent possible la régénération à long terme des sites naturels dégradés. La diversité biologique résultant de la protection des parcs nationaux, fait de ces derniers, un cadre pour de nombreuses recherches écologiques. Très souvent, le fonctionnement des écosystèmes plus ou moins en équilibre n'est observable qu'au niveau de ces parcs. Dans les milieux arides, il a été mis en évidence que les espèces ligneuses introduites, jouent un rôle crucial dans la composition et le fonctionnement de l'écosystème (Belsky *et al.* 1989; Rhoades 1997; Wilson 2002; Akpo &

Grouzis 2004; Abule *et al.* 2005). En effet, en améliorant les facteurs microclimatiques sous la canopée (Cortina & Maestre 2005; Abdallah *et al.* 2008), ce type de couvert contribue à la formation des « îlots fertiles » appelé aussi « resource islands » (Schlesinger *et al.* 1996; Reynolds *et al.* 1999). Ces îlots, par comparaison aux surfaces nues, sont caractérisés par une amélioration nette des propriétés physio-chimiques du sol, et par des activités biologiques plus importantes. Ils peuvent par conséquent constituer des microsites, favorables au développement et à la croissance de plusieurs espèces végétales (Callaway 1997).

De même, la diversité floristique sous couvert de l'arbre est plus importante, le cycle de végétation est plus étalé et la production de phytomasse herbacée est deux à trois fois plus élevée (Grouzis & Akpo 1997). L'effet favorable de l'arbre sur la strate herbacée peut être dû essentiellement à l'atténuation de la demande évaporative de l'atmosphère (Ludwig *et al.* 2004) et à l'accroissement de la fertilité du sol, qui est associée à son tour, à l'accumulation de litière, à la redistribution des éléments en surface à partir des horizons profonds et à l'apport d'éléments fertilisants par les animaux domestiques (Akpo 1993) et les oiseaux (Tréca *et al.* 1996). Toutes ces interactions positives favorisent le processus de facilitation (Maestre *et al.* 2001; Callaway & Pennigs 2000; Michalet 2006; Calaway 2007; Brooker *et al.*, 2008; Cuesta *et al.* 2010).

Dans les régions méditerranéennes arides et semi-arides, l'introduction dans les milieux dégradés, des espèces ligneuses, natives soient-elles ou exotiques, est considérée depuis longtemps comme étant une alternative, dans la plupart des cas, efficace pour assurer une restauration écologique à long terme (Le Houérou 2000; Cortina *et al.* 2005; Vallejo *et al.* 2005).

CHAPITRE III : CHOIX DE L'ESPECE ET SA BIOLOGIE

1. Position systématique

En Afrique et au Moyen orient, le genre *Acacia* comporte d'après Brenan (1983) environ 130 espèces. Il existe des divergences au niveau de la position systématique des espèces du genre *Acacia* entre les taxonomistes. Ces divergences laissent supposer qu'il n'est pas aisé de pouvoir y établir une classification unique et universelle pour ce genre. A juste titre, Ducoussou & Thoen (1991) rapportent que « les données concernant la position systématique de chaque espèce d'*Acacia* sont très incomplètes, et à l'heure actuelle, aucun document exhaustif de synthèse n'est disponible sur ce sujet ».

Le binôme scientifique de « talha » varie selon les auteurs dans la littérature botanique (Tableau 1); certains comme Quezel & Santa (1963), Zohary (1972), Tackholm (1974) le considèrent comme Brenan (1957). En effet, jusqu'aux années cinquantes, il était généralement admis qu'il y avait dans le complexe *Acacia tortilis* deux espèces principales, l'une à gousses glabres nommée *A. tortilis* ou *A. raddiana*, l'autre à gousses pubescentes nommée *A. spirocarpa*. Brenan (1957) a révisé le complexe, et reconnaît une seule espèce variable et d'aire étendue, *A. tortilis*, avec quatre sous-espèces plus ou moins délimitées géographiquement, à savoir:

- *Acacia tortilis* (Forssk.) Hayne subsp. *heteracantha* (Burch) Brenan
- *Acacia tortilis* (Forssk.) Hayne subsp. *tortilis* Brenan
- *Acacia tortilis* (Forssk.) Hayne subsp. *spirocarpa* (Hochst.) Brenan
- *Acacia tortilis* (Forssk.) Hayne subsp. *raddiana* (Savi.) Brenan

C'est à Vassal (1972) que l'on doit la plus récente révision nomenclaturale le dénommant comme une sous-espèce: *Acacia tortilis* ssp. *raddiana* (Savi) Brenan.

Tableau 1: Les différentes combinaisons nomenclaturales d'*Acacia raddiana*

Auteurs	Année	Dénomination
DINSNORE	1932	<i>Acacia tortilis</i>
JAHANDIEZ et MAIRE	1932	<i>Acacia tortilis</i>
MURAT	1932	<i>A. tortilis</i> = <i>Mimosa tortilis</i> = <i>A. Spirocarpa</i>
ROBERTY	1950	<i>A. tortilis</i> forme <i>raddiana</i>
BOUDY	1950	<i>A. tortilis</i>
FOURY	1950	<i>A. tortilis</i>
MONOD	1954	<i>A. tortilis</i> forme <i>spirocarpa</i> = <i>Mimosa tortilis</i>
NONGONIERMA	1977	<i>Acacia tortilis</i> = <i>A. raddiana</i> = sp. <i>raddiana</i> var. <i>Raddiana</i>
FRELIN	1980	<i>A. tortilis</i> ssp. <i>tortilis</i> = <i>A. tortilis</i> ssp. <i>Raddiana</i>
NONGONIERMA	1980	<i>A. tortilis</i> ssp. <i>raddiana</i> var. <i>raddiana</i>

2. Description botanique

Acacia tortilis subsp. *raddiana* est une espèce ligneuse de 4 à 18 m de hauteur, et atteignant occasionnellement jusqu'au 21m. Les jeunes rameaux et feuilles sont glabres ou pseudo-glabres, de même que les gousses; l'écorce fissurée est de couleur grise à noir (Brenan *et al.*, 1959). Les feuilles composées bipennées et alternes, sont formées d'un rachis long de 4 à 6 cm, portant 3 à 5 paires de pinnules, longues de 2 à 3 cm. Les deux pinnules terminales sont très rapprochées et les autres sont distantes de 10 mm environ. Le pétiole, long de 10 à 15 mm, porte parfois une glande, au-dessus, avant la première paire de pinnules. A la base du pétiole, se présentent deux épines jumelées, parfois courtes et légèrement courbées, parfois droites, acérées, blanchâtres, longues de 2 à 5 cm. Les fleurs, d'un blanc crème, sont en forme de capitules larges de 7 à 10 mm. Elles sont disposées au sommet d'un pédoncule long de 15 à 30mm. Ces pédoncules peuvent être groupés par 2 ou 3, à l'aisselle des feuilles (Berhaut 1975).

Le fruit d'*Acacia tortilis* se présente comme des légumes ou gousses spiralées (tortillées). Elles ont 10 à 15 cm de long et 5 mm de large, verts au stade juvénile et brun clair à maturité. Elles contiennent jusqu'à 10 graines brunes, ovales avec sur deux côtés larges et une concavité ovale foncée (Von Maydell 1986).

Le système racinaire d'*Acacia tortilis* est pivotant et bien développé, ce qui lui permet d'exploiter différentes couches du sol (Figure 5). Quant aux racines secondaires, elles apparaissent généralement à une faible profondeur (inférieure à 1 m). Le Houérou pense que les racines de cette espèce peuvent excéder 40 m de profondeur dans le ferlo du Sénégal, puisque la distribution de l'espèce se superpose parfaitement avec le niveau piézométrique de -40



Figure 5. Photos montrant la puissance du système racinaire d'*Acacia tortilis* ssp. *raddiana* dans la région de Bled Talah.

3. Phénologie d'*Acacia tortilis*

La feuillaison d'*Acacia tortilis* subsp. *raddiana* est continuellement visible, et s'étend sur presque toute l'année. Cependant, il faut signaler, l'existence d'une défeuillaison qui est partielle pour certains individus. Ce type particulier de variabilité a d'ailleurs été décrit au niveau d'une population d'*Acacia tortilis* de la mare d'Oursi au Burkina Fasso (Piot *et al.*, 1980). S'établissant dans le Negev au mois de juillet de chaque année, indépendamment de la température et de la disponibilité en eau, la défeuillaison d'*Acacia tortilis* est telle que

certains individus sont partiellement défeuillés (réduction du feuillage de 40 à 50%), alors que d'autres sont totalement dénudés (Halevy & Orshan, 1973). La chute des feuilles peut être considérée pour la manifestation ultime du développement foliaire. Les feuilles devront croître, vieillir et chuter à plus ou moins long terme, suivant leur durée de vie. *Acacia tortilis* est donc à considérer comme une espèce semi-sempervirente, avec des périodes de pleine et de basse feuillaison, et ce d'après la synthèse de Brenan & Kessler (1995).

La relative continuité de la feuillaison suppose une superposition entre les stades de défeuillaison et de début de feuillaison. Ce dernier stade est pleinement visible en saison pré-pluvieuse. Le débourrement qui précède les pluies est un phénomène connu sous le nom de précession de feuillaison (Le Houérou, 1989). Dans le même contexte, *Acacia tortilis* se caractérise par une floraison assez étalée dans le temps. D'après Chaieb *et al.* (1991), au sein de la même population, ce stade semble être variable d'une région à une autre, et même d'un individu à un autre. Ces auteurs, constatent que l'apparition des bourgeons floraux a lieu à la fin du mois de juin et se poursuit jusqu'à la deuxième décennie du mois de juillet de chaque année. Toutefois, un décalage peut souvent avoir lieu, même au sein de la même population. Ceci résulte, d'une fluctuation des facteurs édapho-climatiques. De son côté, Grouzis (1991) a eu la même constatation pour *Acacia adonsonii*. Cet auteur considère, en plus des facteurs cités, les variations génétiques de l'espèce.

Au sud du Sahara, les études de Diouf (1996), ont montré que la floraison présente un certain décalage par rapport à la feuillaison. La coïncidence de la croissance phénologique d'*Acacia tortilis* subsp. *raddiana* avec la période des hautes températures et de grande Evapotranspiration Potentielle (saison de l'été), révèle une complémentarité fonctionnelle de cette espèce, normalement paléotropicale, avec celle des espèces d'origine méditerranéenne.

En guise de conclusion, si certaines caractéristiques sont connues, comme par exemple le fait qu'*Acacia tortilis* soit une espèce à feuillage partiellement ou complètement caduque au cours de l'année, il faut toutefois reconnaître que peu de travaux ont été consacrés à l'étude détaillée du cycle biologique annuel de ce taxon. Ainsi, les auteurs ont des avis opposés, surtout pour le déroulement temporel moyen du développement à savoir l'apparition, l'épanouissement et le déclin d'une telle phénophase. Cependant, plusieurs auteurs s'accordent sur le fait que le facteur le plus déterminant d'une telle phase phénologique est la réserve hydrique du sol (Grouzis & Sicot, 1980; Borchert, 1994; Reich & Borchert, 1984).

CHAPITRE IV : CARACTERISTIQUES ECOLOGIQUES ET FLORISTIQUES DU SITE D'ETUDE

1. Localisation géographique

La présente étude a été effectuée dans la région du Bou Hedma, située dans une zone communément appelée Bled Talah (pays des *Acacia*), qui selon Le Houérou (1959) fait partie de la région naturelle des Basses Plaines méridionales. Cette région appartient à la Tunisie pré-saharienne selon Coque (1962). Elle est « à cheval » entre le Gouvernorat de Sidi Bouzid (Délégation de Mezzouna) et celui de Gafsa (Délégation de Belkhir), et se localise à environ 85 km à l'Est de Gafsa, 100 km au sud de Sidi Bouzid, 105 km à l'Ouest de Sfax et 100 km au Nord-Ouest de Gabès. La zone est située entre 34° et 34°30' Latitude Nord et 8°40' et 9° Longitude Est (Figure 5).

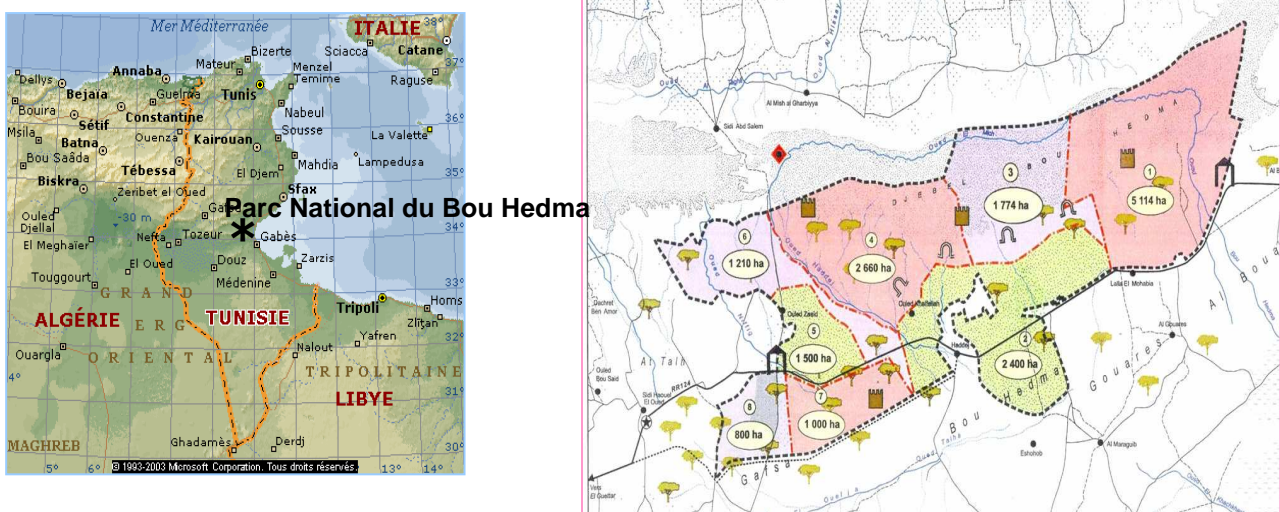


Figure 5. Localisation géographique de la zone d'étude : Le Parc National de Bou Hedma

Créé en 1980, le parc national de Bou Hedma couvre une superficie de 16488 ha et renferme trois zones de protection intégrale de superficie et de date de mise en défens différentes. Le parc fait partie intégrante du réseau international des réserves de la biosphère (MAB) et de l'observatoire ROSELT Haddej-Bouhedma, conçu pour le suivi et la recherche sur la désertification.

2. Climat

Avec des précipitations moyennes annuelles estimées à 180 mm et une moyenne des températures minimales du mois le plus froid (m) de 3.8°C, le parc se situe dans l'étage bioclimatique aride supérieur (au sens d'Emberger, 1954).

D'après la carte de Gounot et Le Houérou, établie en 1958, et modifiée et complétée en 1985, par la délimitation des aires d'extension d'espèces végétales caractéristiques, *Stipa tenacissima*, *Stipagrotis obtusa*, *Moricandia suffruticosa*, le parc s'étend dans le bioclimat aride inférieur, à variante tempérée et fraîche, jusqu'au semi-aride inférieur à variante fraîche (Karem *et al.*, 1993).

Selon Chaieb & Boukhris (1998), le parc se situe dans l'étage bioclimatique aride, à la limite entre le sous-étage supérieur à hiver tempéré et le sous-étage inférieur à hiver frais.

Comme pour le reste de la région aride, notre zone d'étude est caractérisée par une irrégularité spatio-temporelle des pluies. Cette irrégularité influence incontestablement la biologie des espèces végétales.

La température moyenne annuelle enregistrée au Bou-Hedma est d'environ 17.2°C, tandis que la moyenne des maxima du mois le plus chaud (juillet, août) est de 36.2°C, et la moyenne des minima du mois le plus froid (décembre, janvier) est de 3.8°C (Floret & Pontanier 1982 ; Chaieb & Boukhris 1998). On remarque une large amplitude thermique, qui peut avoir des répercussions négatives sur l'état de la végétation spontanée ou même cultivée.

Selon Floret & Pontanier (1982), ces zones sont caractérisées par des vents dominants de secteurs W, NW et SW de novembre à avril ; ces vents sont alors très violents secs et froids, accompagnés, en général, de tempêtes de sable qui endommagent gravement les cultures et la pousse des espèces annuelles dans les pâturages ; de mai à octobre, les vents de secteur marin (E, NE, SE) dominant dans les zones côtières, mais n'ont qu'une influence très limitée dans la zone continentale où se trouve.

3. Géologie & pédologie

Du point de vue géomorphologique, le parc comprend la plaine alluvionnaire, les glacis du piémont et le Djebel proprement dit. Les versants de montagne sont caractérisés par une roche mère calcaire et des sols squelettiques, de par l'érosion hydrique. L'hétérogénéité des sols du parc est également due à la fixation du sable d'origine éolienne sur la croûte calcarogypseuse, ce qui permet le développement d'un habitat préféré par les espèces psammophiles. Les hauts plateaux de montagne sont caractérisés par des sols à texture limoneuse profonds. Par contre, le piémont se caractérise par une roche mère et une croûte calcaire avec sol

superficiel et accumulation colluviale pierreuse-caillouteuse, constituant ainsi un handicap pour le développement des végétaux.

La plaine située au sud du Djebel est constituée d'un sol sableux profond à texture moyenne et grossière, peu évoluée résultant de dépôt détritique ancien et datant du Quaternaire.

Concernant les principales unités géomorphologiques, on remarque en effet l'extension de la plaine sur toute la partie sud du parc, cette plaine contient le vrai peuplement d'*Acacia tortilis*. Les oueds et les zones d'épandages sont occupés par une végétation caractérisée par la dominance de *Retama raetam*. Le piémont est riche en *Stipa tenacissima* en plus de plusieurs autres espèces qui seront citées ultérieurement.

Le piémont est caractérisé par des colluvions et des encroûtements. Les montagnes sont formées de roches calcaires villafranchiennes (du crétacé moyen) parfois traversées de strates gypseuses.

4. Végétation naturelle

La physionomie de la végétation du parc correspond à la diversité des substrats édaphiques.

On distingue ainsi :

Groupement des psammophytes

❖ Espèces pérennes:

Rhanterium suaveolens, *Hammada schmittiana*, *Echiochilon fruticosum*, *Argyrolobium uniflorum*, *Helianthemum sessiliflorum*, *Retama raetam*, *Marrubium deserti*, *Stipa lagascae*, *Launaea resedifolia*, *Pergularia tomentosa*, *Stipagrostis plumosa*, *Artemisia campestris*, *Polygonum equisitifforme*, *Farsetia aegyptiaca*, *Eragrostis papposa*, etc.

❖ Espèces annuelles :

Atractylis flava, *Schismus barbatus*, *Brassica tournefortii*, *Neurada procumbens*, *Astragalus corrugatus*, *Anacyclus cyrtolepidoides*, *Ifloga spicata*, *Lotus pisillus*, *Erodium triangulare*, etc.

Groupement des limonophytes

Ce groupement est rencontré au sud du Parc, et se développe sur des terrains qui ont été autrefois utilisés pour la céréaliculture. C'est pour cette raison qu'à l'exception des individus d'*Acacia tortilis* qui sont bien développés, la végétation vivace est clairsemée. On y rencontre :

❖ Espèces pérennes :

Hammada scoparia et *Salvia aegyptiaca*.

❖ Espèces annuelles :

Diplotaxis harra, *Launaea nudicaulis*, *Eruca vesicaria*, *Plantago ovata*, *Stipa capensis*, *Aizoon hispanicum*, *Mesembryanthemum nodiflorum* et diverses espèces du genre *Spergularia*.

Groupement des lithophytes et calcaro-gypsophytes

Ce groupe est caractérisé par un faible recouvrement, qui se développe sur les glacis dominés par les croûtes calcaro-gypseuses.

❖ Espèces pérennes :

Helianthemum kahiricum, *Helianthemum ellipticum*, *Helianthemum intricatum*, *Gymnocarpus decander*, *Atractylis serratuloides*, *Anabasis oropedioides*, *Erodium hirtum*, *Artemisia herba alba*, *Stipagrostis obtusa*, *Tetrapogon villosus*, *Astragalus armatus*, *Fagonia cretica*, *Fagonia kahirica*, etc.

❖ Espèces annuelles :

Chrysanthemum fuscatum, *Pteranthus dichotomus*, *Plantago ovata* et *Asteriscus pygmeus*.

Groupement des halophytes

Ce groupement, qui est caractéristique des zones salées. Il est représenté par les espèces suivantes: *Atriplex halimus*, *Salsola tetrandra* et *Limonium pruinosum*.

Groupement gypso-haloclin

Ce groupement se localise sur les rives de l'oued Melah ; le sol est formé par des cristaux de gypse. Les principales espèces rencontrées au niveau de ce groupe sont:

Nitraria retusa, *Atriplex halimus*, *Atriplex mollis*, *Arthrocnemum macrostachium*, *Suaeda mollis*, *Salsola tetrandra*, *Salsola longifolia*, *Zygophyllum album*, *Reaumuria vermiculada*, *Limonium pruinosum*, *Limoniasstrum guyonianum* et *Lygeum spartum*.

Groupement des zones d'épandage et des oueds semi-permanents du piémont

Ce groupement est principalement constitué par les espèces arbustives suivantes :

Periploca angustifolia, *Retama raetam*, *Moricandia suffruticosa*, *Calycotome villosa* et les espèces suffrutescentes telles que : *Lavandula multifida*, *Lavandula coronopifolia*, *Kickxia aegyptiaca*, *Salvia aegyptiaca*, *Pituranthos chloranthus*, *Artemisia campestris* et *Artemisia herba alba*.

Les graminées sont également très abondantes dans ce milieu, parmi lesquelles on cite: *Digitaria nodosa*, *Tricholaena teneriffae*, *Aristida adscensionis*, *Cenchrus ciliaris*, *Hyparrhenia hirta*, *Oryzopsis milliacea* et *Tetrapogon villosus*.

Groupement forestier du massif montagneux

A faible altitude (moins de 600 m), on rencontre particulièrement *Stipa tenacissima*, en association avec *Globularia alypum*, *Thymus hirtus*, *Rhamnus lycioides* et *Helianthemum*

virgatum. A une altitude d'environ 700 m, la garrigue à romarin commence à apparaître. Le cortège floristique est composé des espèces suivantes : *Rosmarinus officinalis*, *Genista cinerea*, *Helianthemum ciliatum*, *Fumana thymifolia*, avec la dominance de *Stipa tenacissima*. Plus en haut, il y a apparition des espèces associées au Genévrier de phoénicie *Juniperus phoenicea* à savoir : *Pistacia lentiscus*, *Jasminium fruticans*, *Helianthemum cinereum*, *Erodium arborescens*, *Olea europea*, *Dactylis glomerata*, *Rhus tripartita*, *Thymelea sempervirens*...

Groupement rupicole

Ce groupement se trouve surtout sur le versant Nord du Djebel Bou Hedma. Les principales espèces rencontrées au niveau de ce groupe sont : *Euphorbia bivonae*, *Thymelaea sempervirens*, *Teucrium ramosissimum* et *Galium petraeum*. Au niveau des dépressions et des falaises on rencontre : *Olea europaea*, *Pistacia atlantica*, *Rhamnus lycioides*, *Erodium chium* et *Jasminum fruticans*.

Groupement des hydrophytes

Au niveau du parc, se trouvent plusieurs sources d'eau, ce qui permet l'apparition des « colonies » végétaux autour de ces endroits. Le cortège floristique est composé par les espèces suivantes : *Phoenix dactylifera*, *Carex distans*, *Lotus coniculatum*, *Juncus maritimus*. Il est à noter que ce parc héberge plusieurs espèces animales présahariennes locales et introduites représentant une forte valeur patrimoniale pour la Tunisie. Parmi les principales espèces on cite : les antilopes Addax (*Addax nasomaculatus*), Oryx (*Oryx leucoryx*) et les gazelles (*Gazella dorcas*) ainsi que les mouflons à manchettes (*Ammotragus lervia*).

5. Physionomie générale de la végétation au Bou Hedma

La végétation naturelle de la région de Bled Talah est en voie de dégradation constante. Il s'agit pour l'essentiel d'une végétation steppique à base de chaméphytes et des lambeaux de steppes graminéennes (*Stipa* sp., *Aristida* sp., *Stipagrostis* sp.). Subsistent également les vestiges de formations steppiques arborées très dégradées dominées surtout par des ligneux hauts et occupant les bas fonds, les terrasses des cours d'eau (*Ziziphus lotus*, *Lycium shawii*, *Calicotome villosa*, *Retama raetam*, *Nerium oleander*,...), les glacis pierreux (*Acacia tortilis*) et les jBELs (*Periploca angustifolia*, *Rhus tripartita*, *Juniperus phoenicea*). Des thérophytes et des hémicryptophytes existent en particulier sur les friches post-cultures au cours des années pluvieuses.

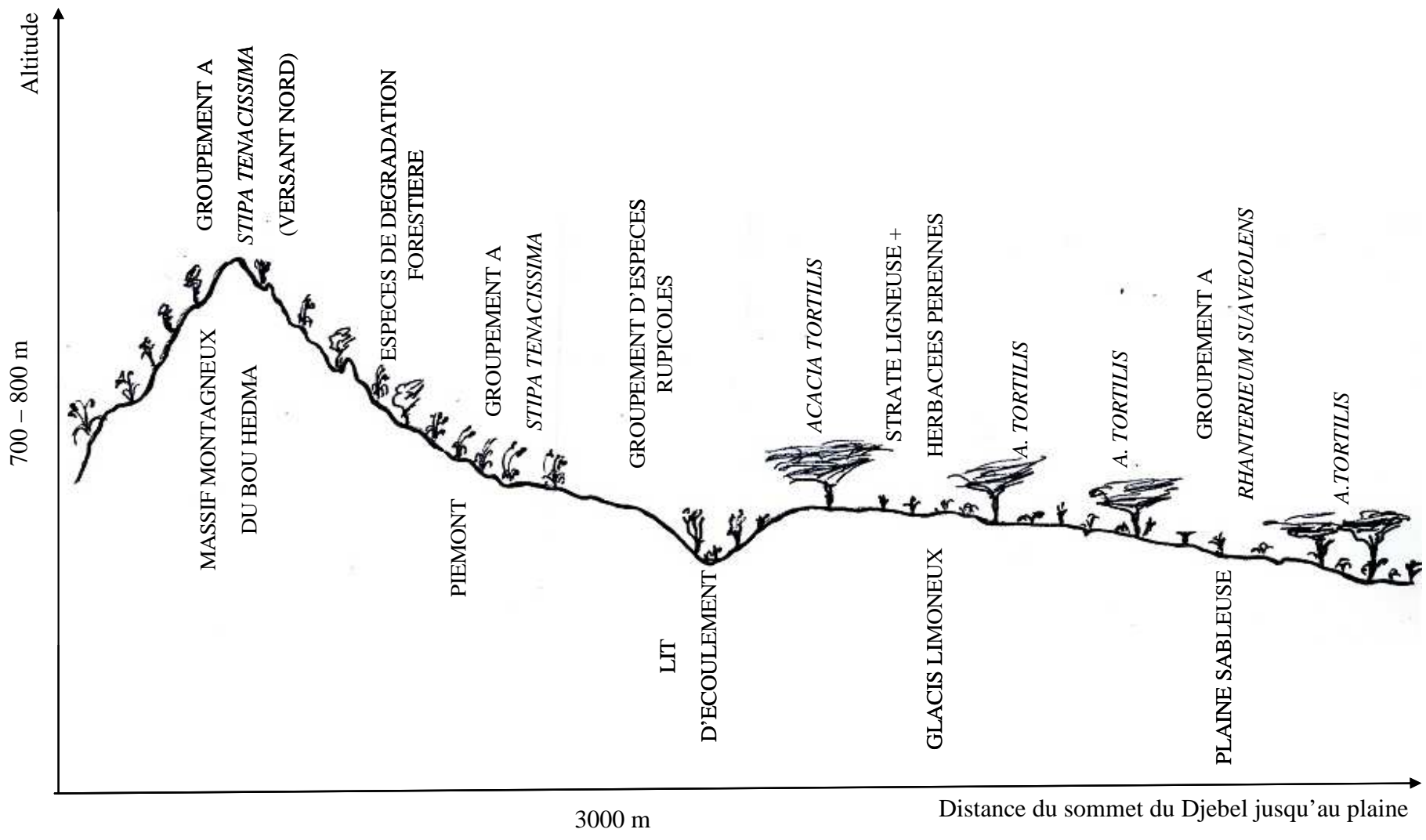


Figure 6. Physionomie générale de la végétation du parc national du Bou Hedma schématisée le long d'un transect Nord-Sud

PROBLEMATIQUE & QUESTIONS

1. Vers une meilleure compréhension de la dynamique d'*Acacia tortilis* subsp. *raddiana* en zone aride de Tunisie

Les sécheresses récurrentes et l'anthropisation croissante ont contribué à une forte dégradation des systèmes écologiques en zones arides nord africaines. En Tunisie aride, les perturbations naturelles et anthropiques, chaque fois plus agressives, conduisent à une considérable baisse de la productivité biologique du milieu, et aggravent ainsi sa détérioration (Floret & Pontanier 1982). En outre, suite à l'accroissement démographique, la sédentarisation, la privatisation des terres et la modification de leurs modes d'utilisation (Le Floc'h 1993), la zone aride a subi de profondes transformations à l'échelle des paysages, mais également des écosystèmes (Chaieb *et al.* 1994). A toutes ces pressions, s'ajoutent une précarité climatique, se traduisant par des précipitations faibles et variables, aussi bien à l'échelle annuelle que mensuelle, un régime thermique très contrasté et une forte évapotranspiration potentielle (Floret & Pontanier 1982). L'ensemble de ces conditions favorise la genèse et l'amplification du phénomène de la désertification. La présence d'une strate arborée même à faible densité contribue incontestablement à atténuer ce processus. Afin de lutter contre la désertification en Tunisie présaharienne, plusieurs techniques ont été initiées, comme la mise en défens, ainsi que la création des parcs nationaux pour la sauvegarde et la conservation du patrimoine phytogénétique. *Acacia tortilis* subsp. *raddiana* (*Fabaceae*), est l'unique taxon formant encore un peuplement dense dans la région dite de Bled Talah, où fût érigé le parc national de Bou Hedma (classé par l'UNESCO comme réserve de la biosphère). Compte tenu de l'importance d'*Acacia tortilis* dans la conservation de la biodiversité, la protection du peuplement prend une importance particulière. Aménager durablement une zone protégée, à des fins de productions et/ou de conservation à long terme, nécessite au préalable, une meilleure connaissance de la végétation naturelle, notamment au niveau dynamique.

Dans le but d'une meilleure articulation des connaissances de la dynamique d'*Acacia tortilis* dans son milieu naturel, nous avons procédé à des observations et des expérimentations permettant de répondre aux interrogations suivantes :

- **La forêt de Bled Talah possède-elle une dynamique progressive ou régressive?**
- **La structure et la dynamique du peuplement d'*Acacia tortilis* sont-elles actuellement influencées par le pâturage, ou inversement par la protection? Quelle serait en outre, la part des conditions édapho-climatiques dans l'évolution de la dynamique de cette espèce clef de voûte?**
- **Peut-on déterminer l'âge de cette forêt, surtout que l'origine de l'espèce demeure peu connue ?**

2. Réponses des espèces des zones arides à l'environnement et aux interactions biotiques

Les structures de végétation du parc national du Bou Hedma présentent une hétérogénéité considérable, liée à la fois à des critères géomorphologiques, climatiques et édaphiques qui contribuent largement au paysage floristique du parc. En effet, l'*Acacia tortilis* constitue l'unique espèce de la strate arborée, il y a lieu de signaler que la strate arbustive du parc est composée d'un cortège d'espèces. Ainsi parmi les principaux arbustes présents à l'intérieur du parc national du Bou Hedma, on cite *Rhus tripartita*, *Periploca angustifolia*, *Retama raaetam*. Cependant, dans cet écosystème, on ignore par exemple les interactions susceptibles d'exister entre l'espèce clé de voûte à savoir *Acacia tortilis* et les arbustes précédemment signalés. Pour mieux connaître les interactions possibles, des études entreprises par notre équipe sont déjà en cours (Fathia Abdallah, Ouled Dhaou Saâd).

D'autre part, la connaissance des aptitudes écophysiologicalues des espèces, ainsi que les processus d'allocation des ressources permettront de mieux définir les moyens techniques à mettre en œuvre en cas des opérations de restauration des écosystèmes dégradés, et par conséquent, la stabilité du milieu sous un climat précaire.

Les résultats de ces études écophysiologicalues permettront ainsi la sélection des espèces autochtones, candidates, compte-tenu de leur possible succès (tolérance à la sécheresse) au niveau de l'amélioration des systèmes agroforestiers. Aussi, pour accroître les chances de succès, et minimiser le coût des opérations de reboisement, il est nécessaire de bien maîtriser les conditions de germination et d'élevage des plants. Cependant la germination sous bioclimat aride est entre autre sujette à des caractéristiques endogènes de semences, mais aussi aux conditions environnementales du milieu, et en particulier à la disponibilité de l'eau, ainsi qu'à la salinité du sol (Sharma, 1973; Gutterman, 1993).

Periploca angustifolia (Asclepiadaceae) et *Rhus tripartita* (Rhamnaceae) sont deux arbustes à usages multiples, présents au parc national du Bou Hedma, en association avec *Acacia tortilis* subsp. *raddiana*. Par ailleurs, leur présence est souvent liée à la forêt de Pin d'Alep (*Pinus halepensis*), répandue depuis la péninsule ibérique jusqu'au bassin oriental de la méditerranée.

Cependant, dans certains pays, comme par exemple le cas de la Tunisie méridionale, la présence de ces deux espèces se raréfient par la pression anthropique et elles demeurent menacées d'extinction, notamment dans les endroits facilement accessibles aux troupeaux.

D'autre part, et surtout sous une sécheresse accentuée, leur présence au sein de l'écosystème témoigne d'un certain équilibre écologique. La nécessité de leur maintien au sein de la strate arbustive du Bou Hedma s'impose donc. Toutefois, la connaissance de leurs exigences germinatives constitue une étape préalable à toute tentative de leur usage en restauration écologique, ainsi que la compréhension de leur dynamique en milieu naturel. A l'heure actuelle on ignore aussi leur comportement écophysologique in situ et ex situ aux stades germinatifs, ainsi que leur réponse aux stress hydrique et salin.

Dans les régions méditerranéennes arides et semi-arides, le recours à des espèces ligneuses autochtones, est considéré comme étant une alternative, dans la plupart des cas, efficace de restauration écologique. Ces espèces doivent leurs intérêts de leurs effets positifs sur le sol ainsi que la végétation. Toutes ces interactions positives définissent le phénomène de facilitation. Dans le cas contraire, les interactions négatives résultant essentiellement de l'épuisement des ressources trophiques et hydriques, définissent le phénomène de compétition.

En définitive, il y a lieu de signaler que la viabilité du parc national du Bou Hedma dépend de la place occupée par sa strate arborée, exclusivement constituée d'*Acacia tortilis* subsp. *raddiana* et de sa strate arbustive, particulièrement formée par *Periploca angustifolia* et *Rhus tripartita*. Ainsi, dans un objectif de connaissance de la tendance future de la dynamique de ces trois taxons, et des interactions biotiques de la végétation au sein du parc, nous avons envisagé des expérimentations relatives aux;

- 1- recherches des obstacles de la régénération naturelle d'*Acacia tortilis* subsp. *raddiana*.**
- 2- exigences germinatives de deux arbustes de grands intérêts, au sein de l'écosystème du Bou Hedma.**
- 3- chercher le rôle des interactions biotiques dans la restauration des écosystèmes arides.**

3. Effets environnementaux et biologiques des espèces fondatrices en zone aride de Tunisie : Cas du parc national de Bou Hedma

Les relations de compétition entre les composantes arbre et herbe ont très souvent été évoquées dans les modèles de fonctionnement et d'aménagement des zones arides. Pourtant, de nombreux auteurs ont montré que dans les milieux semi-arides, les arbres améliorent non seulement les facteurs microclimatiques environnementaux (Tiedeman & Klemmedson, 1977; Kellman, 1979; Bernhard-Reversat, 1982; Ovalle & Avendano, 1988), mais favorisent aussi la production de la strate herbacée (Ovalle & Avendano, 1987; Coughenour *et al.*, 1990; Vetaas, 1992). On peut donc considérer que les arbres contribuent à la production des cultures et des herbages, à travers les pratiques agroforestières et sylvo-pastorales (Kessler & Breman, 1991). Bautista (1999) et Maestre *et al.* (2003) montrent qu'en zone semi-aride de l'Espagne, *Pinus halepensis* améliore les propriétés physico-chimiques du sol. De son côté, Maestre *et al.* (2003) montrent que *Stipa tenacissima* facilite le recrutement de *Pistacia atlantica* dans les zones semi-arides d'Espagne. Dans le même contexte, Ludwig *et al.* (1999) notent que les touffes dispersées dans le paysage aride et semi aride, contribuent à la formation des « îlots fertiles », caractérisés par une amélioration des propriétés physico-chimiques du sol, et de ses activités biologiques très importantes. Ils peuvent engendrer des microsites favorables au développement, et à la croissance de plusieurs espèces végétales (Callaway, 1997).

Des études menées au sud aride de l'Australie par Tongway *et al.* (2004) montrent le rôle biologique important que jouent les touffes des végétaux, dans la restauration des écosystèmes dégradés. Les essais de leur régénération, se sont donc révélés très indispensables. En zone sahélienne du nord du Sénégal, Grouzis & Akpo (1993) ont montré que l'arbre améliore à la fois les conditions climatiques et édaphiques. Sur le plan climatique, le couvert ligneux réduit le rayonnement solaire, la température de l'air et la vitesse du vent, ce qui a pour effet d'atténuer l'évapotranspiration potentielle (ETP). En effet, la réduction de la température maximale de la journée de 2.5°C correspondrait à une diminution d'environ 147 mm/an de l'ETP au niveau du sol (Le Houérou & Popov, 1981). Des résultats similaires ont d'ailleurs été rapportés dans la littérature par de nombreux auteurs (Ovalle & Avendano, 1988; Belsky *et al.*, 1989; Coughenour *et al.* (1990) et Le Houérou (1993).

Sur le plan édaphique, il apparaît que l'arbre augmente la fertilité des sols, tout au moins dans les horizons de surface (Tréca *et al.*, 1996; Bernhard-Reversat, 1982; Ischel & Muoghalu, 1996; Abdallah *et al.*, 2008).

En Afrique sud saharienne, de nombreux travaux (Sanford *et al.*, 1982; Georgiadis, 1989; Belsky *et al.*, 1989; Weltzin & Coughenour, 1990; César, 1991) ont été conduits en zones

sub-humides (moyenne des précipitations annuelles entre 500 et 1500 mm). Cependant, les interactions arbre-herbe ont été peu étudiées, notamment en zones plus arides (précipitations annuelles inférieures à 300 mm). A titre d'exemple, on peut citer les études de Anthelme & Michalet (2006 et 2008) dans le Désert du Niger (76.1 mm), où ils ont montré l'effet facilitateur de *Panicum turgidum* sur les jeunes plants d'*Acacia tortilis*. De leur côté, Munzbergova & Ward (2002) ont vérifié l'hypothèse d'*Acacia tortilis* subsp. *raddiana*: espèce clé de voûte du Désert du Negev.

D'autre part, en zone semi-aride, il a été mis en évidence que l'arbre agit sur la structure spécifique de la végétation herbacée en modifiant sa composition et son recouvrement (Akpo, 1993; Akpo & Grouzis, 1997). La richesse spécifique est plus élevée sous l'arbre (Grouzis *et al.*, 1991). De même, le cycle de végétation est plus étalé (Akpo, 1997), et la production de phytomasse herbacée épigée est deux à trois fois plus importante (Akpo, 1993; Akpo, 1993; Bernhard-Reversat, 1982). Les raisons majeures de l'effet favorable de l'arbre sur la strate herbacée sont particulièrement l'atténuation de la demande évaporative de l'air et le relèvement de la fertilité du sol (Akpo *et al.*, 2004). Différents facteurs peuvent être associés à ce processus d'accroissement de la fertilité du sol sous ombrage comme: i) l'apport de litière par l'arbre et l'herbe (Bernhard-Reversat, 1982 ; Bernhard-Reversat, 1986), ii) l'apport d'éléments par des les précipitations (Kellman, 1979), iii) la redistribution d'éléments nutritifs en surface à partir des horizons profonds (Bosch & Van Wyk, 1970; Charley & Cowling, 1986) et iv) l'apport d'éléments fertilisants par les animaux domestiques (Akpo, 1993) et les oiseaux (Tréca *et al.*, 1996). Contrairement à l'effet positif précédemment évoqué, plusieurs auteurs s'accordent à leur tour sur l'effet plutôt négatif de l'arbre. Ceci, se justifie d'après ces auteurs, par les effets compétitifs et allélopathiques de l'arbre. Une compétition pour les ressources en eau et en nutriments (Monk & Gabrielson, 1985; Parker and Muller, 1982) et une allélopathie provoquée par des substances toxiques, inhibent la germination des thérophytes sous canopée (Schenk *et al.*, 1999; Friedman, 1987).

En guise de conclusion, on peut dire que les auteurs ont des avis contradictoires concernant l'effet positif et négatif de l'arbre sur l'écosystème qui l'entoure.

Toutefois, les hypothèses de l'effet positif de l'arbre sur la strate herbacée environnante, ainsi que les relations arbrisseau et jeunes plants d'arbres ont été très peu étudiées dans un milieu protégé, et non pâturé, comparé à des situations ouvertes et pâturées.

C'est dans ce contexte que s'intègre cette troisième partie de notre travail, et dont l'objectif serait de comprendre les interactions biotiques de la végétation au sein du parc national du Bou Hedma. Nous avons ainsi voulu répondre aux interrogations suivantes:

- Analyser le système agroforestier dans la région du Bou Hedma, où l'effet d'*Acacia tortilis* sur le rendement céréalier a été étudié. Lors de ces expérimentations, nous mettons l'hypothèse qu'*Acacia tortilis* facilite le développement des céréales sous bioclimat aride.
- Tester l'effet d'*Acacia tortilis* sur la strate herbacée naturelle existant dans la même formation végétale.

TROISIEME PARTIE : RESULTATS

1. Vers une meilleure compréhension de la dynamique d'*Acacia tortilis* subsp. *raddiana* en zone aride de Tunisie

Afin de mieux comprendre la dynamique du peuplement d'*Acacia tortilis* à travers l'étude de sa structure, ainsi que l'effet de la protection, nous avons procédé à une observation exhaustive de tous les individus existant à l'intérieur du parc national du Bou Hedma. Ces observations consistent à différentes mesures (paramètres dendrométriques et relevés des coordonnées géographiques).

L'ensemble des résultats obtenus est présenté sous forme d'articles scientifiques. Ainsi, le premier article (en cours de rédaction, article 1) permet de répondre aux questions suivantes:

- Après plusieurs décennies de protection, la forêt de Bled Talah possède-elle à l'heure actuelle, une dynamique progressive ou régressive?
- Peut-on connaître l'âge de cette forêt, surtout que l'origine de l'espèce demeure peu connue ?

Le second article de cette partie, déjà paru au *Journal of Arid Environments* (article 2) permet de répondre à l'interrogation suivante:

- La structure et la dynamique du peuplement d'*Acacia tortilis* sont-elles actuellement influencées par le pâturage, ou inversement par la protection? Quelle serait en outre, la part des conditions édapho-climatiques au niveau de l'évolution de la dynamique de cette espèce clef de voûte?

Article 1

**Structure du peuplement d'*Acacia tortilis* subsp. *raddiana* en
Tunisie présaharienne
(*article en cours de préparation*)**

Structure du peuplement d'*Acacia tortilis* subsp. *raddiana* en Tunisie présaharienne

INTRODUCTION

Comme pour le reste des pays de l'Afrique du Nord, la zone aride et saharienne de Tunisie est marquée par l'absence quasi-totale de la strate arborée. La végétation naturelle, présente une physionomie de steppes, à l'exception des zones de cultures dans les vallées, et sur les montagnes. Parmi les espèces arborées autochtones, on observe encore, des vestiges d'une savane arborée d'*Acacia tortilis* subsp. *raddiana* ou Gommier (*Fabaceae*). En Tunisie, ce taxon est limité à une région unique, appelée Bled Talah (pays d'*Acacia*), et au sein de laquelle fut érigé en 1984 le parc National du Bou Hedma, classé aujourd'hui par l'UNESCO comme Réserve de Biosphère.

Acacia tortilis subsp. *raddiana* est une espèce clé de voûte des zones arides et sahariennes de l'Afrique (Aronson *et al.*, 1993; Munzbergova & Ward, 2002; Anderson & Krzywinski, 2007). Dans son écosystème, *Acacia tortilis* favorise non seulement les facteurs microclimatiques (Tiedeman & Klemmedson, 1977; Kellman, 1979; Bernhard-Reversat, 1982; Ovalle & Avendano, 1988) mais augmentent aussi la diversité et la production de la strate herbacée (Ovalle et Avendano, 1987; Coughenour *et al.*, 1990; Vetaas, 1992; Abdallah *et al.*, 2008); Noumi *et al.*, 2010). L'impact positif d'*Acacia* est dû principalement à l'amélioration des disponibilités en eau et en nutriments du sol (Weltzin & Coughenour, 1990; Coughenour *et al.*, 1990; Bernhard-Reversat, 1982; Isichei & Muoghalu, 1992; Munzbergova & Ward, 2002; Abdallah *et al.*, 2008; Noumi *et al.*, 2010).

De plus, cette espèce ligneuse procure du fourrage au bétail, notamment en période de soudure, offre de multiples usages à l'homme (bois d'œuvre, bois de feu, ombrage, pharmacopée traditionnelle) et joue un rôle écologique déterminant. *Acacia tortilis* subsp. *raddiana* est un arbre « miracle », classé parmi les essences à usages multiples, à fort potentiel, et donc à caractère prioritaire dans les programmes et stratégies de reboisement des régions arides et semi-arides.

Acacia tortilis subsp. *raddiana* est une espèce qui a peuplait plusieurs milliers d'hectares dans le centre et le sud de Tunisie. Lefebvre (1889) note quant à lui, l'existence d'un boisement de 35000 ha situé dans la partie la plus méridionale de la Tunisie entre Gafsa et Maharès, dans la région appelée Bled Talah. Actuellement, cette espèce ne se trouve qu'en état de peuplement

relativement dense que dans la zone dite de Bled Talah (centre de Tunisie), occupant une superficie de 16488 ha. On ignore encore la dynamique de cette espèce dans son écosystème naturel, surtout que son origine demeure peu connue.

Plusieurs recherches ont été conduites dans d'autres pays afin d'expliquer les faibles régénérations naturelles de ce taxon (Ashkenazi, 1995; Anthelme & Michalet, 2009). En Tunisie, les connaissances restent limitées sur la dynamique de ce peuplement naturel malgré les quelques travaux qui ont essayé de chercher les obstacles de cette faible régénération naturelle (Derbel *et al.*, 2007; Noumi *et al.*, 2010). Les raisons possibles de cette faible régénération sont essentiellement:

1- Le taux d'infestation des graines par les insectes séminivores (Halevy, 1974; Lamprey *et al.*, 1974; Coe & Coe, 1987; Ashkenazi, 1995 ; Rohner & Ward, in press; Derbal *et al.*, 2007 ; Noumi *et al.*, 2010). En effet, les semences d'*Acacia tortilis* souffrent de cette attaque parasitaire, dont le taux peut atteindre jusqu'au 96 %.

2- La disponibilité en eau du sol couplée à des effets anthropiques influence le recrutement d'*Acacia tortilis* et accentue la mortalité de ce taxon (Ward & Rohner, 1997; Wiegand *et al.*, 1998).

Considérant la nécessité de nos connaissances sur la dynamique de ce peuplement naturel, il y a eu lieu de signaler que la présente étude aura pour objectifs:

- i) La représentation spatiale exhaustive d'*Acacia tortilis* dans son milieu d'origine;
- ii) L'étude de la structure du peuplement en fonction de certains paramètres dendrométriques;
- iii) L'interdatation du peuplement d'*Acacia tortilis*; évoluant au sein du parc national du Bou Hedma;

MATERIELS & METHODES

Site d'étude

L'étude a été effectuée dans la région du Bou Hedma, située dans une zone appelée Bled Talah (zone d'*Acacia raddiana*), qui selon Le Houérou (1959) fait partie de la région naturelle des Basses Plaines Méridionales. D'une superficie de 16 488 hectares (ha), dont 5114 sous une protection intégrale où nous avons conduit la plupart de nos expérimentations. Le Djebel Bou Hedma culmine à 840 mètres. Sa pluviométrie varie selon l'altitude, de 150 mm en moyenne en plaine, elle atteint 200 mm en moyenne sur le versant Nord et 300 mm au sommet du djebel.

La température moyenne est de 17.2°C, tandis que la moyenne des maxima du mois le plus chaud (juillet, août) est de 36.2°C et la moyenne des minima du mois le plus froid (décembre, janvier) est de 3.8°C (Floret & Pontanier, 1982; Chaieb & Boukhris, 1998).

Paramètres mesurés

Afin d'étudier la structure de la population d'*Acacia tortilis* et comprendre les mécanismes de la dynamique de cette espèce clé de voûte de la région de Bled Talah, nous avons procédé à un échantillonnage systématique et exhaustif de tous les individus occupant la superficie de 5114 ha. La détermination des coordonnées géographiques (à l'aide d'un GPS) a été effectuée pour chaque individu du parc, et une représentation spatiale sur une image satellitaire SPOT de 2000 a été effectuée en utilisant le logiciel ARC Gis 9.2

Plusieurs paramètres ont été mesurés, et ce, pour tous les individus qui existent dans cet écosystème. La hauteur totale qui est la distance verticale séparant le niveau du sol au sommet de l'arbre (bourgeon terminal). Le diamètre du houppier permettant de calculer le degré de couverture des individus d'*Acacia* sur l'ensemble de l'écosystème.

La circonférence du tronc de l'arbre mesurée à la base, ce paramètre permet surtout la détermination de la structure du peuplement d'une part, et d'autre part, dans l'estimation de l'âge de cette forêt.

La densité (individus/ha) des individus d'*Acacia* a été déduite puisqu'on connaît la superficie totale du site d'étude et nous avons effectué un inventaire exhaustif de tous les individus d'*Acacia*.

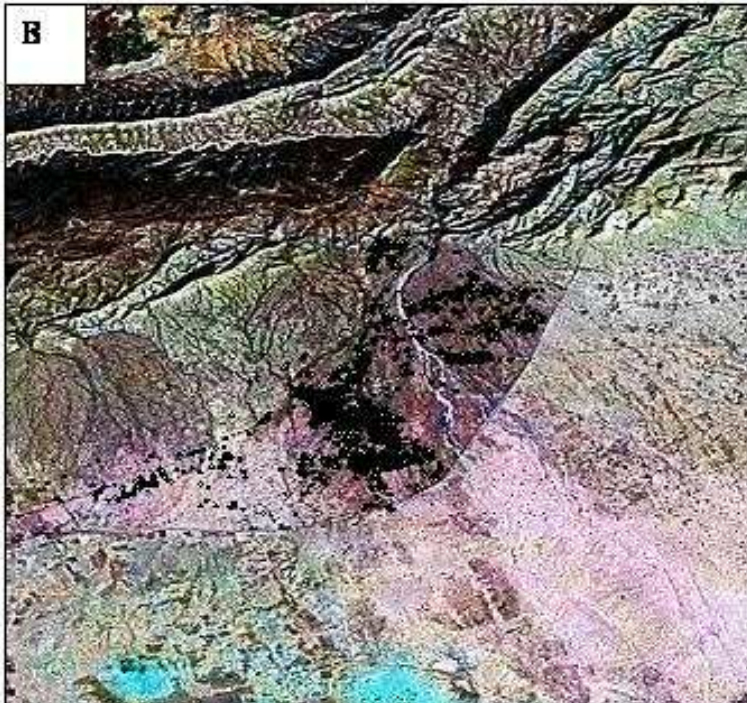
Des essais de détermination d'âge ont été effectués sur des sections transversales de tronc d'*Acacia*. Un total de 100 individus a été manipulé, se sont des individus braconniers et morts. Le comptage des cernes annuels est faite sous microscope stéréoscopique.

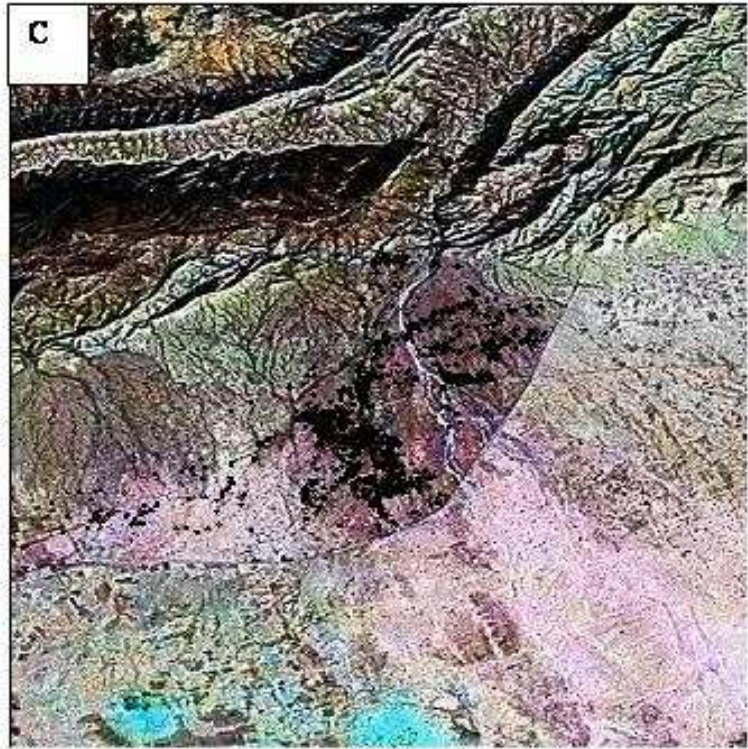
RESULTAS

Représentation spatiale des individus d'Acacia tortilis

La figure 1 montre la distribution spatiale du peuplement d'*Acacia tortilis* dans son milieu d'origine à savoir le parc national de Bou Hedma, sur une image satellitaire SPOT de 2000. Globalement, la densité du peuplement la plus importante se localise surtout sur les lits d'écoulement et au niveau des sites où les conditions édaphiques sont les plus favorables. En effet, tous les individus d'*Acacia* sont représentés par des nuages de point. La figure 1A illustre les jeunes individus, ayant une circonférence \leq à 10 cm, et sont au nombre de 4719. La figure 1C représente les individus de circonférence entre 20 et 30 cm, ayant le nombre le moins élevé ne dépassant pas les 3000. Le peuplement total est dominé par les individus les

plus âgés ayant des circonférences supérieures à 40 cm et sont répartis sur toute la zone d'étude avec un nombre de 7438 (Figure 1E).





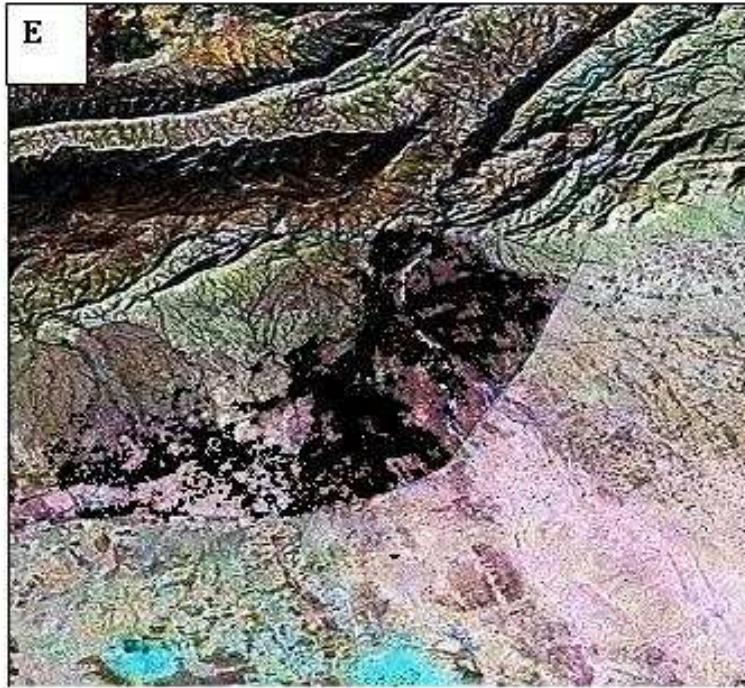


Figure 1. Répartition des individus d'*Acacia tortilis* subsp. *raddiana* au sein de l'écosystème du Bou Hedma sur une image satellitale SPOT 2000 (**A**: individus de circonférence ≤ 10 cm ; **B**: individus de circonférence]10-20] ; **C**: individus de circonférence]20-30] ; **D**: individus de circonférence]30-40] ; **E**: individus de circonférence > 40 et **F**: peuplement total d'*Acacia tortilis*).

Densité d'Acacia tortilis

L'examen des résultats concernant ce paramètre révèle une densité d'*Acacia tortilis* faible de l'ordre de 5 individus à l'hectare (une superficie de 5114 ha abrite un peuplement de 23191 individus). Globalement, au niveau du parc national du Bou Hedma, la densité reste faible. En effet, la croissance lente, les conditions édapho-climatiques précaires ainsi que l'ampleur de l'infestation des graines d'*Acacia tortilis* par les bruches, laissent croire à priori à une éventuelle chute du nombre d'individus qui devraient apparaître suite à la germination.

Structure du peuplement d'Acacia tortilis subsp. raddiana en fonction de la circonférence

La figure 1 présente la structure du peuplement d'*Acacia tortilis* à l'intérieur du parc national du Bou Hedma. Elle est basée sur une mesure de la circonférence des troncs d'arbres. La structure des individus de la forêt de Bou Hedma est caractérisée par un nombre élevé des individus adultes (ayant une circonférence supérieure à 40 cm). L'effectif des individus de petite circonférence est cependant réduit. En effet, les individus adultes représentent 32.07 % du peuplement total, alors que le pourcentage des individus dont les circonférences inférieures à 10 cm, ne dépasse guère les 20.34%. Ces caractéristiques sont les prototypes d'un peuplement doué d'une capacité de dépérissement, qui n'est pas stable, structure d'un peuplement en déclin.

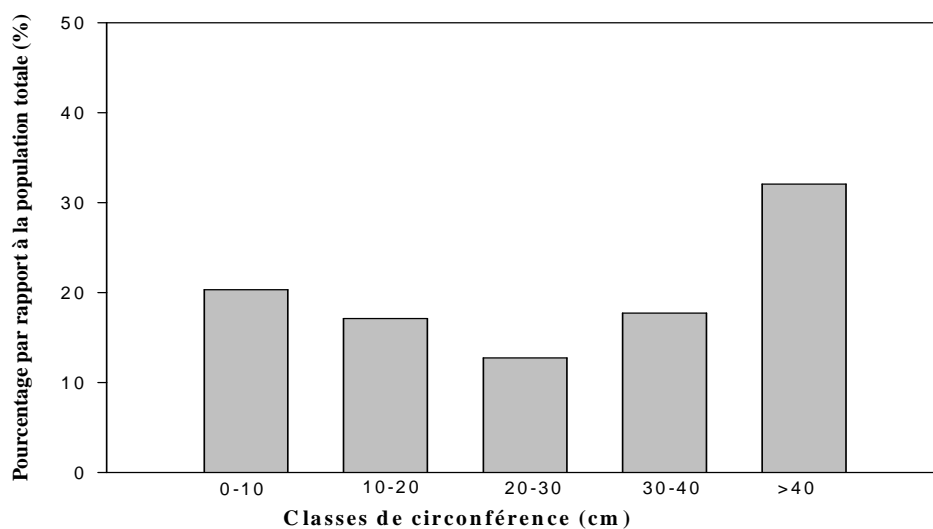


Figure 2. Structure du peuplement d'*Acacia tortilis* subsp. *raddiana* en fonction de la circonférence.

Détermination d'âge du peuplement d'*Acacia tortilis*

La figure 3 représente le résultat d'interdatation qui s'est avérée extrêmement difficile puisqu'on n'a pas de répétitions pour chaque classe de circonférence. Cependant sur les 100 rondelles manipulées, ayant des circonférences variant de 15 à 145 cm, l'âge cambial passe de 20 à 138 ans (Figure 4). On note qu'en terme de tendance à long terme, il existe une forte corrélation entre la circonférence et l'âge. En outre, plus la circonférence de l'individu d'*Acacia* augmente plus il est âgé, par conséquent la circonférence constitue un paramètre fiable pour la dynamique du peuplement d'*Acacia* dans son milieu d'origine à savoir le parc national de Bou Hedma, et surtout que l'origine de l'espèce demeure peu connu.

En utilisant l'équation de cette régression, nous avons pu estimé l'âge de tous les individus du peuplement d'*Acacia tortilis* varie de 16.5 jusqu'au 316 ans.

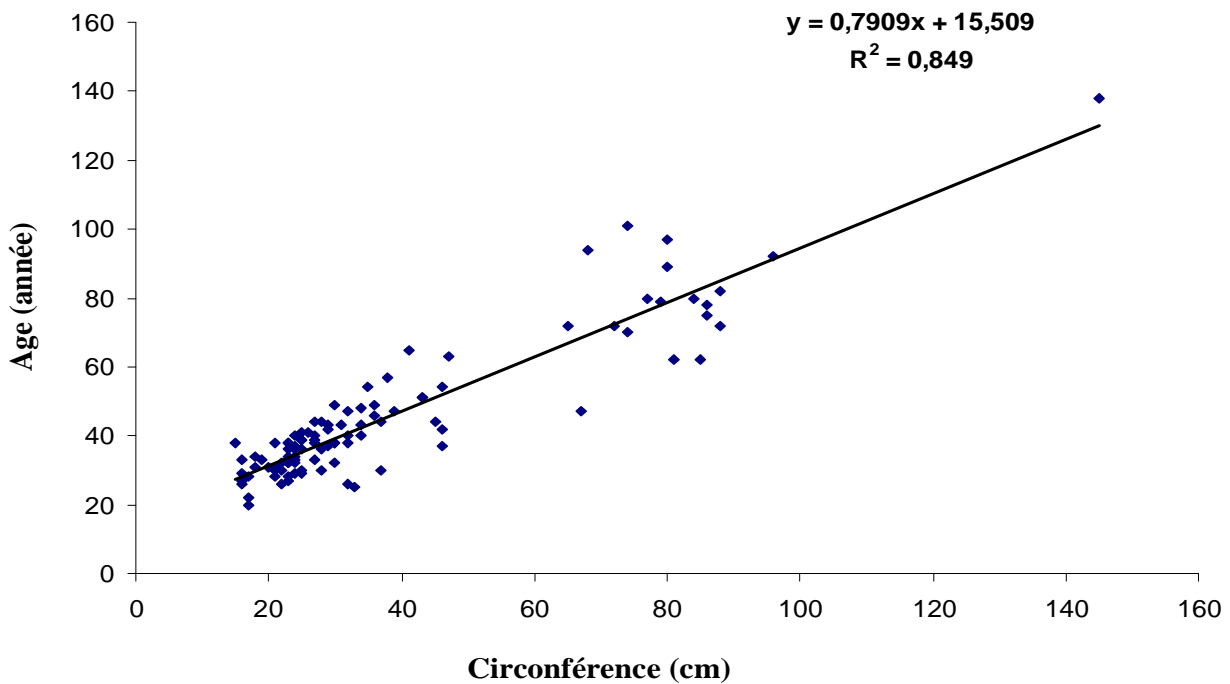


Figure 3. Corrélation entre la circonférence et l'âge des individus d'*Acacia tortilis*.



Figure 4 . Photos des sections transversales basales, de bois d'*Acacia tortilis* subsp. *raddiana*.

DISCUSSION

Il ressort de cette analyse que le peuplement de la forêt de Bou Hedma suit une certaine dynamique régressive, puisque la dynamique d'une population végétale est essentiellement basée sur la régénération naturelle. En outre, nos résultats révèlent la dominance des individus de grandes circonférences et le petit nombre d'individus de petites circonférences, de l'ordre de 20%. Ces caractéristiques, accentuées par un âge globalement supérieur à dix ans de ce peuplement, sont les prototypes d'un peuplement en péril.

Nos résultats plaident en faveur ceux démontrés sur la même espèce au Désert de Néguev par plusieurs auteurs (Ashkenazi, 1995; Ward & Rohner, 1997; Wiegand *et al.*, 1998). De leur côté, Anthelme & Michalet (2009) évoquent le problème de l'absence de la faible régénération naturelle de cette espèce dans le désert de Niger.

Dans l'écosystème de Bou Hedma, cette faible régénération naturelle est traduite par une densité faible qui ne dépasse guère les 5 individus à l'hectare. Les causes possibles de ce déclin, sont essentiellement attribuées aux insectes dévastateurs des graines d'*Acacia*. En effet, les semences d'*Acacia tortilis* souffrent d'une attaque parasitaire dont le taux peut excéder les 96%, et par conséquent réduit le recrutement de ce taxon (Halevy & Orshan, 1972; Halevy, 1974; Lamprey *et al.*, 1974; Coe & Coe, 1987; Ashkenazi, 1995; Rohner & Ward, 1997; Derbel *et al.*, 2007; Noumi *et al.*, 2010).

Nos résultats s'accordent avec ceux évoquant une certaine limite de l'effet de la mise en défens, et ce grâce à la présence d'une pellicule de battance qui empêche la germination des espèces végétales (Floret & Pontanier, 1982; Van Bremen & kinyanjui, 1992; Ouled Belgacem, 1999; Jauffret & Lavorel, 2003). Contrairement à d'autres études (Le Houérou, 1969; Grouzis, 1987; Chaieb, 1997) ayant trait à l'effet bénéfique de la protection sur la dynamique de la végétation. Dans le même contexte, Halevy (1974) et Miller (1995) estiment que la germination des graines d'*Acacia raddiana* consommées par des gazelles est améliorée, puisque le passage par le tractus digestif crée une sorte de scarification.

La structure de la graine de cette légumineuse caractérisée par des téguments imperméables à l'eau et à l'oxygène et nécessite une scarification permettant l'imbibition et la germination (Werker, 1980, 1981; Hanna, 1984; Cavanagh, 1987). A cette structure, s'ajoute les conditions édapho-climatiques défavorables, et surtout dans la région de Bou Hedma, où la teneur en eau du sol conditionne la dynamique de la végétation et influençant d'une manière cruciale la structure de ce peuplement, et par conséquent les jeunes plants seront incapables de supporter les stressés (Noumi *et al.*, 2010). D'autres auteurs (Ehleringer, 1994; Larwanou & Saadou, 2004; Reynolds *et al.*, 2004) montrent que la régénération naturelle des ligneux est

conditionnée par la teneur en eau du sol, ce paramètre est considéré comme un facteur clé pour la croissance des arbres, la composition floristique et par conséquent le fonctionnement des écosystèmes. En contre partie, cette inhibition tégumentaire des graines constitue un facteur adaptatif important pour la survie de l'espèce, puisqu'elle permet le maintien d'un stock de graines viables dans le sol (Nongonierma, 1978b; Coe & Coe, 1987; Tybirk, 1991). Ces graines peuvent survivre ainsi plusieurs années, passer sans dommage des périodes défavorables à la germination et à la survie de la plantule, et germer lorsque les conditions écologiques deviennent favorables (Tybirk, 1991).

Une autre cause possible de cette faible régénération est la dominance de la compétition entre les autres espèces du parc et les jeunes plants d'*Acacia tortilis* (résultats non publiés), surtout que plusieurs études révèlent la dominance de cet effet négatif dans les écosystèmes semi-arides et sahariennes (Tielborger & Kadmon 2000 ; Maestre & Cortina 2004).

En guise de conclusion, le peuplement d'*Acacia tortilis* subsp. *raddiana* de la région de Bled Talah, se caractérise par une structure irrégulière, témoignant d'une certaine dynamique régressive de l'espèce, mettant en péril l'état de cette forêt à long terme. Il serait intéressant de prendre des mesures adéquates afin de sauver cette forêt, et d'orienter des programmes de recherches à long terme sur cet arbre, visant à protéger ce taxon, considéré comme espèce clef de voûte.

REFERENCES

- Abdallah, F., Noumi, Z., Touzard, B., Ouled Belgacem, A., Neffati, M., Chaieb, M., 2008. The influence of *Acacia tortilis* (Forssk.) subsp. *raddiana* (Savi) and livestock grazing on grass species composition, yield and soil nutrients in arid environments of South Tunisia. *Flora*, 203, 116-125.
- Anthelme, F., Michalet, R. 2009. Grass-to-tree facilitation in an arid grazed environment (Aïr Mountains, Sahara). *Basic and Applied Ecology*, 10, 437-446.
- Aronson, J., C. Floret, E. Le Floch, C. Ovalle & R. Pontanier, 1993a. Restoration and rehabilitation of degraded ecosystems in arid and semi-arid lands. I. A view the South. *Restoration Ecology*, 1, 8-17.
- Aronson, J., Floret, C., Le Floch, E., Ovalle, C., Pontanier, R., 1993b.- Restoration and rehabilitation of degraded ecosystems in arid and semi-arid lands. II. Case studies in southern Tunisia, central Chile, and northern Cameroon. . *Restoration Ecology*, 1, 168-187.

- Ashkenazi, S., 1995. *Acacia* trees in the Negev and the Arava, Israel: A review following reported large-scale mortality (in Hebrew, with English summary). Hakeren HaKayemet LeIsrael. p. 121. XVII. Jerusalem.
- Bernhard-Reversat, F., 1982. Biogeochemical cycles of nitrogen in a semi-arid savanna. *Oikos* 38, 321-332.
- Coe, M., Coe, C., 1987. Large herbivores, acacias trees and bruchid beetles. *South African Journal of Science* 83, 624-635.
- Coughenour, M.B., Delting, J.K., 1986. *Acacia tortilis* seed germination responses to water potential and nutrients. *African Journal Ecology* 24, 203-205.
- Derbel, S., Noumi, Z., Anton, K.W., Chaieb, M., 2007. Life cycle of the coleopter *Bruchidius raddiana* and the seed predation of the *Acacia tortilis* subsp. *raddiana* in Tunisia. *CR Biol.*, 330, 49-54.
- Floret, C., Pontanier, R., 1982. L'aridité en Tunisie pré-sharienne, climat, sol, végétation et aménagement. *Travaux et documents de l'ORSTOM*, 150 p.
- Grouzis, M., 1988. Structure, productivité et dynamique des systèmes écologiques sahéliens (Mare d'oursi, Burkina Faso). ORSTOM, Paris, France.
- Halevy, G., 1974. Effets of gazelles and seed beetles (*Bruchidae*) on germination and establishment of *Acacia* species. *Israel Journal of Botany* 23, 120-126.
- Halevy, G., Orshan, C., 1972. Ecological studies of *Acacia raddiana*, *Acacia tortilis* and *Acacia gerardii* ssp. *negavensis*. *Israel Journal of Botany*, 21, 197-208.
- Jauffret, S., Lavorel, S., 2003. Are plant functional types relevant to describe degradation in arid, southern Tunisian steppes? *Journal of Vegetation Science* 14, 399-408.
- Kellman, M., 1979. Soil enrichment by neotropical savanna trees. *Journal of Ecology* 67, 565-577.
- Lamprey, H.F., Halevy, G., Makacha, S., 1974. Interactions between *Acacia*, bruchid seed beetles and large herbivores. *East African Wildlife Journal* 12, 81-85.
- Larwanou, M., Saadou, M., 2004. Biodiversity of ligneous species in semi-arid to arid zones of southwestern Niger according to anthropogenic and natural factors. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 105, 267-271.
- Le Houérou, H.N., 1969. La végétation de la Tunisie steppique (avec références au Maroc, à l'Algérie et à la Libye). *Analyses de l'INRAT-tunisie* vol 42; 617 p.
- Maestre, F.T., Cortina, J., 2004. Insights into ecosystem composition and function in a sequence of degraded semiarid steppes. *Restoration Ecology*, 12, 494-502.

- Munzbergova, Z., Ward, D., 2002. *Acacia* trees as keystone species in Negev desert ecosystems. *Journal of Vegetation Science* 13, 227-236.
- Noumi, Z., Ouled Dhaou, S., Abdallah, F., Touzard, B., Chaieb, M., 2010. *Acacia tortilis* subsp. *raddiana* in the North african arid zone: the obstacles to natural regeneration. *Acta Botanica Gallica*, 157 (2), 231-240.
- Noumi, Z., Touzard, B., Michalet, R. & Chaieb, M. (2010) The effects of browsing on the structure of *Acacia tortilis* (Forssk) Hayne ssp. *raddiana* (Savi) Brenan along a gradient of water availability in arid zones of Tunisia. *Journal of Arid Environments*, 74, 625-631.
- Ouled Belgacem, A., Neffati, M., Papanastasis, V.P., Chaieb, M., 2006. Effects of seed age and seeding depth on growth of *Stipa lagascae* R. & Sch. seedlings. *Journal of Arid Environments*, 65, 682-687.
- Ovalle, C., Avendano, J., 1987. Interactions de la strate ligneuse avec la strate herbacée dans les formations d'*Acacia caven* (Mol.) Hook. et Arn. Au Chili. In Influence de l'arbre sur la composition floristique, la production et la phénologie de la strate herbacée. *Acta Oecol., Oecologia Plantarum* 9, 2: 113-134.
- Rohner, C., Ward, D., 1997. Chemical and mechanical defense against herbivory in two sympatric species of desert *Acacia*. *Journal of Vegetation Science* 8, 717-726.
- Tiedemann, A.R., Klemmedson, J.O., 1977. Effect of mesquite trees on vegetation and soils in the desert grasslands. *Journal of Range and Management* 26, 27-29.
- Tielbörger, K., Kadmon, R., 2000. Temporal environmental variation tips the balance between facilitation and interference in desert plants. *Ecology*, 81, 1544–1553.
- Tyrbirk, K., 1991. Regeneration of woody legumes in Sahel, AAU Report vol.27, Aarhus Univ. Press, Aarhus, Denmark, pp. 1-81.
- Van Bremen, H., Kinyanjui, H.C.K., 1992. Soils of the Lodwar area (quarter degree sheets, 24, 25 and parts of 26, 38, 39 & 40): an inventory of soils, an evaluation of present land use and recommendation for future land use. Report (n°R17) of Kenya Soil Survey, Nairobi, Kenya.
- Vetaas, O.R., 1992. Micro-site effects of trees and shrubs in dry savannas. *Journal of Vegetation Science* 3: 337-344.
- Ward, D., Rhoner, C., 1999. Anthropogenic causes of high mortality and low recruitment in three *Acacia* tree taxa in the Negev desert Israel. *Bio. Conserv.*, 6, 877-893.
- Weltzin, J.F., Coughenour, M.B., 1990. Savanna trees influence on understory vegetation and soil nutrients in northwestern Kenya. *Journal Vegetation Science* 1: 325-334.

Wiegand, K., Jeltsch, F., Ward, D., 1999. Analysis of the population dynamics of *Acacia* trees in the Negev desert, Israel with a spatially-explicit computer simulation model. *Ecology Modelling*, 117, 203-224.

Article 2

The effects of browsing on the structure of *Acacia tortilis* (Forssk.)

**Hayne ssp. *raddiana* (Savi) Brenan along a gradient of water
availability in arid zones of Tunisia**

(article paru dans Journal of Arid Environments)

Provided for non-commercial research and education use.
Not for reproduction, distribution or commercial use.



This article appeared in a journal published by Elsevier. The attached copy is furnished to the author for internal non-commercial research and education use, including for instruction at the authors institution and sharing with colleagues.

Other uses, including reproduction and distribution, or selling or licensing copies, or posting to personal, institutional or third party websites are prohibited.

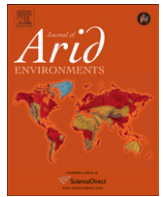
In most cases authors are permitted to post their version of the article (e.g. in Word or Tex form) to their personal website or institutional repository. Authors requiring further information regarding Elsevier's archiving and manuscript policies are encouraged to visit:

<http://www.elsevier.com/copyright>



Contents lists available at ScienceDirect

Journal of Arid Environments

journal homepage: www.elsevier.com/locate/jaridenv

The effects of browsing on the structure of *Acacia tortilis* (Forssk.) Hayne ssp. *raddiana* (Savi) Brenan along a gradient of water availability in arid zones of Tunisia

Z. Noumi^{a,b}, B. Touzard^{b,*}, R. Michalet^b, M. Chaieb^a

^a Université de Sfax, Faculté des Sciences, Laboratoire de Biologie et d'Ecophysiologie des végétaux en milieu aride 99/U.R/09-12, Département des Sciences de la Vie, Route de Sokra, Km 3.5, BP 802-3018, Gouvernorat de Sfax, Sfax, Tunisie

^b Université Bordeaux 1, Laboratoire Ecologie des Communautés, UMR INRA 1202 BioGeCo, Avenue des Facultés, 33405 Talence, France

ARTICLE INFO

Article history:

Received 18 February 2009

Received in revised form

11 November 2009

Accepted 23 November 2009

Available online 15 January 2010

Keywords:

Dendrometric parameters

Herbivory

Natural regeneration

Soil water content

Tree

ABSTRACT

In the past, *Acacia tortilis* colonised thousands of hectares in central and southern Tunisia. Nowadays, *A. tortilis* is restricted to central Tunisia. The aim of this research was to explore the effects of browsing on the structure of a population of *A. tortilis* along a gradient of soil water availability. We selected three plant communities differing in soil water availability and pressure of disturbances by livestock (browsing). We explored populations of *A. tortilis* by measuring dendrometric parameters to check the regeneration potentialities of this tree. We hypothesised that the regeneration of *A. tortilis* is positively correlated with both soil water content and browsing. The dominance of young trees of *A. tortilis* demonstrates that this tree definitely shows a natural regeneration mainly in the browsed areas. The variation in water availability regime may have considerable effects on the structure of *A. tortilis* populations and the regeneration of *A. tortilis* is positively correlated with water availability. Finally, browsing seems to be a negative factor affecting the general structure of the *A. tortilis* populations (decreasing in density, canopy cover and canopy diameter) but a positive factor in terms of regeneration (higher abundance of young trees in browsed areas).

© 2009 Elsevier Ltd. All rights reserved.

1. Introduction

Under arid conditions, trees play a key role in ecosystem functioning and ecosystem services. For example, woody species can reduce soil erosion and slow down desertification (Young, 1989) due to both climatic variation and human impact (Tsakona and Gekas, 2007). Leguminous trees especially, such as *Acacia* species, also improve soil nutrient availability (Gedda, 2003). The genus *Acacia* is widely distributed (Ross, 1981) and is economically important. For instance, in the African Saharan region, *A. tortilis* provides food and shelter to many desert animals, while the species is also a major source of fuel, fodder and remedies for local Bedouin people and their livestock (Ashkenazi, 1995).

The present reduction in tree cover within arid environments has been explained in different ways. Firstly, some authors emphasized that changes in water availability related to increasing

frequency of drought events may have caused decline in tree cover (Le Houérou, 1984). In particular, soil water availability is known as a key factor determining tree growth, species composition and distribution as well as ecosystem functioning and long-term water, carbon and nutrient balances (Ehleringer, 1994; Reynolds et al., 2004). Secondly, others stressed variation in grazing intensity (Diaz Barradas et al., 1999; Jauffret and Lavelle, 2003) or changes in the levels of disturbances such as grazing, logging, mining, and fire (Hadar et al., 1999) as the main causes of tree cover decline. These analyses consider that grazing can directly prevent the recruitment of woody plants (Gibson and Kirkpatrick, 1989) or may change competitive interactions between grasses and tree seedlings through selective defoliation (Sternier, 1989), which may lead to conversion of woodlands into grasslands. Additionally, intensively grazed areas in arid regions are also subjected to strong logging for firewood, which particularly affects adult trees and may lead to significant tree density regression (Banda et al., 2006). In a recent study, Dharani et al. (2008) showed that although heavy browsing reduced the height and canopy of *Acacia* trees, it did not eradicate any trees for all that. Quite the opposite, it even activated seedling regeneration. They also noted that even in the dry season, the heavy browsing pressure by large herbivores did not appear to have

* Corresponding author. Tel.: +33 5 4000 8895; fax: +33 5 4000 3657.
E-mail address: b.touzard@ecologie.u-bordeaux1.fr (B. Touzard).

Nomenclature

■ ■ ■ Greuter et al. (1984).

a negative impact on Acacia woodland. In contrast, Skarpe (1990) reported that grazing accelerates tree growth in semi-arid regions because water availability is improved by the grazing of herbaceous vegetation (surrounding the trees) that can potentially pump water.

Other recent studies (Hughes, 2003; Snyder and Tartowski, 2006) have shown that there is a strong evidence of a worldwide increase of woody plants in arid and semi-arid savannas. One of the reasons for this is to consider the increase in atmospheric CO₂, due to global warming which benefits C₃ plants (such as the *A. tortilis* tree) more than C₄ plants. In view of these problems, conservation biologists have sought to protect trees using different strategies to improve regeneration of Acacia trees in National Parks (Banda et al., 2006; Grouzis, 1988). Nowadays, *A. tortilis* is a species which has a circum-Saharan distribution and characterises arid and sub-desert climatic zones of both Mediterranean and tropical climates. It is one of the rare species still present in pre-Saharan Tunisia which colonised thousands of hectares in the past in central and southern Tunisia. Its geographical distribution is presently limited to the region of Bou-Hedma (16,000 ha, Bled Talah). In this low-rainfall region (mean annual rainfall <200 mm), this rare natural ecosystem has been subjected to increasing human pressure since the beginning of the 20th century. In the same way, Larwanou and Saadou (2004) have shown that more woody species have disappeared from the arid zone than from the semi-arid zone as

a consequence of human activities and this has also contributed to accelerate desertification. In 1986, an area of 5000 ha was included in the Bou-Hedma National Park and ranked by the UNESCO (1986) as a biosphere reserve in order to preserve the *A. tortilis* population and reduce desertification (Gupta et al., 1981). Although some studies have been conducted on this population of *A. tortilis*, particularly in the fields of phenology and ecophysiology (Grouzis and Le Floch, 2003; Zaâfour and Chaieb, 1999), its dynamics, and in particular, the causes of its distribution have not been studied in details. Knowledge of the dynamics of this population may be useful to test the efficiency of different management scenarios (Swartzman and Kaluzny, 1987).

The aim of the present study is to analyse the effects of browsing on the structure of a Tunisian population of *A. tortilis* along a gradient of water availability. We wanted to explore populations of *A. tortilis* trees by measuring several dendrometric parameters such as trunk diameter, height, canopy diameter, canopy cover and density in order to check the regeneration potentialities of this tree. We hypothesised that the regeneration of *A. tortilis* is: (i) positively correlated with water availability in soil because water is a limiting factor in arid zones; and (ii) positively correlated with browsing because browsing can disrupt the development of surface pellicle in the soil, which inhibits germination of Acacia seeds.

2. Materials and methods

2.1. Study area

The study area is located in the Governorate of Sidi Bouzid, in central and southern Tunisia in the region of the Bou-Hedma

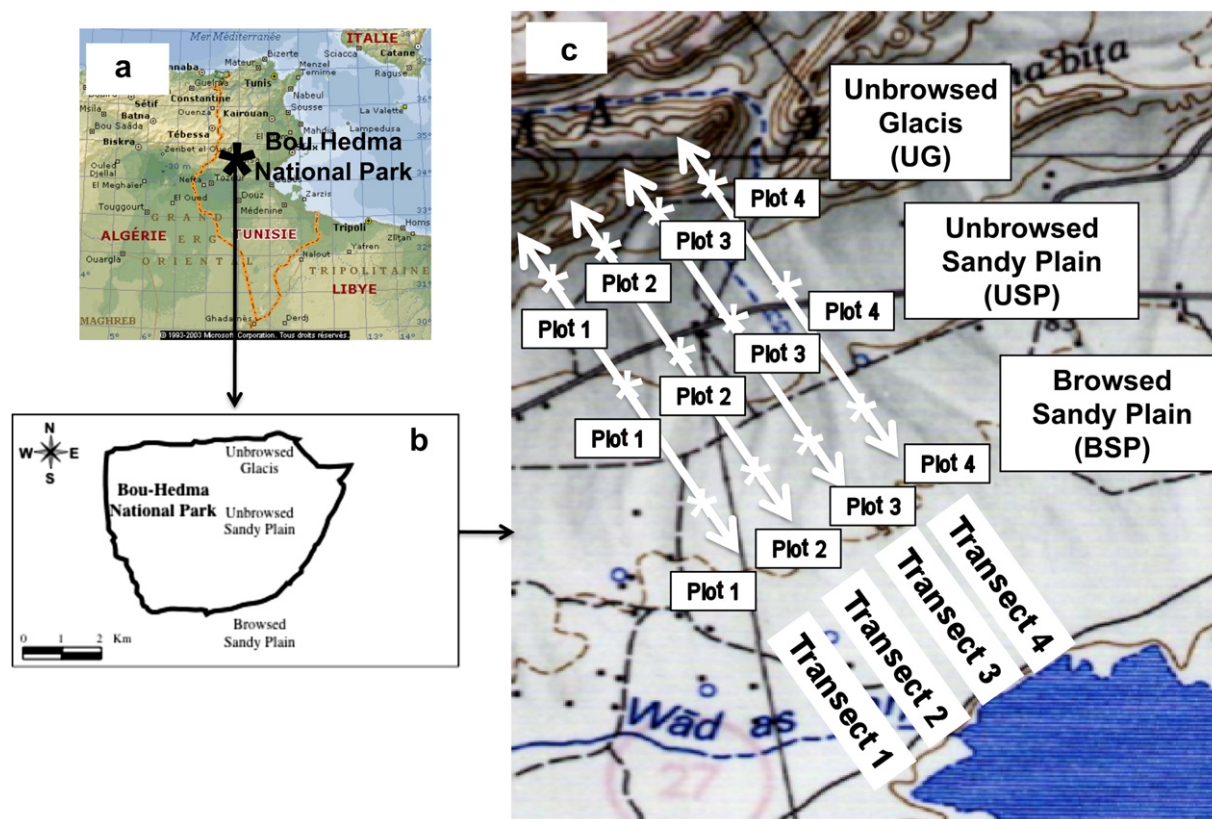


Fig. 1. Localisation of the study area (in Tunisia, a) inside and outside the Bou-Hedma National Park (south Tunisia, b). The black line indicates the limits of the park. Location of the three plant communities (UG, unbrowsed glacis; USP, unbrowsed sandy plain; BSP, browsed sandy plain) in the experimental design (c). Four plots (Plots 1–4) for each community were designed along four parallel transects (Transects 1–4) delineated from the bottom of the mountain range to the valley bottom, in order to cross the three communities. Each plot was approximately located within the centre of each community and the four transects were at least 500 m apart from one another.

National Park (33°30'N and 9°38'E) (Fig. 1a). Following Emberger's classification (Emberger, 1955), the climate is Mediterranean arid with temperate winters. The average annual rainfall varies from 150 mm in the plain (at 100 m) to 300 mm on the highest peak of the mountain range (at 800 m). However, like in other arid Mediterranean climates, inter-annual variability in precipitation is high (151 mm \pm 21 between the years 1996 and 2008). Mean minimum temperature of the coldest month (January) is 3.9 °C and mean maximum temperature of the warmest month (August) is 36.2 °C. *A. tortilis* subsp. *raddiana* occurred in the study area. According to Le Hou  rou (1969), the *A. tortilis* population is considered as a pseudo-savanna, with scattered tree or shrub individuals of *A. tortilis* associated with several species of grasses, shrubs and ligneous chamaephytes.

2.2. Experimental design and measurements

In the study area, two types of habitats can be distinguished according to elevation and geomorphological positions, namely the "glacis", at the bottom of the mountain range, and the "sandy plain", between the glacis and the valley bottom. The "glacis" corresponds to an extension of the piedmont composed of villafranchian calcareous crust and covered with loamy soils that were generally not very deep. It gets water from the adjacent mountains. The "sandy plain" is a large area with a gentle slope that does not receive runoff water.

2.2.1. Measurements of the browsing effect

Inside the Bou-Hedma National Park, there is a very light browsing (the stocking density is about one animal per 40 ha) due to Saharan antelopeans (*Addax nasomaculatus* and *Oryx leucoryx*) and some ostriches (*Struthio camelus*) (Le Hou  rou, 2005). Outside the park, the neighbouring pastoral land is subjected to an intensive browsing by domestic herds (sheep, goats, camels) with a stocking density equal to about two animals per ha. The browsing effect was thus assessed only in the sandy plain by a comparison of its browsed and unbrowsed areas. As *A. tortilis* was not present in the browsed glacis, our samplings were carried out only in the three plant communities: unbrowsed glacis (UG), unbrowsed sandy plain (USP) and browsed sandy plain (BSP).

2.2.2. Measurements of the soil water availability effect

The comparison between the glacis and the sandy plain enables a comparison of the structure of *A. tortilis* population in habitats with differing water availability. Soil moisture (volumetric soil water content) was measured in the glacis and the sandy plain at a depth of 10 cm with a FDR probe (ThetaProbe ML2x, Delta T, Cambridge, UK). Ten random points of measurements per community type were carried out at different times. The first measures were made during the dry period, whereas the other ones were sampled after a 25-mm rain, at the intervals of 3, 6, 9, 12 and 15 days after the rain.

2.2.3. Measurements of the dendrometric parameters of *Acacia*

Tree density of *A. tortilis* was measured in UG, USP and GSP by counting all individuals in four 1-ha plots per community. Four plots (Plots 1–4) per community types (UG, USP, GSP) were designed along four parallel transects (Transects 1–4) delineated from the bottom of the mountain range to the valley bottom, in order to cross the three communities (Fig. 1c). Plots were approximately located within the centre of each community along transects, and the four transects were at least 500 m apart from one another. Individual tree measurements were then conducted on 100 tree individuals per community and per transect. Tree individuals were systematically sampled in the density plots and then

in adjacent additional plots, in order to sample the required number of tree individuals. Because tree density differed from one community to another, the sampled areas for tree individual measurements varied between 2 and 5 ha among communities.

For each tree, we measured trunk diameter, tree height and canopy diameter. Trunk diameters were calculated from circumference measurements made at ground level because of heavy branching of the species at very low height. When several branches emerged directly from the ground we measured the circumferences of all emerging shoots and estimated the trunk diameter using the formulae of Fabre (1979):

$$D = (d_1^2 + d_2^2 + d_3^2 + \dots + d_n^2)^{1/2}$$

Where D , estimated diameter of the trunk and $d_1 \dots d_n$, diameter of basal shoots.

Tree height was measured with a graduated ruler. The canopy diameter was deducted from the longest length of the vertically projected canopy surface. The canopy cover (%) of the population of *A. tortilis* in each 1 ha-wide plot was calculated by adding the vertical projections of individual canopy surfaces. Individual canopy surfaces were assimilated to circles because *A. tortilis* has an almost circular canopy surface.

2.3. Statistical methods

We used one-way analysis of variance (ANOVA), followed by Tukey's HSD-tests, to analyse differences in soil moisture, tree density, mean trunk diameter, mean tree height, mean canopy diameter and canopy cover among the three plant communities (UG, USP, BSP). All individual values of tree height, trunk and canopy diameter were averaged per plot and these data were log-transformed before ANOVA. We built a size-class distribution diagram, with trunk diameter, for each community, separating the data set in six diameter classes, 0–10, 10–20, 20–30, 30–40, 40–50 and >50 cm. Differences in percentage of individuals within each size-class and between communities were analysed with a one-way ANOVA, followed by Tukey's tests. We conducted a principal component analysis on a matrix of 12 rows and nine columns. The 12 rows corresponded to the four plots of each of the three communities. The nine columns referred to the five variables (tree density, canopy cover, tree height, trunk diameter, canopy diameter) and to both the relative and absolute numbers of smallest (0–10 cm class diameter) and largest individuals (>50 cm class diameter). The relative numbers of individuals per class diameter were obtained from the size-class distribution diagrams, whereas the absolute numbers were obtained from the data collected within the 1 ha-large density plots. ANOVA were conducted with SPSS version 12 and the PCA with the ADE-4 software (Thioulouse et al., 1997).

3. Results

3.1. Soil water availability in the three communities

Fig. 2 shows the change of soil water content for the three plant communities. During the dry period, there were no significant differences between the communities ($P = 0.44$). On the other hand, after a rainfall of 25 mm, the unbrowsed glacis was significantly wetter than both the unbrowsed and browsed sandy plain ($P < 0.01$). Six days after the rain, this phenomenon was reversed, and the two communities of the sandy plain (browsed and unbrowsed areas) exhibited a quantity of water in the soil that was significantly higher than those of the unbrowsed glacis ($P < 0.001$). This tendency remained constant 9, 12 and 15 days after the rain occurrence.

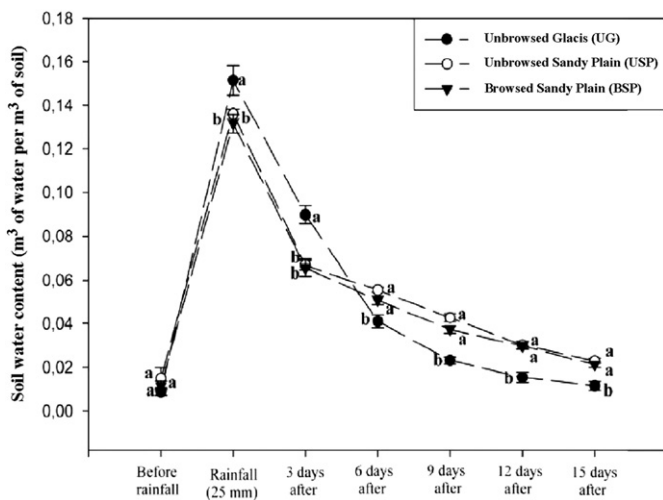


Fig. 2. Temporal evolution of soil water content for the three plant communities (UG, unbrowsed glacis; USP, unbrowsed sandy plain; BSP, browsed sandy plain). Mean values which are not followed by the same letter are statistically significant (Tukey's HSD-test at $P < 0.05$).

3.2. Measurements on *A. tortilis*

There were significant differences among the three communities for the five parameters measured (Table 1). Mean values of tree height and trunk diameter were significantly ($P < 0.05$) higher (more 50%) in the unbrowsed glacis than in the two other communities, which means that trees were on average taller and larger in the drier conditions.

In contrast, tree density was significantly ($P < 0.05$) higher (more than 50%) in the unbrowsed sandy plain than in both the unbrowsed glacis and browsed sandy plain. Moreover, mean canopy diameter was the highest in the two unbrowsed communities ($P < 0.05$) as compared to the browsed sandy plain.

Canopy cover was significantly higher ($P < 0.001$) in the unbrowsed communities than in the browsed sandy plain likely because the latter community had the lowest values of mean canopy diameter and a low tree density.

3.3. Size-class distributions of *A. tortilis* diameter in the three communities

Trunk diameter class distributions strongly differ among communities, with the most significant differences occurring in the two extreme size-classes (Fig. 3). In the browsed sandy plain, 90% of the individuals exhibited diameters below 10 cm, versus 70% in the unbrowsed sandy plain and less than 50% in the unbrowsed glacis. In contrast, less than 1% of individuals of the sandy plain communities displayed diameters above 50 cm, versus between 5 and 10% in the unbrowsed glacis. This shows that: (i) the browsed sandy plain was characterised by the highest relative abundance of small-sized individuals; (ii) the unbrowsed glacis

had the most balanced size-class distribution (lowest relative number of small individuals coexisting with some large individuals); and (iii) the unbrowsed sandy plain had an intermediate size-class distribution.

3.4. Principal components analysis

The first two axes of the PCA accounted for 64.7 and 21.2% of the total variance, respectively (Fig. 4). The first axis opposed the unbrowsed glacis on its right part against the two sandy plains on its left part, whereas the second axis mainly opposed the two sandy plains against the unbrowsed glacis in an intermediate position. The scores of the three communities were significantly different on the two axes of the PCA ($P < 0.05$). The variables associated with the unbrowsed glacis, on the right part of the first axis, were mainly mean tree height and diameter and the relative and absolute number of large individuals. The variables associated with the unbrowsed sandy plain, on the upper part of axis 2, were tree density and the absolute number of small individuals, whereas the only variable associated with the browsed sandy plain, on the lower part of axis 2, was the relative number of small individuals. Canopy cover and mean canopy diameter were associated with the two unbrowsed communities on the right part of axis 1 and the upper part of axis 2.

4. Discussion and conclusions

This study improves general understanding of the factors explaining the structure of the *A. tortilis* populations in southern Tunisia. Regarding these populations (by the measurements of dendrometric parameters such as trunk diameter, height, density, canopy diameter, canopy cover), significant differences have been observed between the three sampled plant communities (unbrowsed glacis, unbrowsed sandy plain, browsed sandy plain). These differences on the structure of *A. tortilis* populations are mainly due to the variations in soil water availability and the pressure of anthropogenic disturbances such as browsing.

4.1. Soil water availability

The comparison between the unbrowsed glacis and the unbrowsed sandy plain enabled to study the importance of soil water availability on the structure of *A. tortilis* populations. Our experiments demonstrated that the glacis was the driest community compared to the two other communities (unbrowsed and browsed sandy plain). In other arid mountain ranges, it has been shown that water availability increases from the glacis to the sandy plain because of increasing water holding capacity in the soils, as well as increasing proximity of the water table (Le Houérou, 1969). Floret and Pontanier (1984) have also demonstrated that water availability increases from the glacis to the sandy plain in the Bou-Hedma area because of increasing water holding capacity in the soils (due to a mechanism of self-mulching), as well as increasing proximity of the water table. Moreover, the glacis is characterised by loamy soils with a strong calcareous crust that probably prevents

Table 1
Results of dendrometric parameters (means with standard error) measured for *A. tortilis* in the three plant communities (UG, unbrowsed glacis; USP, unbrowsed sandy plain; BSP, browsed sandy plain). The differences of means values which are not followed by the same letter are statistically significant ($P < 0.05$) as determined by Tukey's HSD-test.

Plant communities	Trunk diameter (cm)	Height (m)	Canopy diameter (m)	Density (trees ha ⁻¹)	Canopy cover (%)
Unbrowsed glacis (UG)	15.91 ± 1.19 a	3.04 ± 0.12 a	2.92 ± 0.09 a	25.00 ± 2.20 b	2.47 ± 0.49 ab
Unbrowsed sandy plain (USP)	10.50 ± 0.02 b	2.33 ± 0.00 b	2.77 ± 0.01 a	51.00 ± 1.83 a	2.97 ± 0.64 a
Browsed sandy plain (BSP)	9.33 ± 0.01 b	2.29 ± 0.00 b	2.05 ± 0.00 b	31.00 ± 1.83 b	0.75 ± 0.11 b

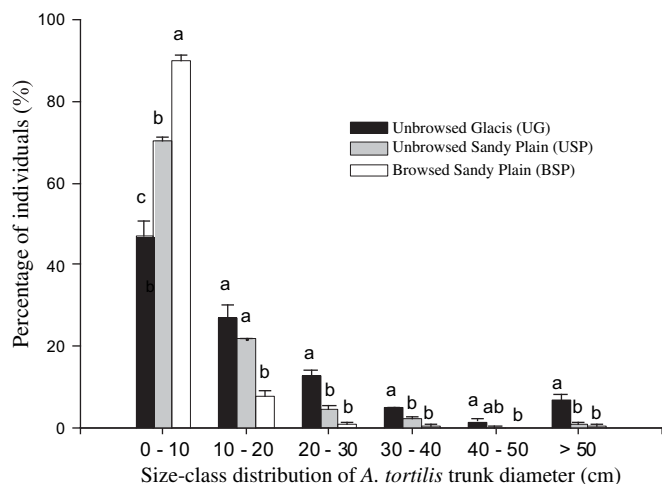


Fig. 3. A size-class distribution of *A. tortilis* diameter in the three types of plant communities (UG, unbrowsed glacis; USP, unbrowsed sandy plain; BSP, browsed sandy plain).

water from infiltrating into the ground as already shown by Maignien (1965) in Senegal with tropical soils that are quite different from those of Bou-Hedma (Grouzis and Le Floch, 2003). Under the dry conditions existing in the glacis, we showed that mean values of tree height and trunk diameter were higher in the unbrowsed glacis compared to the other two communities. This is confirmed by the highest relative abundance of big-sized individuals (size-class distribution >50 cm) in the glacis. This suggests that *A. tortilis* trees suffered drier conditions as already shown by Ben Said (1985). On the other hand, some studies in Africa have shown that Acacia roots may be as deep as 20 m (Canadell et al., 1996). Consequently, *A. tortilis* trees can draw deeper water from ground water. Nevertheless, sometimes, soil water availability could be higher in the top of the soil than in the lower part as already shown by Grouzis and Le Floch (2003) in the Bou-Hedma area. After a rainy period, a surface evaporation leads to water deficit by capillarity reaching a depth of 30 cm in the glacis soil and a depth of 60 cm in the sandy plain soil. So, with its whole network of horizontal roots, the Acacia tree can get water on the surface and thus enhance its survival.

Moreover, the dominance of large and high individuals in the unbrowsed glacis can also be explained by the low regeneration rate of *A. tortilis* trees in this dry environment. This is confirmed by the weakest density of trees in the unbrowsed glacis in opposition to the unbrowsed sandy plain. Thus, water can be seen as a determining factor of the regeneration of the *A. tortilis* tree because it is generally known that natural regeneration of the woody species is threatened by the variation of water availability (Larwanou and Saadou, 2004). Our findings indicate that variation in water availability regime may have considerable effects on the structure of *A. tortilis* populations and especially, on the regeneration process.

4.2. Browsing by livestock

The analysis of the two sandy plains (browsed and unbrowsed systems) enabled us to study the impact of browsing on the structure of *A. tortilis* populations. We showed that browsing by livestock significantly decreased tree density, canopy cover and canopy diameter of the sandy plain. This conclusion is reinforced by the highest relative abundance of small-sized individuals in the browsed sandy plain. Similar results were reported by Mwalyosi (1990) who demonstrated that herbivores may also exert negative effects, especially by restricting the growth and the survival of young trees. According to Villagra et al. (2009), in arid lands, the most extensive effects of grazing on vegetation structure are the reduction of total plant cover and the increase of bare soil patches. In the same way, some studies in semi-arid areas of Ethiopia have shown that the uncontrolled removal of trees for various purposes (such as browsing) is severely reducing the density of the species and affecting regeneration (Mekuria et al., 1999). In northern Kenya, Lamprey (1981) attributed poor tree regeneration to overuse by livestock, primarily goats.

It is generally known that disturbances created by anthropogenic activities influence tree density (Hubbell et al., 1999) and are important in changing size-class distributions (Luoga et al., 2004). Our results also showed that a greater proportion of the *A. tortilis* in browsed areas was made up of small trees. The dominance of young individuals in the browsed areas testified of a positive effect of the browsing on tree recruitment. Therefore, we concluded that browsing decreases density and cover of *A. tortilis* trees but improves regeneration by the recruitment of new *A. tortilis* individuals. In contrast, Staples et al. (1942) compared the effects of

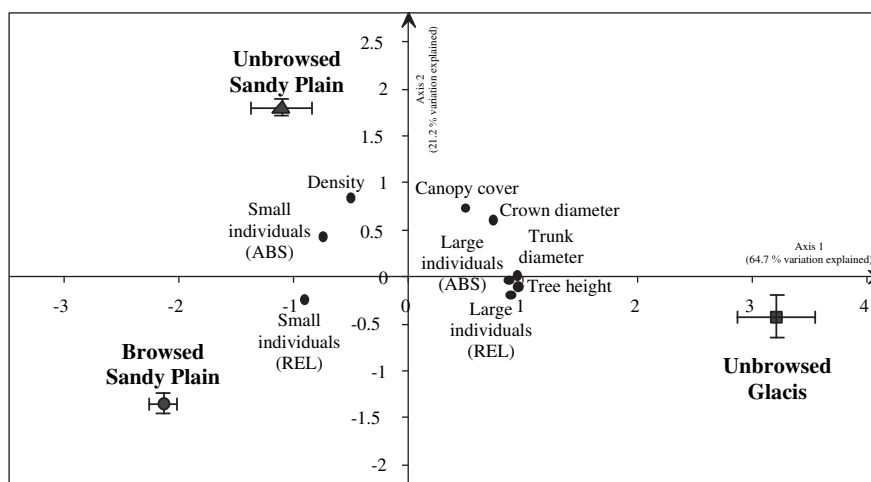


Fig. 4. Means of plot scores on axis 1 and axis 2 of the principal components analysis and 95% confidence limits for the three plant communities (UG, unbrowsed glacis; USP, unbrowsed sandy plain; BSP, browsed sandy plain) and projection of the five variables (density, trunk diameter, tree height, canopy diameter, canopy cover, small individuals, large individuals, REL = relative, ABS = absolute).

goats and cattle browsing in semi-arid woodlands in Tanzania and found no evidence that goats affected tree growth. Skarpe (1990) argued that browsing accelerates tree growth in semi-arid regions because water availability is improved by browsing of the herbaceous vegetation (surrounding the trees) that can potentially pump water. Van Bremen and Kinyanjui (1992) reported that protection encourages the development of surface pellicle in the soil, which inhibits germination of seeds and reduces water infiltration in the soil.

In our study site, we found very few patterns of *A. tortilis* regeneration in protected areas. Indeed, we observed only two seedlings beneath 300 adult trees of *A. tortilis* in 1 year (Noumi et al., 2010). However, the average monthly rainfall ranged from 0 to 31.9 mm during the experimental period between April 2006 and March 2007. The precipitation during the investigation period was 88.4 mm (for 1 year) which would have facilitated the recruitment of *A. tortilis* seeds, because some studies showed that only rain higher than 10 mm are efficient and beneficial to vegetation in arid areas (Floret and Pontanier, 1982). However, in our study area, potential evapotranspiration (with a value of 1250 mm) exceeds precipitations (Floret and Pontanier, 1982), which reduces soil water availability (Wiegand et al., 2000). Our results are in accordance with those of Rohner and Ward (1997) who reported that no germination of the Acacia tree was discovered in areas where rainfall is low. This effect may be due to seed coat impermeability (Masamba, 1994). Moreover, the protection of the Bou-Hedma National Park from browsing – which may cause disturbance and trampling of the soil – favours the development of surface pellicle in the soil, which inhibits seeds germination because water cannot infiltrate in the ground.

Other studies on browsing by livestock have shown the role of rumen fluids that scarify seeds and stop the damaging activities of the larva of bruchid beetles which is a co-evolutionary interaction between ruminants and Acacia seeds (Reid and Ellis, 1995). Mekuria et al. (1999) reported that seeds of tree leguminous species need pre-sowing treatments such as acid and mechanical scarification to make the hard seed coat permeable to water and improve germination. Moreover, browsing had positive effects on the regeneration of Acacia trees due to the significant action of animals in the propagation of Acacia seeds when seeds stay in digestive tract during a period of 5 days (Danthu et al., 1996).

Many other factors have already been discussed to explain the low level of regeneration of the *A. tortilis* tree. First, the semi-parasitic mistletoe *Loranthus acaciae* is suspected to cause drying and mortality of *A. tortilis* trees (Ashkenazi, 1995). Secondly *A. tortilis* trees suffer from extraordinarily high infestation of seed beetles (Bruchidae-mostly, *Bruchidius raddiana* and *Caryedon palaestinus*) (Halevy and Orshan, 1972). For example, Rohner and Ward (1997) found a seed infestation rate of 96% in *A. tortilis* and 98% in *A. tortilis* ssp. *raddiana*. Because of the substantially lower germination rates of infested seeds (Coe and Coe, 1987), the Acacia recruitment might be seriously limited especially in areas where there is no action of animals such as browsing. The low regeneration of Acacia seeds in protected areas raises a real problem that threatens the presence of this species, not only in Tunisia, but also in other regions of the world, as reported by some authors (Ashkenazi, 1995; Rohner and Ward, 1997).

Further to the hypotheses emitted in the introduction, we concluded that: firstly, the dominance of young *A. tortilis* trees (size-class distribution <20 cm) demonstrates that *A. tortilis* tree definitely shows a form of natural regeneration but only in the browsed areas. Secondly, variation in water availability regime may have considerable effects on the structure of *A. tortilis* populations and particularly on the seedling recruitment (the regeneration of *A. tortilis* is positively correlated with water availability). Thirdly, the

browsing by livestock seems to be a negative factor affecting the general structure of the *A. tortilis* populations (reduced density, canopy cover and canopy diameter) but a positive factor in terms of regeneration (higher abundance of young trees in browsed areas).

Acknowledgements

We wish to thank Miss Sabrina Sérac for her review of English on all versions of the manuscript.

Appendix A. Supplemental material

Supplementary information for this manuscript can be downloaded at doi:10.1016/j.jaridenv.2009.11.007.

References

- Ashkenazi, S., 1995. Acacia Trees in the Negev and the Arava, Israel: A Review Following Reported Large-scale Mortality (in Hebrew, with English summary), XVII. Hakeren HaKayemet Lelsrael, Jerusalem, p. 121.
- Banda, T., Schawartz, M.W., Caro, T., 2006. Woody vegetation structure and composition along a protection gradient in a miombo ecosystem of western Tanzania. *Forest Ecology and Management* 230, 179–185.
- Ben Said, S., 1985. Contribution à la connaissance des espèces arborescentes sahariennes: germination et croissance d' *Acacia raddiana* Savi. Thèse de Magister, Université Sciences et Technologies H. Boumediène, Algérie.
- Canadell, J., Jackson, R.B., Ehleringer, J.R., Mooney, H.A., Sala, O.E., Schulze, E.D., 1996. Maximum rooting depth of vegetation types at the global scale. *Oecologia* 108, 583–595.
- Coe, M., Coe, C., 1987. Large herbivores, *Acacias* trees and bruchid beetles. *South African Journal of Science* 83, 624–635.
- Danthu, P., Ickowicz, A., Friot, D., Manga, D., Sarr, A., 1996. Effet du passage par le tractus digestif des ruminants domestiques sur la germination des graines de légumineuses ligneuses des zones tropicales sèches. *Revue d'Élevage et de Médecine Vétérinaire des Pays Tropicaux* 49, 235–242.
- Dharani, N., Kinyamario, J.I., Wagacha, P.W., Rodriguez, A.J., 2008. Browsing impact of large herbivores on *Acacia xanthophloea* Benth in Lake Nakuru National Park, Kenya. *African Journal of Ecology* 47, 184–191.
- Diaz Barradas, M.C., Zunzunegui, M., Tirado, R., Ain-Lhout, F., Garcia Novo, F., 1999. Plant functional types and ecosystems function in a Mediterranean shrubland. *Journal of Vegetation Science* 10, 709–716.
- Ehleringer, J.R., 1994. Variation in gas exchange characteristics among desert plants. In: Schulze, E.D., Caldwell, M.M. (Eds.), *Ecophysiology of photosynthesis*. Ecological Studies, vol. 100. Springer, Berlin Heidelberg New York, pp. 361–392.
- Emberger, L., 1955. Une classification biogéographique des climats. *Faculté des Sciences, Service botanique. Revue des travaux de Laboratoire de Botanique et de Zoologie* 7, 3–43. Montpellier.
- Fabre, J.P., 1979. Evaluation of Acacia Biomass. Project FAO. TF 11, 25 p. Libya.
- Floret, C., Pontanier, R., 1982. L'aridité en Tunisie pré-sharienne, climat, sol, végétation et aménagement. *Travaux et documents de l'ORSTOM*, 150 p.
- Floret, C., Pontanier, R., 1984. Aridité climatique, aridité édaphique. *Bulletin de la Société Botanique de France. Actualités Botaniques* 131, 265–275.
- Gedda, A.E., 2003. *Rangeland evaluation in relation to pastoralist's perceptions in the Middle Awash Valley of Ethiopia*. Ph.D. Thesis, University of the Free State, Bloemfontein, South Africa.
- Gibson, N., Kirkpatrick, J.B., 1989. Effects of the cessation of grazing on the grasslands and grassy woodlands of the Central Plateau, Tasmania. *Australian Journal of Botany* 37, 55–63.
- Greuter, W., Burdet, H.M., Long, G., 1984. Med-Checklist: a Critical Inventory of Vascular Plants of the Circum-Mediterranean Countries (Vol. I, 430 p; Vol. III, 542 p; & Vol. IV 586 p). Conservatoire et Jardin botaniques, Ville de Genève, Geneva, Switzerland.
- Grouzis, M., 1988. Structure, productivité et dynamique des systèmes écologiques sahéliens (Mare d'oursi, Burkina Faso). ORSTOM, Paris, France.
- Grouzis, M., Le Floch, E., 2003. *Un arbre au désert – Acacia raddiana*. Editions IRD, 313 pp.
- Gupta, J.P., Aggarwal, R.K., Raiky, N.P., 1981. Soil erosion by wind from bare sandy plain in western Rajasthan. *Indian Journal of Arid Environment* 4, 15–20.
- Hadar, L., Noy-Meir, I., Perevolotsky, A., 1999. The effect of shrub clearing and grazing on the composition of a Mediterranean plant community: functional groups versus species. *Journal of Vegetation Science* 10, 673–682.
- Halevy, G., Orshan, G., 1972. Ecological studies on Acacia species in the Negev and Sinai I. Distribution of *Acacia raddiana*, *A. tortilis* and *A. gerrardi* ssp. *negevensis* as related to environmental factors. *Israel Journal of Botany* 21, 197–208.
- Hubbell, S.P., Foster, R.B., O'Brien, S.T., Harms, K.E., Condit, R., Wechsler, B., Wright, S.J., de Lao, S.L., 1999. Light cap-disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a neotropical forest. *Science* 283, 544–557.
- Hughes, L., 2003. Climate change and Australia: trends, projections and impacts. *Austral Ecology* 28 (4), 423–443.

- Jauffret, S., Lavorel, S., 2003. Are plant functional types relevant to describe degradation in arid, southern Tunisian steppes? *Journal of Vegetation Science* 14, 399–408.
- Lamprey, H.F., 1981. IPAL Woodland Ecology Program: Summarized Account, IPAL Technical Report No. A-5, UNESCO, Nairobi, pp. 280–318.
- Larwanou, M., Saadou, M., 2004. Biodiversity of ligneous species in semi-arid to arid zones of southwestern Niger according to anthropogenic and natural factors. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 105, 267–271.
- Le Houérou, H.N., 1969. La végétation de la Tunisie steppique avec référence au Maroc, à l'Algérie et à la Libye. *Annales de l'INRA*, volume 42, 622 p. Tunis.
- Le Houérou, H.N., 1984. Rain use efficiency: a unifying concept in arid-land ecology. *Journal of Arid Environments* 7, 213–247.
- Le Houérou, H.N., 2005. Problèmes écologiques olu développement de l'élevage en région sèche. *Sécheresse* 16, 89–96.
- Luoga, E.J., Wilkowski, E.T.F., Balkwill, K., 2004. Regeneration by coppicing (resprouting) of miombo (African savanna) trees in relation to land use. *Forest Ecology and Management* 189, 23–35.
- Maignien, R., 1965. Carte pédologique du Sénégal au 1/1000 000^{ème} + notice explicative. ORSTOM, Dakar.
- Masamba, C., 1994. Presowing seed treatments on four African Acacia species: appropriate technology for use in forestry for rural development. *Forest Ecology Management* 64, 105–109.
- Mekuria, A., Demel, T., Mats, O., 1999. Soil seed flora, germination and regeneration pattern of woody species in Acacia woodland of the Rift Valley in Ethiopia. *Journal of Arid Environments* 43, 411–435.
- Mwalyosi, R.B.B., 1990. The dynamic ecology of *Acacia tortilis* woodland in Lake Manyara National Park, Tanzania. *African Journal of Ecology* 28, 189–199.
- Noumi, Z., Ouled Dhaou, S., Abdallah, F., Touzard, B., Chaieb, M., 2010. *Acacia tortilis* subsp. *raddiana* in the North African arid zone: the obstacles to natural regeneration. *Acta Botanica Gallica*.
- Reid, R.S., Ellis, J.E., 1995. Impacts of pastoralists on woodlands in south Turkana Kenya: livestock-mediated tree recruitment. *Ecological Applications* 5, 978–992.
- Reynolds, J.F., Kemp, P.R., Ogle, K., Fernandez, R.J., 2004. Modifying the pulse reserve paradigm for deserts of North America: precipitations pulses, soil water and plant responses. *Oecologia* 141, 194–210.
- Rohner, C., Ward, D., 1997. Chemical and mechanical defence against herbivory in two sympatric species of desert Acacia. *Journal of Vegetation Science* 8, 717–726.
- Ross, J.H., 1981. An analysis of African Acacia species: their distribution, possible origins and relationships. *Bothalia* 13, 389–413.
- Skarpe, C., 1990. Shrub layer dynamics under different behaviors density in arid savannas, Botswana. *Journal of Applied Ecology* 27, 873–885.
- Snyder, K.A., Tartowski, S.L., 2006. Multi-scale temporal variation in water availability: implications for vegetation dynamics in arid and semi-arid ecosystems. *Journal of Arid Environments* 65 (2), 219–234.
- Stapples, R.R., Hornby, H.E., Hornby, R.M., 1942. A study of the comparative effects of goats and cattle on a mixed grass bush pasture. *East African Agricultural and Forestry Journal* 8, 62–70.
- Sterner, R.W., 1989. Resource competition during seasonal succession toward dominance by cyanobacteria. *Ecology* 70, 229–245.
- Swartzman, G.L., Kaluzny, S.P., 1987. *Simulation Model Evaluation*. Macmillan, New York, USA.
- Thioulouse, J., Chessel, D., Dolédec, S., Olivier, J.M., 1997. ADE 4: a multivariate analysis and graphical display software. *Statistics and Computing* 7, 75–83.
- Tsakona, M., Gekas, V., 2007. Desertification in Crete and the effect of global warming. *Statistics and Computing* 7, 75–83. Conference Information: 5th WSEAS International Conference on Environment, Ecosystems and Development, DEC 14–16, 2007 Puerto de la Cruz, SPAIN. Source: Environmental, Science, Ecosystems and Development. Book Series: Energy and Environmental Engineering Series, pp. 211–216.
- Van Bremen, H., Kinyanjui, H.C.K., 1992. Soils of the Lodwar Area (Quarter Degree Sheets, 24, 25 and Parts of 26, 38, 39 & 40): an Inventory of Soils, an Evaluation of Present Land Use and Recommendation for Future Land Use. Report (n°R17) of Kenya Soil Survey, Nairobi, Kenya.
- Villagra, P.E., Defosse, G.E., del Valle, H.F., Tabeni, S., Rostagno, M., Cesca, E., Abraham, E., 2009. Land use and disturbance effects on the dynamics of natural ecosystems of the Monte Desert: implications for their management. *Agroforestry Systems* 73 (2), 202–211.
- Wiegand, K., Ward, D., Thulke, H.H., Jeltsch, F., 2000. From snapshot information to long-term population dynamics of Acacias by a simulation model. *Plant Ecology* 150, 97–114.
- Young, A., 1989. *Agroforestry for Soil Conservation*. International Council for Research in Agro-forestry, Nairobi.
- Zaâfour, M.S., Chaieb, M., 1999. Arbres et arbustes de la Tunisie méridionale menacés de disparition. *Acta Botanica Gallica* 146, 361–373.

2. Réponses des espèces des zones arides à l'environnement et aux interactions biotiques

Dans cette partie, nous avons cherché à étudier les réponses des espèces des zones arides à l'environnement et aux interactions biotiques. Cette partie est de ce fait structurée par une approche expérimentale et des résultats publiés dans trois articles scientifiques, à savoir:

Un premier article où sont recherchées les causes possibles de la faible régénération naturelle d'*Acacia tortilis*. Des expérimentations sur le terrain ont été ainsi complétées par des manipulations au laboratoire. Les résultats de ce travail ont fait l'objet d'un article scientifique publié dans *Acta Botanica Gallica*.

Le second article également publié dans *Acta Botanica Gallica*, à pour objectif l'étude des exigences germinatives de deux arbustes d'intérêt crucial dans la formation à base d'*Acacia tortilis*. Des expérimentations effectuées au laboratoire, permettant de tester les effets des stress hydrique et salin sur la germination des ces deux taxons.

Le troisième article vise à comprendre le rôle des interactions biotiques dans la restauration des écosystèmes arides. Afin de répondre à cette question, des expérimentations furent installées sur terrain, et en présence et en absence d'herbivores, et avec le choix de deux espèces nurses les plus dominantes du parc (*Cenchrus ciliaris* et *Hammada scoparia*), de l'espèce fondatrice du parc (*Acacia tortilis*) comme cible.

Article 3

***Acacia tortilis* subsp. *raddiana* in the North African arid zone: the
obstacles to natural regeneration**

(article paru dans Acta Botanica Gallica)

Acta Bot. Gallica,

***Acacia tortilis* subsp. *raddiana* in the North African arid zone: the obstacles to natural regeneration**

by Zouhaier Noumi^(1,2), Saâd Ouled Dhaou^(1,2), Fethia Abdallah⁽¹⁾, Blaise Touzard⁽²⁾ and Mohamed Chaieb⁽¹⁾

(1) *Université de Sfax, Faculté des Sciences, U.R. de biologie et d'écophysiologie des végétaux en milieu aride, Sfax, Tunisie; zouhaiern@yahoo.fr; ouled.dhaou@yahoo.fr; f.abdallah1@voila.fr; mohamed.chaieb@gnet.tn*

(2) *Université Bordeaux 1, Laboratoire d'écologie des communautés, UMR INRA 1202 BioGeCo, Avenue des Facultés, F-33405 Talence; b.touzard@ecologie.u-bordeaux1.fr*

received January 20, 2009, accepted May 7, 2009

Abstract. - The main objective of this study is to determine the possible reasons for regeneration failure of *Acacia tortilis* subsp. *raddiana* (Fabaceae). We conducted some laboratory experiments, simulating natural conditions. We estimated rate of infestation of seeds by *Bruchidius raddianae* and *B. aurivillii* and tested the autotoxicity effect of leaf extracts (different concentrations) of *A. tortilis* in the laboratory at 30 °C (optimum germination temperature). Results show that the inhibitory effect on germination increase with the increased leaf extract concentration. At 100% concentration, a significant reduction of germination rate was found compared to other concentrations. On the other hand, the study also revealed a high infestation rate of seeds by *B. raddianae* and *B. aurivillii* which reduces the possibility in inhibits natural regeneration in *A. tortilis*.

Key words : *Acacia tortilis* - autotoxicity - natural regeneration - bruchid infestation - Tunisian arid zones - germination.

Résumé. - L'objectif du présent travail consiste à étudier les causes de la faible régénération naturelle d'*Acacia tortilis* subsp. *raddiana* (Fabaceae). Des recherches ont été effectuées *in situ*, avec observations et examen sous la canopée de 300 individus adultes et de taille moyenne en 2006-2007. En outre, nous avons étudié le taux d'infestation des semences par *Bruchidius raddianae* et *B. aurivillii*. Des observations ont aussi été réalisées en laboratoire afin de tester un éventuel effet autotoxique de l'extrait de feuillage sur des semences en incubation. À partir d'une solution mère initiale (50% de feuilles + 50% d'eau distillée), différentes concentrations ont été obtenues. Trente graines intactes d'*A. tortilis* ont été placées en boîtes de Petri, à raison de 8 répétitions, et arrosées avec les solutions puis placées à l'étuve à l'obscurité et à une température de 30 °C. En conditions naturelles, la germination est quasi nulle. Le taux d'infestation des graines par les bruches est anormalement élevé, atteignant 83%, ce qui peut entre autres expliquer la faible régénération naturelle. L'inhibition de la germination augmente avec l'accroissement de la concentration de l'extrait foliaire, avec des résultats hautement significatifs à 100% de concentration.

Mots clés : *Acacia tortilis* - autotoxicité - régénération naturelle - infestation par les bruches - zone aride - germination.

I. INTRODUCTION

Acacia tortilis (Forssk.) Hayne subsp. *raddiana* (Savi) Brenan (Fabaceae, Mimosoideae) has been suggested to function as a « Keystone species » in the arid and semi-arid regions of Africa and the Middle East, which mediated the dynamic of vegetation under these bioclimates (Aronson *et al.*, 1993). However, the changes in its abundance in these regions may have significant impacts on ecosystem functioning and biodiversity (Ward & Rhoner, 1999; Munzbergova & Ward, 2002). In recent years, this species has been recommended for agroforestry in arid and Saharan bioclimates (Felker & Bandurski, 1979; Le Houérou, 1980a; Grouzis & Le Floc'h, 2003; Nakafeero *et al.*, 2007). It has been considered as a major tool for the restoration of degraded ecosystems as well as water conservation under this bioclimate (Demel, 1996; Larwanou & Saadou, 2005). Moreover, with a high density, *A. tortilis* provides food and shelter for many desert-animals (Halevy & Orshan, 1972; Le Houérou, 1980b; Pellew, 1983; Astedu *et al.*, 1994; Ashkenazi, 1995; Rhoner & Ward, 1999).

Presently, *A. tortilis* is one of the rare tree species in pre-Saharan Tunisia. Indeed, the region of Bled Talah (whose name is translated as « the country of Acacia ») represents the only area where the species continues to exist. These woody species plays a significant role in the dynamics of ecosystems and the socio-economics of the local human population (Abdallah *et al.*, 2008). Actually, a recent study on the population structure based on the measure of many dendrometric parameters such as trunk diameter, tree height and crown diameter revealed the dominance of adult trees with 83% of the total population (data not shown). Several possible reasons may explain the lower regeneration of *A. tortilis* in South Tunisia. Firstly, several environmental factors such as temperature, salinity and water levels influence the germination of *A. tortilis* seeds (Demel, 1996; Mehari *et al.*, 2005). In addition, *Acacia* species have a hard seed coat which makes it difficult to imbibe water unless they are firstly scarified (Demel, 1996). Some authors (Ben David-Novak & Schick, 1997; Wilson & Witkowski, 1998; Wiegand *et al.*, 1999; Wiegand *et al.*, 2000) have reported that the germination of *A. tortilis* seeds under natural conditions is controlled by soil water availability. Secondly, there can be high rates of predation of seeds of *A. tortilis* by *Bruchidius raddianae* and *B. aurivillii* (Derbel *et al.*, 2007; Ben Jamâa *et al.*, 2008). In other regions of the world, and particularly in African countries, research has shown that *Acacia* trees suffer from high infestation rates by seed beetles (Bruchidae mostly, *Bruchidius raddianae* and *Caryedon palaesticus*; Halevy & Orshan, 1972). For example, Rhoner and Ward (1999) found a seed infestation rate of 96% in *Acacia tortilis* and 98% in *A. raddiana*. Thirdly, there is the possibility of autoallelopathy in *A. tortilis* since research has shown that *Acacia* trees contain higher levels of bioactive chemicals (Reigosa *et al.*, 1984; Rafiqul Hoque *et al.*, 2003), suggesting a large inhibitory potential (Barnes *et al.*, 1996). Allelopathic interactions involve the production and release of chemical substances (allelochemical) by certain plants (Shaukat *et al.*, 2003), that which inhibit the growth and development of the individuals of the neighbouring species and sometimes their own (autoallelopathy).

Our study provides further researches on the description of *A. tortilis* status in the South of Tunisia. It aims to 1) assess the natural regeneration of *A. tortilis*, 2) determine the rate of infestation by *Bruchidius raddianae* and *B. aurivillii* and 3) elucidate the allelopathy potential of different concentrations of leaf extracts from *A. tortilis*.

II. MATERIAL AND METHODS

A. Site of study

Our study concerns the natural regeneration of *A. tortilis* which is restricted to the Bled Talah region which is located the National Park of Bou-Hedma (34.39° N, 9.48° E), ranked by UNESCO (1986) as a biosphere reserve (Fig. 1). The soil is composed of Quaternary sandy deposits. The study site is characterized by an arid Mediterranean bioclimate with a moderate winter (Emberger, 1955). The mean annual rainfall is 180 mm in the plain and 250 mm on the crest of the mountain. Mean temperature varies from 32 to 36 °C in summer and from 4 to 7 °C in winter.

B. Observations under natural conditions

Regeneration of Acacia trees

Seedlings of *A. tortilis* were investigated in the field under natural conditions. Three hundred trees were randomly selected along a transect from the north to the south accordingly from the crest of the mountain (150 m of altitude) to the plain (50 m of altitude) of the National Park of BouHedma (Fig. 1). The germination of *A. tortilis* seeds from the undergrowth was observed and a seedling below a height of 0.1 m was considered to have germinated (Mekuria *et al.*, 1999). Surveys were carried out for one year from April 2006 to March 2007.



Fig.1.- Geographical position of the National Park of Bou-Hedma in the region of Bled Talah.

Fig. 1.- Position géographique du Parc national du Bou-Hedma dans la région de Bled Talah.

Degree of seed infestation by Bruchidius

The pods of *A. tortilis* were collected during June 2006 (which corresponds to the seeds maturation period) below 10 randomly selected mature trees throughout the National Park of Bou-Hedma. The pods of each tree were pooled. The seeds were removed and four replicates of 100 seeds per tree were examined for bruchids in order to establish the differences in bruchid infestation between trees. The seeds predated by *B. raddianae* and *B. aurivillii* can be recognized by a round hole either with a diameter of less than 0.2 to 0.5 mm, as a sign of the first instar's entrance, or with a diameter of 1 to 3.5 mm, as a sign of the departure of adult beetles (Anton & Delobel, 2003).

C. Laboratory experiments

Optimum temperature of germination

Before the beginning of the experiments, it was necessary to determine the optimum germination temperature of *A. tortilis*. The seeds were obtained from the harvesting campaign (June 2006) which is annually carried out in the National Park of Bou Hedma. Petri dishes (12 cm) containing a disk of Whatman paper n° 3 with 10 ml of distilled water was prepared. Germination experiments were conducted in incubators at 25, 30 and 35 °C in complete darkness. For each temperature, eight replicates 20 non infested-seed replicates were used.

To simulate in the laboratory the germination temperature of natural conditions, firstly we used distilled water since research showed a neutral pH (pH = 7) in the National Park of Bou Hedma, secondly, no seed artificial scarification was made in all germination assessment. The germination of the seeds was recorded upon the emergence of radicle (Come, 1970). After 14 days, seeds were counted and the germination percentage was calculated.

Autotoxicity effects

Because of the concentration shown in the compounds particularly in the leaves (Table I), aqueous extracts were prepared using fresh foliage of *A. tortilis*. A quantity of 1000 g of fresh leaves was soaked in 1000 ml of distilled water and kept at room temperature (25-30 °C). After 24 hours, the aqueous extract was filtered by a sieve to obtain a concentrated solution (Rafiqul Hoque *et al.*, 2003). Using the concentrated stock solution, the following treatments were used:

T₀ = seeds soaked only in distilled water (control)

T₁ = seeds soaked in leaf extracts of 10% concentration

T₂ = seeds soaked in leaf extracts of 25% concentration

T₃ = seeds soaked in leaf extracts of 50% concentration

T₄ = seeds soaked in leaf extracts of 75% concentration

Table I.- Chemical composition of different organs of *Acacia tortilis*.

Tableau I.- Composition chimique de différents organes d'*Acacia tortilis*.

Part used	Identified constituents	Literature source
Leaf, petiole	Tanins, phenols	Abdulrazak <i>et al.</i> , 2000
Fruit	Phenols	Bitende & Ledin, 1996
Leaf, root, stem	Phenolic compounds	Coder Kim, 1999
Leaf	Total phenolics	Dube <i>et al.</i> , 2001
Leaf	Phenolic compounds	Nakafeero <i>et al.</i> , 2007
Leaf	Phenolic and tanin	Rubanza <i>et al.</i> , 2005
Pods	Phenolic compounds	Shayo & Uden, 1999
Leaf	Phenolic compounds	Sundramoorthy & Kalra, 1991

T_5 = seeds soaked in leaf extracts of 100% concentration

Germination tests were conducted on non infested seeds collected during 2006. Seeds were putted out in 12 cm sterile Petri dishes, on a Whatman n° 3 filter paper on Petri dishes. Thirty seeds of *A. tortilis* were placed in each Petri dish and each treatment was replicated eight times. Petri dishes were set in laboratory at an average temperature of 30 °C. During 14 days the germinated seeds were counted and removed every 2 days. The germination of seeds was recorded upon the emergence of a radicle (Come, 1970).

D. Data analysis

All data were subjected to an analysis of variance (Anova) followed by Tukey's HSD-tests. Anovas were conducted with *SPSS* version 12. Values of probability lower than 0.05 were considered as statistically significant. Concentrations and temperature are the independent variables whereas the rate of germination and infestation rates is the dependent variables. No transformations were required to meet parametric assumptions for Anova.

III. RESULTS AND DISCUSSION

A. Regeneration of *Acacia* trees in natural conditions

In our study, the regeneration of *A. tortilis* was weak in natural ecosystem. Indeed, we found only 2 seedlings under all controlled trees of *A. tortilis*, during 1 year. However, the average monthly rainfall ranged from 0 to 31.9 mm during the experimental period between April 2006 and March 2007 (Fig. 2). The precipitation during the investigation period is 88.4 mm which can facilitate the recruitment of *Acacia* seeds, however research showed that only rain higher than 10 mm are efficient and beneficial for vegetation in arid areas (Floret & Pontanier, 1982). However, in this area, potential evapotranspiration exceeds precipitation; its value is about 1250 mm (Floret & Pontanier, 1982), which reduce soil water availability (Coughenour & Delting 1986; Kenneni & Van Der Maarel, 1990; Wiegand *et al.*, 2000). Our results corroborate with those of Rhoner and Ward (1999) who reported that no germinations of this species were observed in area characterized by

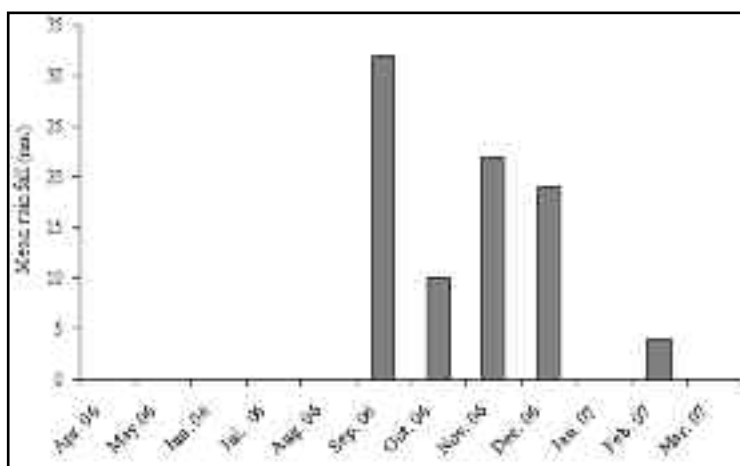


Fig. 2.- Monthly rainfall (mm) recorded at Bou Hedma National Park during the experiment year (2006-2007).

Fig. 2.- Pluviométrie mensuelle (mm) enregistrée durant la période d'étude (2006-2007) dans le Parc national du Bou-Hedma.

little rainfall. This effect may be caused by seed coat impermeability (Masamba, 1994). Moreover, the protection of the National Park of Bou-Hedma from grazing which may cause disturbance and trampling of the soil, favors the development of surface pellicle in the soil which inhibits seeds germination by non aboveground cotyledon emergence and reduces water infiltration (Mekuria *et al.*, 1999).

The low regeneration of *Acacia* seeds raises a real problem which threatens to the presence of this species, not only in Tunisia, but also in other regions of the world, as reported by some authors (Ashkenazi, 1995; Ward & Rhoner, 1997; Rhoner & Ward, 1999).

B. Degree of seed infestation by *Bruchidius*

The infestation of *A. tortilis* seeds by *B. raddianae* and *B. aurivillii* among *A. tortilis* trees is shown in Table II. The proportion of seeds infested differ significantly between trees and range from 31% to 83%. The high infestation rates may be attributed to the high density and condensation distribution of *Bruchidius* species at the National Park of Bou-Hedma (Derbel *et al.*, 2007). Very high bruchid infestation rates have been found in seeds of other *Acacia* species, where the seeds reinfestation occurs, but the seeds rates from fresh pods are generally lower (Coe & Coe, 1987; Tybirk, 1991). Differences in bruchid infestation between trees have been widely reported (Ernst *et al.*, 1989; Hoffmann *et al.*, 1989; Miller, 1996). This may be related to the size of the seed crop and the tree density since the proportion of a destroyed seed crop and its size are often inversely related and infestation may be higher at low tree densities (Mattson, 1971). There may also be differences in seed protection against bruchids; for example, some *A. tortilis* produce gum from their seed pods following the penetration of the first larva from an egg mass (Janzen, 1969). The immature seeds remain very small throughout the year and then rapidly grow to maturity just before being dispersed. Several species with swollen seed pods have developed a defence strategy against bruchids: thorn acacias flake off the surface of their pods, removing the eggs laid on that surface (Janzen, 1969).

Therefore, preventive measures have to be recommended in order to restrict seed predation and ensure the germination within Bou-Hedma Park, because tree establishment is initially influenced by *A. tortilis* germination and seedling mortality (Wiegand *et al.*, 2000; Anton & Delobel, 2003). However, in Tunisia, the presence of *B. raddianae* and *B. aurivillii* seems to be very dangerous, since our observations revealed the pod infestation from the beginning of its formation, where a majority of produced seeds were infested by this species.

C. Optimum temperature of germination

Significant differences between treatments are established. The germination of *A. tortilis* seeds increase with the rise of temperature up to 30 °C but decline thereafter (Fig. 3). However, the germination rate ranges significantly between 25%, 31.78% and 22.5% at 25, 30 and 35 °C respectively. This can be explained by the thermophile characteristics of the species and its tolerance of high temperature characterizing arid bioclimate. Studies on the

Table II.- The mean (\pm SE) percentage (%) of bruchid infested *Acacia tortilis* on different trees. 400 seeds per tree were sampled. Different letters denote significant differences between tree species (Tukey's HSD-test at $p < 0.05$).

Tableau II.- Taux d'infestation des graines d'*Acacia tortilis* par les bruches.

Tree	Mean (\pm SE) % seeds infested
1	64 \pm 4.3ab
2	57 \pm 7.17abcd
3	32 \pm 6.44cd
4	54 \pm 7.96abcd
5	63 \pm 9.3abc
6	71 \pm 6.78ab
7	74 \pm 6.2a
8	31 \pm 6.96d
9	83 \pm 4.35a
10	40 \pm 6.51bcd

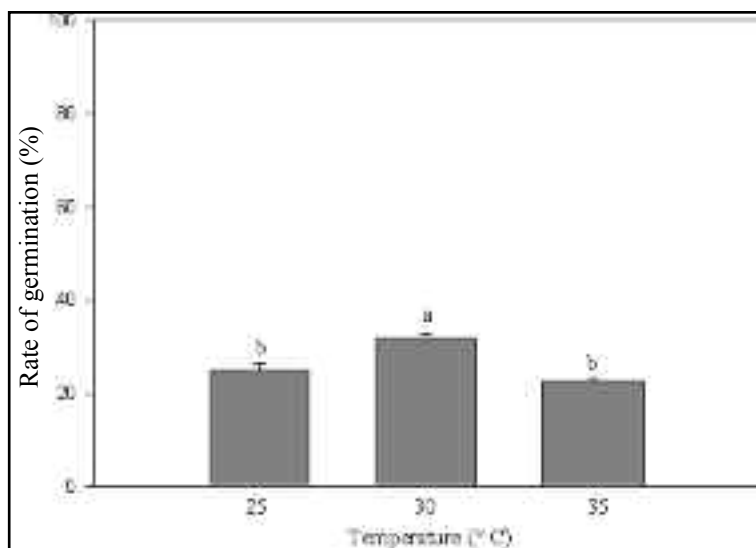


Fig. 3.- Effect of temperature on the germination rate of *Acacia* seeds (mean \pm SE) in controlled conditions. Different letters denote significant differences between treatments (Tukey's HSD-test at $p < 0.05$).
Fig. 3.- Effet de différentes températures sur le taux de germination des graines d'*Acacia tortilis*.

effect of temperature on the germination of African leguminous species are limited (Demel, 1996). Some authors (Ahmed El Houri, 1986; Demel, 1996) reported better germination of *A. tortilis* in the temperature range 25-30 °C. This concurs with the findings in the present study. Seeds of studied species reached their highest percentage of germination at 30 °C. This behaviour is a typical strategy of Mediterranean plants with optimum temperatures ranging between 15 to 30 °C (Thanos *et al.*, 1995; Baskin & Baskin, 1998).

Neffati (1994) showed that the variation in the thermal optimum depends on the considered species, although for the majority of southern Tunisian species germination occurs over a wide range of temperatures and that temperature of 20 °C appear to enhance their germination. As was observed in other reports (Come, 1970; Demel, 1996; Danthu *et al.*, 2003), our results show that *A. tortilis* seeds germinated at 35 °C. This fact may indicate its tolerance to arid and semi-arid conditions.

Thus, it can be concluded that *A. tortilis* seeds germinate potentially at above 30 °C. This point may be important to improve the successful artificial regeneration of this tree.

D. Autotoxicity effects

Germination is inhibited by different concentrations of foliage extract. The inhibitory effect on germination increase with the increase of extract concentration (Table III). Our results show that only T₅ (100% concentration) gave a significant reduction of the germination rate when compared to other concentrations. However, a non significant and slight decline in this rate was observed in T₁, T₂, T₃ and T₄ when compared to control (T₀). The reduction in seed germination was probably due to the expression of allelopathic activity of the inhibitors present in the aqueous leaf extract. The present study provides, for the first time, evidence for the autoallelopathic potential of these species. Although there is evidence that *A. tortilis* inhibits germination and seedling growth of a number of crop species (Sundramoorthy & Kalra, 1991), no previous report did show its autoallelopathic potential. The germination was more sensitive to the increasing of quantities of leaf extract in

Table III.- Effect of different concentrations of aqueous extracts from *Acacia tortilis* subsp. *raddiana* leaves on the rate of germination and cumulative percentage. Different letters denote significant differences between treatments (Tukey's HSD-test at $p < 0.05$).

Tableau III.- Effet de différentes concentrations d'extrait foliaire d'*Acacia tortilis* subsp. *raddiana* sur le taux et le pourcentage cumulatif de germination des graines d'*Acacia tortilis*.

Concentrations (%)	Days after seeds incubation						
	2	4	6	8	10	12	14
	Germination (%)						
0	6 ± 1.06a	12.5 ± 1.91a	16.5 ± 2.06a	22 ± 2.5a	24 ± 3.11a	29 ± 2.9a	30 ± 2.82a
10	2 ± 0.7 ab	7.5 ± 1.59ab	14.5 ± 2.38ab	21 ± 2.59a	25 ± 2.9a	25 ± 2.9a	25 ± 2.9a
25	2.5 ± 1.67ab	5 ± 1.81ab	10 ± 3.11ab	14.5 ± 4.06ab	16 ± 4.27ab	18 ± 4a	24.5 ± 3.58a
50	0.5 ± 0.5b	8.5 ± 2.44ab	14 ± 3.02ab	20 ± 4.2a	23.5 ± 3.81a	23.5 ± 3.81a	23.5 ± 3.81a
75	1.5 ± 1.05ab	5.5 ± 2.61ab	10 ± 3.77ab	18 ± 5.07ab	23 ± 5a	23 ± 5a	23 ± 5a
100	1.5 ± 1.05 ab	3.5 ± 1.18b	3.5 ± 1.18b	4.5 ± 1.4b	4.5 ± 1.4b	4.5 ± 1.4b	4.5 ± 1.4b

the culture media. Rice (1984) inferred that chemicals could inhibit the germination of some species at certain concentrations and stimulate the germination at lower concentrations. Nakafeero *et al.* (2007) stated that alkaloids and phenolic compounds in *A. tortilis* leaves may inhibit seed germination. Our results are also in conformity with the earlier findings (Sundramoorthy & Kalra, 1991; Kil & Yun, 1992; Rafiqul Hoque *et al.*, 2003; Jayakumar & Manikandan, 2005). All those studies showed that seedling germination was more sensitive and responded more strongly to the increasing concentration of the aqueous-leaf extracts. In this context, many woody species are reported to have phytotoxins (Akram *et al.*, 1990; May & Ash, 1990; Chaturvedi & Jha, 1991; Ferguson, 1991; Kil & Yun, 1992). Chou and Lee (1990) showed that a bamboo, *Phyllostachys edulis* (Poaceae), contains significant amounts of allelopathic compounds that can inhibit the growth of undergrowth weeds. The allelopathic effect of *Eucalyptus* has been demonstrated with test plants by many authors (Al-Naib & Al-Mousawi, 1976; Igboanugo, 1988; Nakafeero *et al.*, 2007). Noor *et al.* (1995) showed the phytotoxic effects of the water soluble extracts of root, stem, leaf, flower, fruit, seed and under canopy soil of *Prosopis juliflora* (Fabaceae Mimosoideae) on germination and early seedling growth of various cultivars of *Zea mays*, *Triticum aestivum* and *Albizia lebbek*.

The results presented in this paper lead to the conclusion that *Acacia tortilis* is considerably autotoxic. The allelochemicals present in *A. tortilis* can have an allelopathic inhibitory effect on different agricrops, including trees and weeds species associated with *Acacia* plantations and also different agroforestry systems in field conditions. Future studies on the movement of allelochemicals in the soil, proof of the maintenance of allelochemic potential while present in the soil and the change in inhibitor concentration after various periods of drying under natural conditions must be carried out.

Acknowledgements - This research work was kindly supported by grants from D.G.F (Direction générale des forêts) and the World Bank project (accord de don TF051308-TUN). We are grateful to Lazher Hemdi, manager of the National Park of Bou Hedma, for help.

REFERENCES

- Abdallah F., Z. Noumi, B. Touzard, A. Ouled Belgacem, M. Neffati & M. Chaieb, 2008.- The influence of *Acacia tortilis* (Forssk.) Hayne subsp. *raddiana* (Savi) Brenan and livestock grazing on grass species composition, yield and soil nutrients in arid environments of South Tunisia. *Flora*, **203**, 116-125.
- Abdulrazak S.A., T. Fujihara & E.R. Orskov, 2000.- Nutritive evaluation of some *Acacia* from Kenya. *Anim. Feed Sci. Tech.*, **85**, 89-98.
- Ahmed El Hourri A., 1986.- Some aspects of dry land afforestation in the Sudan with special reference to *Acacia tortilis* (Forssk.) Hayne, *Acacia senegal* Willd. and *Prosopis chilensis* (Molina) Stuntz. *Forest Ecol. Manag.*, **16**, 209-221.
- Akram M., N. Ahmed, F. Hussain & K.M. Aslam, 1990.- Allelopathic potential of four species of *Ficus*. *Pak. J. Sci. Ind. Res.*, **33**, 52-54.
- Al-Naib F.A.G. & A.H. Al-Mousawi, 1976.- Allelopathic effects of *Eucalyptus microtheca*. *J. Univ. Kuwait (Sci.)*, **2**, 59-66.
- Anton K.W. & A. Delobel, 2003.- African species of the *Bruchidius centromaculatus* group with eyed female pygidium (Coleoptera : Bruchidae : Bruchinae). *Genus*, **14**, 159-190.
- Aronson J., C. Florret, E. Le Floch, C. Ovalle & R. Pontanier, 1993.- Restoration and rehabilitation of degraded ecosystems in arid and semi-arid lands. II - Case studies in Southern Tunisia, central Chile and northern Cameroon. *Restor. Ecol.*, **1**, 168-186.
- Ashkenazi S., 1995.- *Acacia trees in the Negev and the Arava, Israel: a review following reported large-scale mortality* (in Hebrew, with English summary). Hakeren Hakayemet Lelsrael, Jerusalem, 121 + XVII p.
- Astedu M., D.I. Coppock, & J.K. Delting, 1994.- Fruit production of *Acacia tortilis* and *Acacia nilotica* in semi-arid Ethiopia. *Agr. Syst.*, **27**, 23-30.
- Barnes R.D., D.L. Filer & S.J. Milton, 1996.- *Acacia karroo*. *Tropical Forestry Papers*, **32**, Oxford Forestry Institute.
- Baskin C.C. & J.M. Baskin, 1998.- *Seeds: Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination*. Academic Press, San Diego, 666 p.
- Ben David-Novak H. & A.P. Schick, 1997.- Response of *Acacia* tree populations on small alluvial fans to changes in the hydrological regime: Southern Negev Desert, Israel. *Catena*, **29**, 341-351.
- Ben Jamâa M.L., O. Sliti & N. Barbouche, 2008.- Les insectes bruchidés de l'*Acacia tortilis* ssp. *raddiana* en Tunisie. *Ann. INGRES*, **12**, 128-143.
- Bitende S.N. & I. Ledin, 1996.- Effect of doubling the amount of low quality grass hay offered and supplementation with *Acacia tortilis* fruits or *Sesbania sesban* leaves, on intake and digestibility by sheep in Tanzania. *Livest. Prod. Sci.*, **45**, 39-48.
- Chaturvedi O.P. & A.N. Jha, 1991.- Studies on allelopathic potential of an important agroforestry species. *Forest Ecol. Manag.*, **53**, 91-98.
- Chou C.H. & Y.F. Lee, 1991.- Allelopathic dominance of *Miscanthus transmorrri* sinensis in alpine grassland community in Taiwan. *J. Chem. Ecol.*, **17**, 2267-2281.
- Coder Kim D., 1999.- *Potential allelopathy in different tree species*. University of Georgia Daniel B. Warnell School of Forest Resources Extension publication FOR99-003, 5.
- Coe M. & C. Coe, 1987.- Large herbivores, acacias trees and bruchid beetles. *S. Afr. J. Sci.*, **83**, 624-635.
- Come D., 1970.- Germination et dormances des semences. In : *Le développement des végétaux. Aspects théoriques et synthétiques*. H. Le Guyader (ed.), Masson, Paris, 119-132.
- Coughenour M.B. & J.K. Delting, 1986.- *Acacia tortilis* seed germination responses to water potential and nutrients. *Afr. J. Ecol.*, **24**, 203-205.
- Danthu P., M. Ndongo, M. Diaou, O. Thiam, A. Sarr, B. Dedhiou & A. Ould Mohamed Vall, 2003.- Impact of bush fire on germination of some West African acacias. *Forest Ecol. Manag.*, **173**, 1-10.
- Demel T., 1996.- Germination ecology of twelve indigenous and eight exotic multipurpose leguminous species from Ethiopia. *Forest Ecol. Manag.*, **80**, 209-223.
- Derbel S., Z. Noumi, K.W. Anton & M. Chaieb, 2007.- Life cycle of the coleopter *Bruchidius raddiana* and the seed predation of the *Acacia tortilis* subsp. *raddiana* in Tunisia. *C. R. Biol.*, **330**, 49-54.
- Dube J.S., J.D. Reed & L.R. Ndlovu, 2001.- Proanthocyanidins and other phenolics in *Acacia* leaves of Southern Africa. *Anim. Feed Sci. Tech.*, **91**, 59-67.
- Emberger L., 1955.- Une classification biogéographique des climats. *Revue des travaux de Laboratoire de Botanique et de Zoologie*, **7**, 3-43.
- Ernst, W.H.O., J.E. Decelle & D.J. Tolsma, 1989.- Predation of seeds of *Acacia tortilis* by insects. *Oikos*, **54**, 294-301.
- Felker P. & R.S. Bandurski, 1979.- Uses and potential uses of leguminous trees for minimal energy input agriculture. *Econ. Bot.*, **33**, 172-184.
- Ferguson D.E., 1991.- Allelopathic potential of western cone flower *Rudbeckia occidentalis*. *Can. J. Bot.*, **69**, 2806-2808.
- Floret C. & R. Pontanier, 1982.- *L'aridité en Tunisie pré-saharienne, climat, sol, végétation et aménagement*. Travaux et documents de l'ORSTOM, 150 p.
- Grouzis M. & E. Le Floch, 2003.- *Un arbre au désert*, *Acacia raddiana*. IRD, Paris, 313 p.
- Halevy G. & C. Orshan, 1972.- Ecological studies of *Acacia raddiana*, *Acacia tortilis* and *Acacia gerardii* ssp. *negavensis*. *Isr. J. Bot.*, **21**, 197-208.
- Hoffmann M.T., R.M. Cowling, C. Douie & S.M. Pierce, 1989.- Seed predation and germination of *Acacia erioloba* in the Kuiseb River Valley, Namib Desert. *S. Afr. J. Bot.*, **5**, 103-106.
- Igboanugo A.B.I., 1988.- Effect of some *Eucalyptus* on yield of *Vigna unguiculata* (L.) Walp., *Zea mays* L. and *Sorghum bicolor* L. *Agr. Ecosyst. Environ.*, **24**, 453-458.
- Janzen D.H., 1969.- Seed-eaters versus seed size, number, toxicity and dispersal. *Evolution*, **23**, 1-27.
- Jayakumar M. & M. Manikandan, 2005.- *Allelopathic potential of Acacia leucopholea groundnut and sorg-*

- hum.* Fourth World Congress on Allelopathy. Charles Sturt University, Wagga Wagga, NSW, Australia.
- Kennenni L. & E. Van Der Maarel, 1990.- Population ecology of *Acacia tortilis* in the semi-arid region of the Sudan. *J. Veg. Sci.*, **1**, 419-424.
- Kil B.S. & K.W. Yun, 1992.- Allelopathic effects of water extracts of *Artemisia princeps* var. *orientalis* on selected plant species. *J. Chem. Ecol.*, **18**, 39-51.
- Larwanou M. & M. Saadou, 2005.- Biodiversity of ligneous species in semi-arid zones of southwestern Niger according to anthropogenic and natural factors. *Agr. Ecosyst. Environ.*, **105**, 267-271.
- Le Houérou H.N., 1980a.- Browse in northern Africa. *In: Browse in Africa*. N. Le Houérou (ed.), ILCA, Addis Abeba, 55-82.
- Le Houérou H.N., 1980b.- The role of browse in the Sahelian and Sudanian zones. *In: Browse in Africa*. N. Le Houérou (ed.), ILCA, Addis Abeba, 83-100.
- Masamba C., 1994.- Presowing seed treatments on four African *Acacia* species: appropriate technology for use in forestry for rural development. *Forest Ecol. Manag.*, **64**, 105-109.
- Mattson M.J., 1971.- Relationship between cone crop size and cone damage by insects in red seed production areas. *Can. Entom.*, **103**, 617-621.
- May F.E. & J.E. Ash, 1990.- An assessment of the allelopathic potential of *Eucalyptus*. *Aust. J. Bot.*, **38**, 245-254.
- Mehari A., T. Ericsson & M. Weih, 2005.- Effects of NaCl on seedling growth, biomass production and water status of *Acacia nilotica* and *A. tortilis*. *J. Arid. Environ.*, **62**, 343-349.
- Mekuria A., T. Demel, & O. Mats, 1999.- Soil seed flora, germination and regeneration pattern of woody species in an *Acacia* woodland of the Rift Valley in Ethiopia. *J. Arid. Environ.*, **43**, 411-435.
- Miller M.F., 1996.- *Acacia* seed predation by bruchids in an African savanna ecosystem. *J. Appl. Ecol.*, **33**, 1137-1144.
- Munzbergova Z. & D. Ward, 2002.- *Acacia* trees as keystone species in the Negev desert ecosystems. *J. Veg. Sci.*, **13**, 227-236.
- Nakafeero A.L., M.S. Reed & N.M. Moleele, 2007.- Allelopathic potential of five agroforestry trees, Botswana. *Afr. J. Ecol.*, **45**, 590-593.
- Neffati M., 1994.- *Caractérisation morphologique de certaines espèces végétales nord-africaines. Implication pour l'amélioration pastorale*. Ph.D. thesis, Ghent University, Belgium, 264 p.
- Noor M., U. Salam & M.A. Khan, 1995.- Allelopathic effects of *Prosopis juliflora* Swartz. *J. Arid. Environ.*, **31**, 83-90.
- Pellew R.A., 1983.- The impacts of elephant, giraffe, and fire upon the *Acacia tortilis* woodlands of the Serengeti. *Afr. J. Ecol.*, **21**, 41-74.
- Rafiqul Hoque A.T.M., R. Ahmed, M.B. Uddin, & M.K. Hossain, 2003.- Allelopathic effect of different concentration of water extracts of *Acacia auriculiformis* leaf on some initial growth parameters of five common agricultural crops. *Pak. J. Agron.*, **2**, 92-100.
- Reigosa M.J., J.F. Casal & A. Carballeira, 1984.- Efectos alelopáticos de *Acacia dealbata* Link durante su floración. *Stud. Oecol.*, **5**, 135-150.
- Rhoner C. & D. Ward, 1999.- Large mammalian herbivores and the conservation of arid *Acacia* stands in the Middle East. *Conserv. Biol.*, **13**, 1162-1171.
- Rice L.E., 1984.- *Allelopathy*, 2nd ed. New York, Academic Publishers. 424 p.
- Rubanza C.D.K., M.N. Shem, R. Otsyina, S.S. Bakengesa, T. Ichinohe & T. Fujihara, 2005.- Polyphenolics and tannins effect on *in vitro* digestibility of selected *Acacia* species leaves. *Anim. Feed Sci. Tech.*, **119**, 129-142.
- Shaukat S.S., N. Munir & I.A. Siddiqui, 2003.- Allelopathic responses of *Conyza canadensis* (L.) Cronquist: a cosmopolitan weed. *Asian J. Plant Sci.*, **2**, 1034-1039.
- Shayo C.M. & P. Uden, 1999.- Nutritional uniformity on neutral detergent solubles in some tropical browse leaf and pod diets. *Anim. Feed Sci. Tech.*, **82**, 63-73.
- Sundramoorthy S. & A. Kalra, 1991.- Allelopathic potential of *Acacia tortilis* plantation in Indian desert. *Ann. Arid Zone*, **30**, 259-266.
- Thanos C.A., C.C. Kadis, & F. Skarou, 1995.- Ecophysiology of germination in the aromatic plants thyme, savory and oregano (Labiatae). *Seed Sci. Res.*, **5**, 161-170.
- Tybirk K., 1991.- Regeneration of woody legumes in Sahel. *AAU Report*, **27**, Aarhus Univ. Press, Aarhus, Denmark, 1-81.
- Ward D. & C. Rhoner, 1999.- Anthropogenic causes of high mortality and low recruitment in three *Acacia* tree taxa in the Negev desert Israel. *Biol. Conserv.*, **6**, 877-893.
- Wiegand K., F. Jeltsch & D. Ward, 1999.- Analysis of the population dynamics of *Acacia* trees in the Negev desert, Israel with a spatially-explicit computer simulation model. *Ecol. Model.*, **117**, 203-224.
- Wiegand K., D. Ward, H.H. Thulke, & F. Jeltsch, 2000.- From snapshot information to long-term population dynamics of *Acacias* by a simulation model. *Plant Ecol.*, **150**, 97-114.
- Wilson T.B. & E.T.F. Witkowski, 1998.- Water requirements for germination and early seedling establishment in four African savanna woody plant species. *J. Arid Environ.*, **38**, 541-550.

Article 4

**Seed germination characteristics of *Periploca angustifolia* Labill.
and *Rhus tripartita* (Ucria) Grande: effects of temperature,
salinity and water stress
(*article paru dans Acta Botanica Gallica*)**

Acta Bot. Gallica,

Seed germination characteristics of *Periploca angustifolia* Labill. and *Rhus tripartita* (Ucria) Grande: effects of temperature, salinity and water stress

by Zouhaier Noumi, Saâd Ouled Dhaou and Mohamed Chaieb

Université de Sfax, Faculté des sciences, Lab. de biologie et d'écophysiologie des végétaux en milieu aride, Sfax, Tunisie ; zouhaiern@yahoo.fr; ouled.dhaou@yahoo.fr; mohamed.chaieb@gnet.tn

received May 12, 2009, accepted June 16, 2009

Abstract. - Seed germination of two woody species (*Periploca angustifolia* and *Rhus tripartita*), indigenous plants from arid and semi-arid regions of Tunisia, were assessed under controlled conditions by determining the optimum temperature of germination and simulating drought stress using PEG 6000 and salt stress using different concentrations of NaCl. The germination response of the seeds in darkness were determined over a wide range of temperatures (10 °C to 30 °C), salinity (0 mM to 400 mM) and water stress (0 MPa to -3 MPa). Our results suggest that germination percentage is influenced by salt and osmotic stress at 25 °C and 15 °C respectively for *P. angustifolia* and *R. tripartita* which represent their optimum temperature of germination. However, studied species responded differently to stress induced by NaCl and PEG 6000. *P. angustifolia* manifested better adaptation to drought conditions compared to *R. tripartita*. These findings form the basis for future trials involving the use of indigenous shrubs in the restoration of rangelands.

Key words : shrub - salt stress - water stress - germination - temperature - Tunisian arid zone.

Résumé. - L'étude porte sur *Periploca angustifolia* et *Rhus tripartita*, deux arbustes spontanés de Tunisie présaharienne, très prometteurs pour la restauration et la réhabilitation des écosystèmes dégradés des milieux arides. Une étude expérimentale des effets de la température (10 °C à 30 °C), du stress salin (de 0 à 400 mM) et de stress hydrique (de 0 à -3 MPa) a permis de cerner les exigences germinatives de ces deux taxons. Les résultats obtenus montrent que les deux espèces sont capables de germer à des potentiels hydriques relativement bas. En revanche, au-delà de -0.7 MPa, la germination est totalement inhibée pour *R. tripartita*, alors qu'elle atteint encore 30% pour *P. angustifolia*. L'accroissement de la concentration de NaCl (au-delà de 100 mM) inhibe progressivement la germination chez les deux espèces. Seul *P. angustifolia* peut être considéré comme tolérant au sel puisque, à 300 mM, ses semences germent à des taux encore supérieurs à 50% à celui du témoin. La connaissance des exigences germinatives de chaque espèce constitue une base de réflexion pour la conception de futurs programmes de restauration provoquée et de revégétalisation des écosystèmes dégradés.

Mots clés : stress salin - stress hydrique - exigences germinatives - température - arbustes - zone aride tunisienne.

I. INTRODUCTION

It has been estimated that about nine million square kilometers of the world's arid rangelands have been turned into man-made deserts over the past half-century (Le Houérou & Gillet, 1986). Such deterioration is due to many factors including, mainly drought (Noy-Meir, 1973; Le Houérou, 1984; Wijkman & Timberlake, 1990) and overexploitation of the resources following an increasing demographic pressure (Grouzis & Albergel, 1986; Mainguet, 1990; Hanafi & Jauffret, 2008). Degradation could be evaluated using several indicators such as the decrease of plant species diversity, low grass height and vegetation cover, and the increase in cover and number of unpalatable species and sharp reductions in plant yields.

Throughout the arid and Saharan zones of Tunisia, the steppic vegetation is dominated by tall perennial grasses (Le Houérou, 1995, 2001). In this area, sparse trees and shrubs are among the most threatened species because of their excessive use for domestic purposes and their poor regeneration performances (Ashkenazi, 1995; Hanafi & Jauffret, 2008). On the other hand, under arid bioclimate, the flora has been subjected to a high, permanent increase of human pressure since at least the last century. Such a situation contributed and might have induced the phenomenon of desertification (Gupta *et al.*, 1981; Hanafi & Jauffret, 2008).

In Tunisia, several attempts have been made to restore degraded rangelands (Chaieb, 1989; Aronson *et al.*, 1993a,b; Le Floc'h *et al.*, 1995; Jauffret & Lavorel, 2003; Jauffret & Visser, 2003; Ouled Belgacem *et al.*, 2006). One important technique for the rehabilitation of degraded ecosystems is to improve the dispersal of seeds, which is labour-saving when compared to transplanting nursery seedlings (Neffati *et al.*, 1993; Maestre *et al.*, 2003). Another important means consists in sowing seeds of plants with high capacity to produce abundant biomass and cover in a short period of time. The improvement of the methods based on seed dispersal and seed sowing would enable to know more about seed response to main environment factors such as temperature, salinity and drought stress. These factors could simultaneously influence germination parameters (Tlig *et al.*, 2008).

Under arid bioclimate, seed germination monitoring in relation to thermal, water and salt stress is very important to determine the colonisation capacity of species (Ungar, 1982). The establishment of plants in arid regions is often limited by temperature even under favourable conditions of humidity (Oberbauer & Miller, 1982; Jordan & Haferkamp, 1989; Evans & Etherington, 1990; Le Floc'h *et al.*, 1999). Finally, salinity also has a critical influence on germination and plant establishment (Ungar, 1982; Katembe *et al.*, 1998; Khan *et al.*, 2001). Esechie (1993) reported that temperature and salinity can interact in determining salinity tolerance during germination. Soil salinity may affect the germination of seeds by creating an osmotic potential external to the seed preventing water uptake (Khajeh-Hosseini *et al.*, 2003). Salt and osmotic stresses are responsible for inhibition or delay in seed germination and seedling establishment (Almansouri *et al.*, 2001).

Arid zones in Tunisia, which cover more than 70% of the total area (Floret & Pontanier, 1982), are characterised by drought and high temperature and more or less general salinity. In this area, shrub species such as *Periploca angustifolia*, *Rhus tripartita*, *Acacia rad-diana*, *Ceratonia siliqua*, *Lycium shawii*, etc. improve the stability of ecosystems where they are present, contribute to reduce the risks of desertification and are helpful in restoring degraded ecosystems (Gupta *et al.*, 1981; Aronson *et al.*, 1993a,b; Maestre *et al.*, 2001; Castro *et al.*, 2002). These shrubs are also a feeding resource for livestock especial-

ly during the summer, when the alternative herbaceous species have wilted (Papanastasis *et al.*, 1998). According to Barroso *et al.* (2003), these species relieve sand movement.

Periploca angustifolia and *Rhus tripartita* are two characteristic shrubs of the mountain ecosystems in south and central Tunisia. Currently, these two species are rarefied under overgrazing and their artificial reintroduction is necessary for the restoration of degraded ecosystems.

Seed germination is a critical phase in the life and reproductive cycle of great importance for species fitness and variation in germination percentage has been interpreted as an adaptation to ecological conditions (Navarro & Guitián, 2003). Accurate knowledge on the germination requirements of *P. angustifolia* and *R. tripartita* species are now required for successful uses of these two species in operations of artificial regeneration in Tunisia (Neffati, 1994). In the present study, the effects of temperature, drought and salinity on seed germination were investigated for these two woody species located in arid and semi-arid regions of Tunisia. Understanding the germination process will help in the conservation strategies involving seedlings in greenhouse.

II. MATERIALS AND METHODS

A. Plant material and seed collection site

Seeds of studied species were collected from native shrubs (or low trees) in the National Park of Bou-Hedma (34° 39' N and 9° 48' E), in the Governorate of Sidi Bouzid (central-southern Tunisia). The bioclimate in this site is Mediterranean arid, with temperate winters (Emberger, 1955) and with large inter-annual and inter-seasonal variations of precipitation. The mean annual average of rainfall is 180 mm in the plain and 250 mm on the crest of the mountain. Mean temperature ranges between 3.9 °C throughout the coldest month (January) and 36.2 °C throughout the hottest month (August).

B. Effects of different factors on seed germination

1. Effects of temperature

Before beginning the experiments, it was necessary to determine the optimum temperature of germination of studied species. In this context, eight replicates for each species, with 25 seeds per replicate were sown in 12 cm sterile Petri dishes and moistened with distilled water, placing a Whatman n° 3 filter paper. Germination experiments were conducted in incubators set at 10, 15, 20, 25 and 30 °C in complete darkness. In our experimentation, a seed is considered as germinated when a part of the embryo (usually the radicle) protrudes from the seed coat (Côme, 1970). The percentage of seeds germination was calculated according to the following formula:

$$\% \text{ of germination} = (\text{number of seeds germinated} / \text{number of seeds incubated}) \times 100.$$

2. Effects of salinity

Germination response to salinity was tested for different concentrations of NaCl: 0, 100, 200, 300 and 400 mM. These NaCl concentrations are commonly observed in all soil types of Tunisian arid zones. Germination tests were performed at the optimal temperature and in darkness. The number of seeds that had germinated in each dish was counted at 2-day intervals for 16 days. The percentage of germination was calculated using the formula given above.

3. Effects of a water stress simulated by PEG solutions

Water stress was applied through incubation in six different concentrations of PEG 6000 that provide solutions with water potentials. Seeds of *P. angustifolia* and *R. tripartita* were moistened with water potential of PEG 6000 of 0 for control to -3 MPa and incubated at 25 and 15 °C respectively and in darkness. The lower water potential is frequent in the soil under the Tunisian arid bioclimate, mainly between March and November (9 months.year⁻¹), especially during the seed germination period. The number of seeds that had germinated in each dish was counted at 2-day intervals for 16 days.

C. Data analysis

Analysis of variance (Anova) was used to evaluate the effects of temperature, salinity and water potential on seed germination. Anovas were conducted with SPSS version 12. When significant main effects existed, differences were tested by Tukey's HSD-tests at 95% confidence. No transformations were required to meet parametric assumptions for Anova.

III. RESULTS AND DISCUSSION

A. Effect of temperature on seed germination

The germination responses of *P. angustifolia* and *R. tripartita* seeds to a wide range of temperature treatments are shown in Fig. 1. Germination of *R. tripartita* was completely inhibited up to 20 °C. The optimal temperature of germination was 15 °C (Fig. 1b). However, *P. angustifolia* seeds germinated at temperatures from 10 to 30 °C (Fig. 1a), with a maximum germination temperature at 25 °C. At lower temperatures, germination rates for this species differed significantly with 51% and 34% at 15 and 10 °C respectively. Under arid bioclimate, the successful establishment of plants largely depends on the success of germination. Seeds germination of *P. angustifolia* was quite successful in a wide range of temperatures (10 to 30 °C) in darkness, with maximum germination at 25 °C. Such temperatures must be compared with the prevalent temperatures in the natural arid and semi-arid areas which range between 15 and 40 °C (Aronson *et al.*, 1993a,b; Demel, 1996; Danthu *et al.*, 2003). However, *R. tripartita* manifested better germination rates at lower temperatures, with an optimum rate at 15 °C. This behaviour is a typical strategy of arid or semi-arid Mediterranean species with optimum temperatures ranging between 15 to 25 °C (Thanos *et al.*, 1995; Baskin & Baskin, 1998). On the other hand, Tlig *et al.* (2008) showed that the variation in the thermal optimum depends on the considered species, although for the majority of southern Tunisian species germination occurred over a wide range of temperatures and 20 °C appeared to be the temperature which enhanced their germination. This variation in the thermal optimum and the germination aptitude between species constitutes some adaptive strategies to harsh environmental conditions (Kigel, 1995; Gutterman, 2002). It has also been suggested that high germination success recorded under high temperatures allows seedlings to escape risks of fast desiccation of soil surface during their germination (Neffati, 1994).

Finally, the results from the temperature trial also suggest that species germinated in a relatively wide range of temperatures due to the adaptation of the two studied species to the harsh conditions of the semi-arid and arid zones of Tunisia and North Africa, in general.

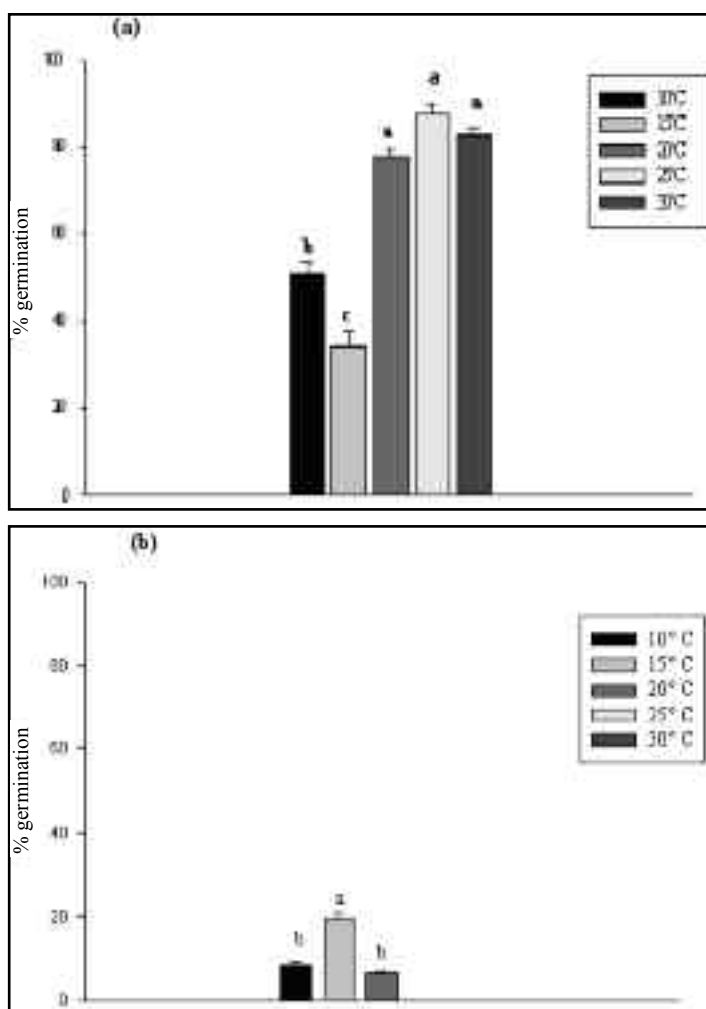


Fig. 1.- Cumulative germination percentage of studied species for 16 days at different temperatures (a - *P. angustifolia*, b - *R. tripartita*). Values at each temperature having the same letter are not significantly different (Tukey's HSD-test at $p < 0.05$).
 Fig. 1.- Pourcentage cumulatif de germination des graines des espèces étudiées à différentes températures (a - *P. angustifolia*, b - *R. tripartita*).

B. Effect of NaCl concentrations on seed germination

The germination responses of *P. angustifolia* and *R. tripartita* seeds to a wide range of salinity treatments at the optimum germination temperature (25 and 15 °C respectively) are shown in Table I. As shown in the results, studied species responded differently to salinity. In fact, the percentages of germination seeds of *R. tripartita* were drastically inhibited at 100 mM (Fig. 2b). For *P. angustifolia*, although maximum germination was obtained under non-saline conditions (control treatments), its seeds had the ability to germinate up to 400 mM with $9 \pm 2.1\%$ (Fig. 2a).

Under controlled conditions, seeds of studied species showed optimal germination in the absence of NaCl. This correlation between decrease of germination and increase of salinity stress has been well described by numerous authors (Breen *et al.*, 1977; Esehie,

Table I.- Final germination percentage of *P. angustifolia* and *R. tripartita* seeds in five salinity treatments for 16 days. Values at each treatment having the same letter are not significantly different (Tukey's HSD-test at $p < 0.05$).

Salinity (mM)	Species	
	<i>Rhus tripartita</i>	<i>Periploca angustifolia</i>
0	19.5 ± 1.40 ^a	87.5 ± 2.06 ^a
100	5 ± 1.25 ^b	79 ± 1.81 ^b
200	0 ^c	67 ± 2.1 ^c
300	0 ^c	61.5 ± 1.5 ^c
400	0 ^c	15 ± 1.96 ^d

Tableau I.- Pourcentage final de germination de *P. angustifolia* et *R. tripartita* à différents traitements par NaCl durant 16 jours.

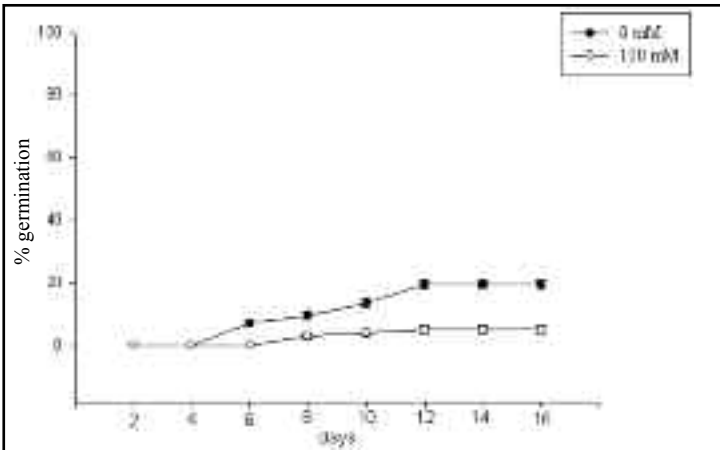
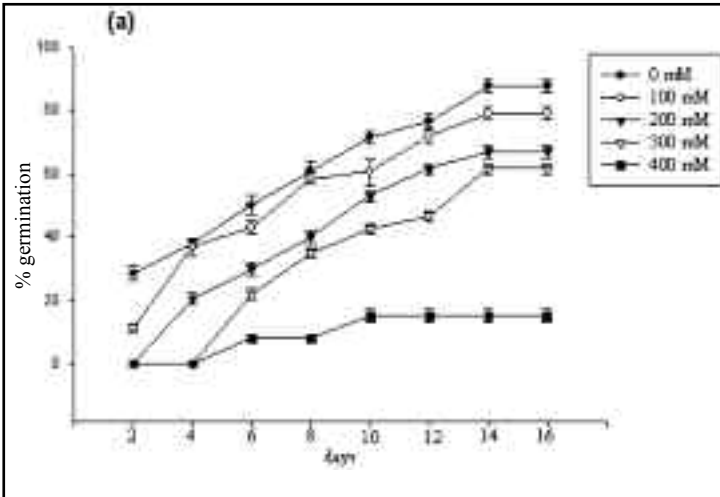


Fig. 2.- Cumulative germination percentage of studied species for 16 days at different NaCl concentrations (a - *P. angustifolia*, b - *R. tripartita*).

Fig. 2.- Pourcentage cumulatif de germination des graines des espèces étudiées à différentes concentrations de NaCl (a - *P. angustifolia*, b - *R. tripartita*).

1993; Gulzar & Khan, 2001; Al-Khateeb, 2006). The complete inhibition of the germination at more or less high levels of salinity has also been described (Ungar, 1982). Our results agree with those reported by Ronnenberg *et al.* (2007) who showed that osmotic stress reduced seed viability and germination success of five species (*Allium polyrrhizum*, *Agropyron cristatum*, *Arenaria meyeri*, *Artemisia frigida* and *A. santolini*). The negative

effects of salinity in the germination phase were also proven for some halophytes (Tobe *et al.*, 2000; Song *et al.*, 2005) and non-halophytic species (Tobe *et al.*, 1999, 2001) from northern China. In the same way, other studies revealed that halophytes, as glycophytes, are especially sensitive to salt during the germination phase (Katembe *et al.*, 1998; Khan *et al.*, 2001). *P. angustifolia* was able to germinate with up to 400 mM of NaCl. This halophytic behaviour could be considered as an adaptative strategy to saline conditions. On an ecological level, *P. angustifolia* is considered as a species which presence is linked to deforestation of the forest of *Pinus halepensis*. This explains its presence in almost all mountainous areas of central and southern Tunisia. However, this species may also exist in other areas, including island ecosystems, strongly influenced by the sea. According to Chaieb (personal observation), the abundance of this species in the Kuriat islands (East Coast of central Tunisia), Zembra, and Zembretta National Park (northern Coast of Tunisia) stresses the development of unusually large individuals and the emergence of new germinations (Ferchichi, 1995). This finding may explain the tolerance to salinity in the process of germination of this species in our study.

C. Effect of water stress on seed germination

Seeds of studied species germinated down to -3 MPa of osmotic potential (Table II). Generally, germination percentage decreased when osmotic potential increased. A moderate stress of -0.3 MPa caused a significant decrease in germination percentage (Fig. 3). Our results suggested that germination of *Periploca* seeds continued despite the increase of osmotic potential (Fig. 3a). Up to -0.7 MPa, germination rate was superior to 50% for *P. angustifolia* but completely inhibited for *R. tripartita* (Fig. 3b).

The success of shrubs under warm and dry conditions is primarily dependent on optimal conditions for germination and recruitment (Khan & Ungar, 2001). Seed germination of species is regulated by factors such as water, temperature, soil salinity and their interactions (Noe & Zedler, 2000); however, each species responds to the abiotic environment in a unique manner. In our study, *P. angustifolia* and *R. tripartita* showed better germination under control conditions. Although seed germination occurred at different osmotic potentials, with the exception of -1.5 MPa and -3 MPa for *R. tripartita*, none of the tested species showed a very high tolerance to water stress. The higher germination percentage of *P. angustifolia* compared to *R. tripartita* may be related to its better adaptation to water deficits. Our results are consistent with the results of Ne'eman *et al.* (2002) who showed that germination of *Rhus coriaria* was reduced by 80% at water potential of -0.26 MPa. In the same way, Chuang *et al.* (2003) showed that the critical value of *Periploca sepium* was -1 MPa and the maximum value was -1.4 MPa under the PEG. On the other hand, Dirik (2000) demonstrated that seed germination of *Cedrus libani* decreased following a decrease of water potential. Roundy (1985) found that *Agropyron elongatum* and *Elymus cine-*

Table II.- Final germination percentage of *P. angustifolia* and *R. tripartita* seeds in six PEG 6000 treatments for 16 days. Values at each treatment having the same letter are not significantly different (Tukey's HSD-test at $p < 0.05$).

Tableau II.- Pourcentage final de germination de *P. angustifolia* et *R. tripartita* à différents traitements par PEG 6000 durant 16 jours.

Water potentials (MPa)	Species	
	<i>R. tripartita</i>	<i>P. angustifolia</i>
0	19.5 ± 1.40 ^a	87.5 ± 2.06 ^a
-0.1	13.5 ± 1.29 ^b	76.5 ± 1.59 ^a
-0.3	9.5 ± 1.29 ^{bc}	58.5 ± 4.06 ^b
-0.7	7 ± 1 ^c	47 ± 1.64 ^c
-1.5	0 ^d	29 ± 3 ^c
-3	0 ^d	9 ± 2.1 ^d

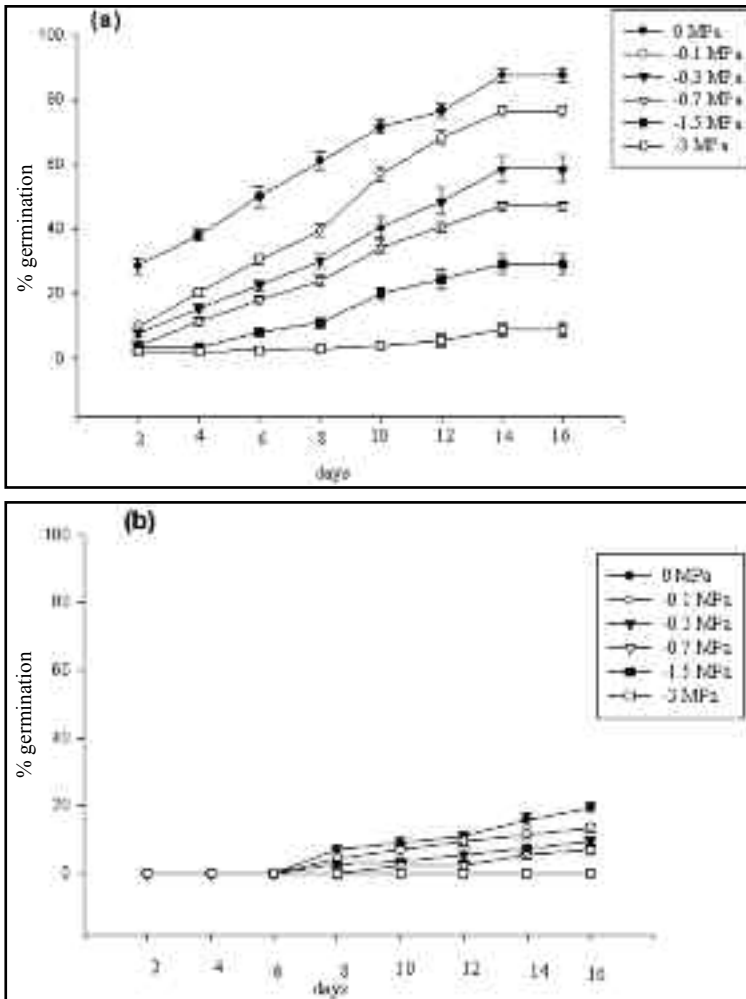


Fig. 3.- Cumulative germination percentage of studied species for 16 days at different PEG 6000 treatments (a - *P. angustifolia*, b - *R. tripartita*).

Fig. 3.- Pourcentage cumulatif de germination des graines des espèces étudiées à différents traitements par PEG 6000 (a - *P. angustifolia*, b - *R. tripartita*).

reus, common grasses of the Great Basin in North America, both germinated at soil matric potentials of about -2 MPa, although germination declined rapidly below -0.5 MPa. Our results are similar to those reported by Bonvissuto and Busso (2007) on several shrubs (*Atriplex lampa*, *Larrea divaricata*, *Leymus erianthus*) and grasses (*Stipa neaei* and *Poa ligularis*) in arid zones of Argentina, who showed that germination is better when water potentials were between -0.93 and -1.39 MPa. On the other hand, Knipe (1968) found that the effect of water on germination of *Sporobolus airoides*, *Hilaria jamesii* and *Bouteloua gracilis* not only varied with species, but that germination also depended on soil osmotic potential.

Some demographic studies (Hodgkinson, 1979; Gutterman, 1986) suggest that the establishment of many woody species from arid and semi-arid areas is a rare event, which is mainly due to the occurrence of excessive water stress caused by low rainfall and/or high

evapotranspiration rates. However, the establishment of these woody species would be possible only after years of above normal and well-distributed rainfall (Peláez *et al.*, 1992).

In conclusion, *P. angustifolia* and *R. tripartita* species manifested different levels of adaptation to drought which play an important role not only in determining germination rates, but in influencing seedling development. Even when moisture is available to promote germination, in the absence of subsequent rain, growth of newly germinated seedlings will be compromised with potentially fatal consequences.

Acknowledgements - This research was kindly supported by the AECI (Agence espagnole de la coopération internationale, the Spanish Agency of International Cooperation). We would like to thank Edouard Le Floch for his valuable comments on an earlier version of this manuscript as well as Sabrina Sérac for her review of English.

REFERENCES

- Al-Khateeb S.A., 2006.- Effect of salinity and temperature on germination, growth and ion relations of *Panicum turgidum* Forssk. *Bioresource Technol.*, **97**, 292-298.
- Almansouri M., J.M. Kinet & S. Lutts, 2001.- Effect of salt and osmotic stresses on germination in durum wheat (*Triticum durum* Desf.). *Plant Soil*, **231**, 243-254.
- Aronson J., C. Floret, E. Le Floch, C. Ovalle & R. Pontanier, 1993a.- Restoration and rehabilitation of degraded ecosystems in arid and semi-arid lands. I - A view the South. *Rest. Ecol.*, **1**, 8-17.
- Aronson J., C. Floret, E. Le Floch, C. Ovalle & R. Pontanier, 1993b.- Restoration and rehabilitation of degraded ecosystems in arid and semi-arid lands. II - Case studies in southern Tunisia, central Chile, and northern Cameroon. *Rest. Ecol.*, **1**, 168-187.
- Ashkenazi S., 1995.- *Acacia trees in the Negev and the Arava, Israel: a review following reported large-scale mortality* (in Hebrew, with English summary). Hakeren HaKayemet LelIsrael, XVII. Jerusalem, 121 p.
- Barroso F.G., T.F. Martinez, T. Paz, C.L. Alados & J. Escos, 2003.- Relationship of *Periploca laevigata* (Asclepiadaceae) tannins to livestock herbivory. *J. Arid Environ.*, **53**, 125-135.
- Baskin J.M. & C.C. Baskin, 1998.- *Seeds: Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination*. Academic Press, San Diego, California, USA, 666 p.
- Bonvissuto G.L. & C.A. Busso, 2007.- Germination of grasses and shrubs under various water stress and temperature conditions. *Int. J. Exp. Bot.*, **76**, 119-131.
- Breen C.M., C. Everson & K. Rogers, 1977.- Ecological studies on *Sporobolus virginicus* (L.) Kunth with particular reference to salinity and inundation. *Hydrobiologia*, **54**, 135-140.
- Castro J., Zamora, R., Hodar, J.A. & J.M. Gomez, 2002.- Use of shrubs as nurse plants: a new technique for reforestation in Mediterranean mountains. *Restor. Ecol.*, **10**, 297-305.
- Chaieb M., 1989.- *Influences des réserves hydriques du sol sur le comportement comparé de quelques espèces végétales de la zone aride tunisienne*. Thèse, Université des sciences et techniques du Languedoc, Montpellier, 292 p.
- Chuang M.A., W.H. Zhang & L.X. Cheng, 2003.- Effects of iso-osmotic potential salt and water stress on the seed germination of *Periploca sepium*. *Bull. Bot. Res.*, **28**, 465-470.
- Côme D., 1970.- Germination et dormances des semences. In : *Le développement des végétaux. Aspects théoriques et synthétiques*. H. Le Guyader (ed.), Masson, Paris, 119-132.
- Danthu P., M. Ndongo, M. Diaou, O. Thiam, A. Sarr, B. Dedhiou & A. Ould Mohamed Vall, 2003.- Impact of bush fire on germination of some West African acacias. *Forest Ecol. Manag.*, **173**, 1-10.
- Demel T., 1996.- Germination ecology of twelve indigenous and eight exotic multipurpose leguminous species from Ethiopia. *Forest Ecol. Manag.*, **80**, 209-223.
- Dirik H., 2000.- Effet du stress hydrique osmotique sur la germination des graines chez les provenances de Cèdre du Liban (*Cedrus libani* A. Rich.) d'origine turque. *Ann. For. Sci.*, **57**, 361-367.
- Emberger L., 1955.- Une classification biogéographique des climats. *Revue des travaux de Laboratoire de Botanique et de Zoologie*, **7**, 3-43.
- Esechie H.A., 1993.- Interaction of salinity and temperature on the germination of alfalfa. *Agronomie*, **13**, 301-306.
- Evans C. & J.R. Etherington, 1990.- The effect of soil water potential on seed germination of some British plants. *New Phytol.*, **115**, 539-548.
- Ferchichi A., 1995.- Caractérisation morphobiologique et écologique d'une espèce pastorale de la Tunisie présaharienne (*Periploca angustifolia* Labill.) : implications pour l'amélioration pastorale. *Opt. Méd.*, 113-116.
- Floret C. & R. Pontanier, 1982.- *L'aridité en Tunisie pré-saharienne, climat, sol, végétation et aménagement*. Travaux et documents de l'ORSTOM, 150 p.
- Grouzis M. & J. Albergel, 1986.- Du risque climatique à la contrainte écologique: incidence de la sécheresse sur les productions végétales et le milieu au Burkina Faso. In : *Le risque en agriculture*. M. Elden & P. Milleville

- (eds.), Coll. *À Travers Champs*, ORSTOM, Paris, 243-254.
- Guilzar S. & M.A. Khan, 2001.- Seed germination of a halophytic grass, *Aeluropus lagopoides*. *Ann. Bot.*, **87**, 319-324.
- Gupta J.P., R.K. Aggarwal & N.P. Raiky, 1981.- Soil erosion by wind from bare sandy plain in western Rajasthan. *Indian J. Arid Environ.*, **4**, 15-20.
- Gutterman Y., 1986.- Influences of environmental factors on germination and plant establishment in the Negev Desert highlands of Israel. In: *Rangelands: a resource under siege*. P.J. Joss, P.W., Lynch & O.B. Williams (eds), Australian Academy of Science, Canberra, 441-443.
- Gutterman Y., 2002.- *Survival strategies of annual desert plants: adaptation of desert organism*. Berlin, Heidelberg, New York, Springer, 348 p.
- Hanafi A. & S. Jauffret, 2008.- Are long term vegetation dynamics useful in monitoring and assessing desertification processes in the arid steppe, southern Tunisia? *J. Arid Environ.*, **72**, 557-572.
- Hodgkinson K.C., 1979.- The shrubs of poplar box (*Eucalyptus populnea*) lands and their biology. *Aust. Rangelands J.*, **1**, 280-293.
- Jauffret S. & S. Lavorel, 2003.- Are plant functional types relevant to describe degradation in arid, southern Tunisian steppes? *J. Veg. Sci.*, **14**, 399-408.
- Jauffret, S. & M. Visser, 2003.- Assigning life history traits to plant species to better qualify arid land degradation in Presaharian Tunisia. *J. Arid Environ.*, **55**, 1-28.
- Jordan C.L. & M.R. Haferkamp, 1989.- Temperature responses and calculated heat units for germination of several range grasses and shrubs. *J. Range Manag.*, **42**, 41-45.
- Katembe W.J., I.A. Ungar & J. Mitchell, 1998.- Effect of salinity on germination and seedling growth of two *Atriplex* species (Chenopodiaceae). *Ann. Bot.*, **82**, 167-175.
- Khajeh-Hosseini M., A.A. Powell & I.J. Bingham, 2003.- The interaction between salinity stress and seed vigour during germination of soybean seeds. *Seeds Sci. Technol.*, **31**, 715-725.
- Khan M.A., B. Gul & D.J. Weber, 2001.- Seed germination characteristics of *Halogeton glomeratus*. *Can. J. Bot.*, **79**, 1189-1194.
- Khan M. & I.A. Ungar, 2001.- Alleviation of salinity stress and the response to temperature in two seed morphs of *Halopyrum mucronatum* (Poaceae). *Austr. J. Bot.*, **49**, 777-783.
- Kigel J., 1995. Factors affecting germination of arid and semi-arid regions. In: *Seed development and germination*. J. Kigel & G. Galili (eds.), Marcel Dekker, New York, 853 p.
- Knipe O.D., 1968.- Effects of moisture stress on germination of alkali sacaton, galleta, and blue grama. *J. Range Manag.*, **21**, 3-4.
- Le Floch E., M. Neffati, M. Chaieb, C. Floret & R. Pontanier, 1999.- Rehabilitation experiment at Menzel Habib, Southern Tunisia. *Arid Soil Res. Reh.*, **13**, 357-368.
- Le Floch E., M. Neffati, M. Chaieb & R. Pontanier, 1995.- Un essai de réhabilitation en zone aride. Le cas de Menzel Habib (Tunisie). In: *L'Homme peut-il refaire ce qu'il a défilé ?* R. Pontanier (ed.), John Libbey Eurotext, Paris, 139-160.
- Le Houérou H.N., 1984.- Rain use efficiency: a unifying concept in arid-land ecology. *J. Arid Environ.*, **7**, 213-247.
- Le Houérou H.N., 1995.- Considérations biogéographiques sur les steppes arides du nord de l'Afrique. *Sècheresse*, **6**, 167-182.
- Le Houérou H.N., 2001. Biogeography of the arid steppe north of the Sahara. *J. Arid Environ.*, **48**, 103-128.
- Le Houérou H.N. & H. Gillet, 1986.- Conservation versus desertification in African arid lands. In: *Conservation biology: the science of scarcity and diversity*. M.E. Soule (ed.), Sinauer, Sunderland, Massachusetts, 1-20.
- Maestre F.T., S. Bautista, J. Cortina & J. Bellot, 2001.- Potential of using facilitation by grasses to establish shrubs on a semiarid degraded steppe. *Ecol. Appl.*, **11**, 1641-1655.
- Maestre F.T., J. Cortina, S. Bautista & J. Bellot, 2003.- Does *Pinus halepensis* facilitate the establishment of shrubs in Mediterranean semi-arid afforestations? *For. Ecol. Manag.*, **176**, 147-160.
- Mainguet M., 1990.- La désertification : une crise autant socio-économique que climatique. *Sècheresse*, **3**, 187-195.
- Navarro L. & J. Guitián, 2003.- Seed germination and seedling survival of two threatened endemic species of the northwest Iberian Peninsula. *Biol. Conserv.*, **109**, 313-320.
- Ne'eman G., E. Henig-Sever & A. Eshel, 2002.- Regulation of the germination of *Rhus coriaria*, a post-fire pioneer, by heat, ash, pH, water potential and ethylene. *Physiol. Plant.*, **106**, 47-52.
- Neffati M., 1994.- *Caractérisation morphologique de certaines espèces végétales nord-africaines. Implications pour l'amélioration pastorale*. PhD thesis, Ghent University, Belgium, 264 p.
- Neffati M., N. Akrimi & E. Le Floch, 1993.- L'étude des conditions de germination des espèces, une nécessité pour le succès des travaux de réhabilitation. *Ecol. Médit.*, **19**, 39-47.
- Noe G.B. & J.B. Zedler, 2000.- Different effects of four abiotic factors on the germination of salt marsh annuals. *Am. J. Bot.*, **87**, 1679-1692.
- Noy-Meir I., 1973.- Desert ecosystems: environment and producers. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **4**, 25-51.
- Oberbauer S. & P.C. Miller, 1982.- Effect of water potential on seed germination. *Holarct. Ecol.*, **5**, 218-220.
- Ouled Belgacem A., M. Neffati, V.P. Papanastasis & M. Chaieb, 2006.- Effects of seed age and seeding depth on growth of *Stipa lagascae* Roem. & Schult. seedlings. *J. Arid Environ.*, **65**, 682-687.
- Papanastasis V.P., P.D. Platis & O. Dini-Papanastasi, 1998.- Effects of age and frequency of cutting on productivity of Mediterranean deciduous fodder tree and shrub plantations. *For. Ecol. Manag.*, **110**, 283-292.
- Peláez D.V., R.M. Bóo & O.R. Elia, 1992.- Emergence and seedling survival of caldén in the semiarid region

- of Argentina. *J. Range Manag.*, **45**, 564-568.
- Ronnenberg K., K. Wesche, M. Pietsch, & I. Hensen, 2007.- Seed germination of five mountain steppe species of Central Asia. *J. Arid Environ.*, **71**, 404-410.
- Roundy B.A., 1985.- Emergence and establishment of basin wildrye and tall wheatgrass in relation to moisture and salinity. *J. Range Manag.*, **44**, 126-131.
- Song J.I.E., G.U. Feng, C.Tian & F.Zhang, 2005.- Strategies for adaptation of *Suaeda physophora*, *Haloxylon ammodendron* and *Haloxylon persicum* to a saline environment during seed germination stage. *Ann. Bot.*, **96**, 399-405.
- Thanos C.A., C.C. Kadis & F. Skarou, 1995.- Ecophysiology of germination in the aromatic plants thyme, savory and oregano (Labiatae). *Seed Sci. Res.*, **5**, 161-170.
- Tlig T., M. Gorai & N. Mohamed, 2008.- Germination responses of *Diplotaxis harra* to temperature and salinity. *Flora*, **203**, 421-428.
- Tobe K., L. Zhang & R. Omasa, 2000.- Seed germination and radicle growth of a halophyte, *Kalidium capsicum* (Chenopodiaceae). *Ann. Bot.*, **85**, 391-396.
- Tobe K., L. Zhang, G.Y. Qui, H. Shimizu & R. Omasa, 2001.- Characteristics of seed germination in five non halophytic Chinese desert shrub species. *J. Arid Environ.*, **47**, 191-201.
- Tobe K., L. Zhang & R. Omasa, 1999.- Effets of NaCl on seed germination of five non halophytic species from Chinese desert environment. *Seeds Sci. Technol.*, **27**, 851-863.
- Ungar I.A., 1982. Germination ecology of halophytes. *In: Contribution to the ecology of halophytes*. D.N. Sen & K.S. Rajpurohit (eds.), The Hague, 143-154.
- Wijkman J.V. & L.V. Timberlake, 1990.- *Natural disasters acts of God or acts of Man?* Earthscan, London, 154 p.



Article 5

**The role of plant interactions in ecological restoration of grazed
arid ecosystems**

(article soumis dans Journal of Ecology)

The role of plant interactions in ecological restoration of grazed arid ecosystems

Zouhaier Noumi^{1,2}, Blaise Touzard^{2,*}, Mohamed Chaieb¹, Richard Michalet²

¹ Université de Sfax - Faculté des Sciences - Laboratoire de Biologie et d'Ecophysiologie des végétaux en milieu aride 99 / U.R / 09-12 - Département des Sciences de la Vie - Route de Sokra - Km 3.5 - BP 802 - 3018 - Gouvernorat de Sfax - Sfax - Tunisie. Phone: + 216 - Fax: + 216

² Université Bordeaux 1 - Laboratoire Ecologie des Communautés - UMR INRA 1202 BIOGECO - Avenue des Facultés - 33405 Talence - France. Phone: +33 5 40 00 88 95 - Fax: + 33 5 40 00 36 57 E-mail: b.touzard@ecologie.u-bordeaux1.fr

***: Corresponding author.**

Summary

1. Theoretical and empirical research has supported the hypothesis that plant-plant interactions change from competition to facilitation with increasing abiotic stress. However, the consistency of such changes has been questioned in arid and semiarid ecosystems.

2. The scarcity of tree regeneration is a major concern for the long-term conservation of tree cover in the arid areas of Tunisia and the causes of this shortage are poorly understood. In this study, we tested the direction of interaction between the two perennial species, *Cenchrus ciliaris* and *Hammada scoparia*, on survival of the keystone tree species, *Acacia tortilis* subsp. *raddiana* under a grazing regime, in arid bioclimate of Tunisia.

3. Our main objective which is the assessment of the overall direction and importance of interactions in arid and grazed conditions.

4. Contrary to the predictions of established models of plant-plant interactions (Bertness & Callaway 1994; Brooker & Callaghan 1998), our results always showed negative interactions (competition) between plants along the natural water stress gradient. Moreover, we demonstrated that the importance of negative interactions considerably varied along the two gradients (water stress and grazing), with time and with method (higher with observational method compared to the removal method). Finally, the identity of nurse species (*Cenchrus ciliaris*, *Hammada scoparia*) had very little effects on the importance of interactions.

5. Contrary to the prediction's that facilitation is a successful restoration technique in semi-arid environments (Maestre *et al.* 2001; Brooker *et al.* 2006; Padilla & Pugnaire 2006; Anthelme & Michalet, 2009). In our specific case, the best think to restore A.

tortilis would be to plant this species in open areas (without neighbours) and in zones protected against the action of big herbivores.

Key-words: plant-plant interactions, arid areas, environmental stress gradient, herbivory, competition, importance of competition.

Introduction

Direct facilitation is considered as a crucial tool in ecological restoration of semi-arid and arid ecosystems (Gómez-Aparicio *et al.* 2004; Padilla & Pugnaire 2006; Gómez-Aparicio 2009). Facilitation appears to be an essential process, not only for plant survival and growth (Callaway *et al.* 2002; Cavieres *et al.* 2006), but also, for improvement of soil fertility, water availability and substrate modification (Callaway 1995).

However, it has also been shown that competition may be intense in water-stressed environments (Tielborger & Kadmon 2000; Maestre & Cortina 2004) and there is still an intense debate on how facilitation and competition vary along water stress gradients (Maestre *et al.* 2005 & 2006; Lortie & Callaway 2006).

Michalet (2006) argued that the way plant interactions are measured in water-stressed conditions may explain the contrasted results of the literature. The observational method (comparison of the performance of the target with neighbours *versus* natural open areas) generally shows facilitation whereas the removal method (comparison of the performance of the target with neighbours *versus* areas with neighbours removed) is more likely to show competition within the same system, as observed by Maestre *et al.* (2003), because of differences in soil conditions between natural open areas and vegetated patches. However, using both methods Stultz *et al.* (2007) consistently found facilitative effects of the nurse apache plume for a Pinyon pine in highly water-stressed woodlands of northern Arizona.

Gómez-Aparicio *et al.* (2004) and Michalet (2007) also stressed the importance of the strategy of both the nurse and the target species (see also Maestre *et al.* 2008). Because of their high allocation to roots, grasses are more likely to compete for water with target species than shrubs, in particular when the target is a water-demanding tree or shrub (Davis *et al.* 1998; Maestre *et al.* 2003; Picon-Cochard *et al.* 2006). Grasses with fibrous root and a large root (shoot ratio), which allow them to compete efficiently for soil resources. Gómez-

Aparicio (2009) argued that herbs had strong negative effects on soil moisture, whereas shrubs had large facilitative effects. In contrast, legumes are excellent nurses because of their additional input of nitrogen (Pugnaire & Luque 2001). Additionally, Gross *et al.* 2008 showed that plants with deep roots but short root length and tall canopies improved water availability whereas small plants (such as grasses) with high root length have strong negative effects on soil moisture. Moreover, stress-intolerant target species are better candidates for facilitation than stress-tolerant ones because the benefit of shade (for water availability, air humidity, temperature, photoinhibition) is more likely to compensate its cost for light for the former than for the latter (Liancourt *et al.* 2005; Saccone *et al.* 2009; Forey *et al.* 2010).

Most studies using facilitation as a tool for restoration have been conducted in semi-arid areas, and in particular in Spain (Maestre *et al.* 2001; Gasque & García-Fayos 2004; Gómez-Aparicio *et al.* 2004) and results from arid and Saharan ecosystems are scarce. Moreover, Anthelme & Michalet (2009) found in the very dry conditions of the Ténéré desert (Niger) that most of the beneficial effects of a nurse grass on the foundation tree *Acacia tortilis* ssp. *raddiana* was indirect through a mitigation of the impact of domestic grazers. Indirect facilitation has been mainly studied in wet ecosystems, likely because the disturbance induced by herbivores has been proposed to increase with community productivity (Bertness & Callaway 1994). However, assessing the relative importance of both direct and indirect species interactions for restoring arid areas is a crucial issue in a number of African countries where the impact of grazing has been shown to be generally higher than that of drought (Noumi *et al.* 2010). Additionally, because in arid conditions the only potential species for ecological restoration are highly drought-tolerant but not shade-tolerant, we may expect weak direct positive or even negative effect of nurses. Thus, the use of facilitation as a tool for ecological restoration deserves to be assessed in arid and grazed ecosystems.

Most interaction studies have quantified the intensity of either competition or facilitation, whereas very few authors have quantified the importance of interactions, although it has been stressed its higher potential to really assess how species interactions may contribute to drive community composition and structure along environmental gradients (Welden & Slauson 1986; Corcket *et al.* 2003; Brooker *et al.* 2005; Brooker & Kikvidze 2008). The importance of interactions has been defined as the change in performance of a target species due to neighbours as compared to the effect of all community drivers including stress and disturbance (Brooker *et al.* 2005). However, most studies have focused on the importance of interactions as compared to the only effect of stress. To our knowledge there has been no previous attempt to analyse how grazing may alter the importance of interactions along an environmental stress gradient. Furthermore, in order to use facilitation as an efficient tool in ecological restoration of arid grazed ecosystems it is crucial to assess its importance for the target species as compared to the effect of stress and how this importance may vary with increasing grazing pressure.

The main objective of this study was to experimentally assess the role of plant interactions for ecological restoration of arid grazed communities of Tunisia. The only native tree species in these highly stressed conditions is *Acacia tortilis* ssp. *raddiana*. We manipulated plant interactions around planted seedlings of *Acacia* tree using both the removal and observational methods and the two dominant potential nurses, the grass *Cenchrus ciliaris* L. and the chenopod shrub *Hammada scoparia* (Pomel).

In order to quantify variation in the importance of interactions along a local stress gradient, with and without grazing, the same design was applied in three different communities varying in stress levels and productivity and we crossed this stress treatment with a grazing treatment using exclosures against big herbivores. Beyond our main objective which is the assessment of the overall direction and importance of interactions in arid and

grazed conditions, we aim to answer to the four following questions: (i) How vary the direction and importance of interactions with increasing stress? (ii) Does grazing affect the direction and importance of interactions? (iii) Does nurse identity (grass *versus* chenopod shrub) affect the direction and importance of interactions? (iv) Are results affected by the method used to quantify interactions (observational *versus* removal)?

Materials and methods

STUDY SITE AND COMMUNITIES

The experimental sites were located in the Governorate of Sidi Bouzid, in central and southern Tunisia in the vicinity of the National park of Bou-Hedma (33°30'N and 9°38'E). This park, which covers an area of about 5114 ha, has been recognized as a UNESCO World Heritage Site in 1977. Following Emberger's classification (Emberger 1955), the climate is Mediterranean arid with temperate winters. The average annual rainfall varies from 150 mm in the plain (at 100 m) to 300 mm on the highest peak of the mountain range (at 800 m). However, like in other arid Mediterranean climates, inter-annual variability in precipitation is high (151 mm \pm 21 between the years 1996 and 2008). Mean minimum temperature of the coldest month (January) is 3.9°C and mean maximum temperature of the warmest month (August) is 36.2°C.

According to Grouzis & Le Floc'h (2003), vegetation is a pseudo-savanna of *Acacia tortilis* (Forssk.) Hayne ssp. *raddiana*, the only native forest tree persisting on the edge of the desert, in association with some perennial grass species (*Cenchrus ciliaris* L, *Digitaria commutata* L.) and chenopod shrub species (*Hammada scoparia* Pomel and *Hammada schmittiana* Pomel).

Inside the park, there is a natural grazing due to large herbivores such as Saharan antelopeans (*Addax nasomaculatus* and *Oryx leucoryx*), dorcas gazelle (*Gazella dorcas*),

mhor gazelle (*Gazella dama mhor*), Barbary sheep (*Ammotragus lervia*) and some ostriches (*Struthio camelus*) (Le Houérou 2005). In this area, the stocking density is about 1 animal per 40 ha). Outside the park, the neighbouring pastoral land is subjected to an intensive grazing by domestic herds (sheep, goats, camels) with a stocking density equal to about 2 animals per ha.

According to elevation and geomorphological positions, we selected three experimental communities named “Sandy plain”, “Silty plain” and “Glacis”. The glacis is located at the bottom of the mountain range and corresponds to an extension of the piedmont composed of villafranchian calcareous crust and covered with loamy superficial soils. The sandy and silty plains, located between the glacis and the valley bottom are a large area with a low slope that does not receive runoff water (Noumi *et al.* 2010). Previous measurements (Table 1) showed that biometric parameters on three dominant species of the communities (height of *A. tortilis*, volume of *H. scoparia*, volume of *C. ciliaris*) significantly decrease from the sandy plain, the silty plain and the glacis. Also, the selection of these three communities aimed to conduct our experiments along a severe water stress gradient.

EXPERIMENTAL DESIGN

Our experiment was conducted from October 2006 to June 2008 during a relatively wet period until June 2007 followed by a very dry year (Fig.1). In order to study plant interactions occurring during the recruitment of *Acacia tortilis*, we used two neighbour species (*C. ciliaris* L. and *H. scoparia* L.). Young individuals of *Acacia tortilis* (two months old) were used as target species. Each individual resulted of seeds collected in the park and grown in a nursery. These three species are the dominant species of the three plant communities occurred along the water stress gradient. Seedlings of the target species were transplanted on the field in the following experimental design.

To investigate the effect of *C. ciliaris* and *H. scoparia* on seedling transplants of *A. tortilis*, we randomly selected 24 experimental blocks (15 m × 15 m) with 8 blocks per community. In each community, 4 blocks were protected from big mammals herbivores by erecting fences and 4 blocks were unprotected and also exposed to grazing. There was a distance of at least 500 m distance between blocks. All blocks were located in flat areas remote from adult *Acacia* trees. In each block, five neighbourhood treatments were set up. In this transplant experiment, the survival of *Acacia* was measured in five “patches”. We compared the performance of *Acacia* transplants in naturally occurring areas devoid of vascular vegetation (called “Open”) to transplants within *Hammada* (“*Hammada*”) and *Cenchrus* (“*Cenchrus*”) intact tussocks (shelter + soil effects). Moreover, we also compared the *Acacia* performances in areas where the shade from the canopies and the belowground competition of the two tussocks have been removed. Hereafter, these two additive treatments are referred “*Cenchrus* removed” and “*Hammada* removed”). These five treatments or “patches” (“Open” + “*Cenchrus*” + “*Hammada*” + “*Cenchrus* removed” + “*Hammada* removed”) were replicated five times per block leading to the transplantation of 25 seedlings of *A. tortilis* per block. Overall, a total of 600 seedlings of *Acacia* were transplanted in all the 24 experimental blocks.

ENVIRONMENTAL MEASUREMENTS

In order to characterise the abiotic environment during the experiment, we conducted soil water measurements and soil chemical analyses. These measurements were carried out only for the ungrazed blocks. Soil moisture (volumetric soil water content) was measured in the five different treatments previously defined at 10 cm deep with a FDR probe (ThetaProbe ML2x, Delta T, Cambridge, UK). Four replicates per treatment, per block and per community were carried out. A total of 240 (4 x 5 x 4 x 3) water measurements were sampled after a 30-

mm rain event, at the intervals of 7 and 15 days after the rain. Soil analyses were carried out for only three treatments (Open, *Hammada* tussocks and *Cenchrus* tussocks). Five soil samples (excluding litter and stones) per treatment, per block and per community were collected at 5-10 cm deep. A total of 180 (5 x 3 x 4 x 3) samples were analysed. After air-drying, the samples were sieved through a 2-mm sieve and finely ground. The organic matter were analysed using the method proposed by Walkley & Black (1934). Total N concentration was determined by Kjeldahl analysis with $\text{SeSO}_4\text{-K}_2\text{SO}_4$ as the catalyst.

DATA COLLECTION

Survival of target species was recorded three times during June 2007, October 2007 and June 2008. Survival rate was calculated as a percentage of alive individuals per treatment and per block. We did not analyse the growth data because survival was too low. The importance of the *Hammada*, *Cenchrus*-*Acacia* interaction was calculated using the index of competitive importance (C_{imp} ; following Brooker *et al.* 2005). This index scales the difference in *A. tortilis* performance at a site in the presence and absence of *H. scoparia* and *C. ciliaris*. (i.e. $P_{\text{T+N}} - P_{\text{T-N}}$) relative to the maximum performance difference that could be achieved at that site. Therefore,

$$C_{\text{imp}} = (P_{\text{T+N}} - P_{\text{T-N}}) / (\text{Max } [P_{\text{T-N}}; P_{\text{T+N}}] \text{ across all samples} - \text{Min}[P_{\text{T-N}}; P_{\text{T+N}}])$$

Where “Max [$P_{\text{T-N}}$; $P_{\text{T+N}}$] across all samples” refers to the largest value of $P_{\text{T-N}}$ or $P_{\text{T+N}}$ across all samples being considered, and $\text{Min}[P_{\text{T-N}}; P_{\text{T+N}}]$ refers to the smallest value of either $P_{\text{T-N}}$ or $P_{\text{T+N}}$ at the site. In other words, the denominator of Eq. 1 calculates the difference between maximal performance across the entire gradient and the minimal performance at the site. The index was modified from Brooker *et al.* (2005) by changing “Max [$P_{\text{T-N}}$; $P_{\text{T+N}}$] across all

samples” to $\text{Max} [P_{T-N}; P_{T+N}]$ across all samples” to ensure that the index scaled from -1 to 1 under extreme competition and facilitation, respectively. Thus, C_{imp} is also founded between -1 and 1 , with positive (negative) values indicating facilitative (competitive) interactions and larger absolute values indicating greater importance of the interaction.

DATA ANALYSIS

Survival of transplants were analysed using split-split-plot ANOVA model with community as main plot effect, grazing as subplot effect and patches as sub-subplot effect. For the index of competitive importance (C_{imp} for survival), we used a split-split-split-plot ANOVA model by adding to the first analyse (survival), the method (removal *versus* observational) as sub-sub-subplot effect. Survival of targets without neighbours was used to assess individual responses to environmental treatments (soil water content and soil fertility), whereas C_{imp} was used for interactive responses. The differences in soil nutrient concentration and soil water among treatments were analysed using a split-plot ANOVA model with community as main plot effect and treatment as subplot effect. All analyses were done using JMP software 5.0.1 (SAS Institute 2002). Tukey’s HSD tests were used to determine the significant differences between treatment means when a split-split plot effect occurred. Tukey’s HSD tests were used to determine the significant differences between group means when a split-plot effect occurred.

Results

SURVIVAL OF *ACACIA TORTILIS*

During two years, we observed a significant effect of the patches on the survival rate of the *Acacia*. Overall, the survival of *Acacia* transplants was significantly higher in gap areas (“Open”, “*Cenchrus* removed”, “*Hammada* removed”) as compared to tussock areas (“*Cenchrus*”, “*Hammada*”) (see Tukey tests in Fig. 2) exhibiting negative interactions (competition) between the target species and the nurse species.

Moreover, there was a strong and significant community effect (Table 2) on survival rates of the target species (Fig. 2) showing a decrease of *Acacia* survival along the water stress gradient (higher rate of survival in sandy plain compared to the silty plain and finally the glacis). Overall, at the beginning of the experiment, survival rates of *Acacia* ranged between 10% and 75% for the sandy plain, 0% and 60% for the silty plain and 15% to 55% for the glacis. This community effect was observed in a significant way during the three years of experiments. The absence of interaction between the “patches” and the “community” showed that the direction of the interactions did not change along the stress gradient.

Another significant effect was due to the grazing (Table 2). When herbivores occurred, survival of *Acacia* target was significantly lower in grazed areas compared to ungrazed patches (Fig. 2). The grazing effect was present during the two first years and disappeared the third year.

THE IMPORTANCE OF INTERACTION

All the values of the C_{imp} index were negative, which confirmed the occurrence of competition in the experiment (Fig. 3). As for the values of survival rate (Fig. 2), there was a significant community effect on the C_{imp} index ($P < 0.01$). The values of C_{imp} calculated in the less-stressed community (sandy plain) were significantly higher (mean: -0.71) than those of the silty plain (mean: -0.29) and the glacis (-0.35). This community effect vanished during the second year of experiment and appeared again during the third year (Fig. 5) where the values

of C_{imp} index for the silty plain (mean: 0.00) were significantly different from those of the glacis (-0.10) and the sandy plain (-0.25).

Another significant effect ($P < 0.01$) was due to the grazing which induced a reduction of the values of C_{imp} index. This effect was only observable during the first year of experiment.

The third simple effect was attributable to the type of method used to evaluate the nature of interactions. Also, there was a strong method effect ($P < 0.001$) with highest values of C_{imp} index for the observational method as compared to the removal method. This effect was only present during the first year of experiment. Moreover, there was a “Community” x “Method” interaction effect on C_{imp} index because, in the glacis, the importance of competition was not higher with the observational method as compared to the removal method contrary to the other two communities.

Finally, there was a “Community” x “Grazing” x “Method” for the first year of measurements (June 2007, Table 3). In the sandy plain, the importance of the competition significantly decreased with grazing only in the case of the removal method but not with the observational method.

SOIL WATER CONTENT

Immediately after the rain, we did not observe any difference between the three communities regarding the soil water content ($P = 0.70$). One day only after the rain, we exclusively observed a community effect. There was a significant effect ($P < 0.001$) of the type of community on soil water content with lowest levels of water in the glacis as compared to the sandy plain and the silty plain. 7 days after the rain, this community effect was still significant ($P < 0.05$) and, for the three communities, it appeared a “patch” effect with a higher quantity of water in the “open” as compared to the other four modalities of the patch treatment

(“*Cenchrus*”, “*Hammada*”, “*Cenchrus* removed”, “*Hammada* removed”). Finally, 15 days after the rain (see Fig. 5), there were not any differences of soil water content between the three communities ($P = 0.34$). Nevertheless, for each community, the differences due to the patches intensified. The wettest patches were still the “Open” but the “*Cenchrus*” became the driest patches (see Tukey tests in Fig. 5). The other three patches (“*Cenchrus* removed”, “*Hammada* removed”, “*Hammada*”) showed some intermediate levels of soil water content between the “Open” and the “*Cenchrus*”.

SOIL ANALYSES

The results of soil analyses are presented in the Table 4. The soil organic matter content (OM) and the soil nitrogen content (N) were the highest in the silty plain community, the smallest in the sandy plain and the glacis took place at an intermediate position between the two first communities. For the C/N ratio, the highest values were observed in the glacis community showing a weaker mineralisation in this community as opposed to the sandy plain and the silty plain. The amount of phosphorus (P) in the soil was more important in the silty plain in comparison with the other two communities.

Concerning the “patches” effects in each community, the results showed that for all the parameters measured, higher values were obtained with neighbouring (see Tukey test, in Table 4).

The analyses of soil granulometry showed that the finest particles (granulometry $< 20 \mu\text{m}$) were significantly sampled in the silty plain as compared to the sandy plain and the glacis. By the same way, the intermediate granulometry (granulometry $20 - 200 \mu\text{m}$) was significantly dominant in the silty plain and we observed a decreasing of this type of granulometry from the sandy plain towards the glacis. Finally, the strongest granulometry

(granulometry > 200 μm) was significantly observed both in the glacia and the sandy plain communities in comparison to the silty plain.

Discussion

The main question of this paper was the assessment of the overall direction and importance of biotic interactions with increasing stress in grazed arid conditions. Contrary to the predictions of established models of plant-plant interactions (Bertness & Callaway 1994; Brooker & Callaghan 1998), our results always showed negative interactions (competition) between plants along the natural water stress gradient. During the three years of experiments, we did not observe direct or indirect facilitation. Moreover, we demonstrated that the importance of negative interactions considerably varied along the two gradients (water stress and grazing), with time and with method (higher with observational method compared to the removal method). The importance of competition was the highest in the wettest community (sandy plain) without grazing and especially during the first year of experiments. Finally, the identity of nurse species (*Cenchrus ciliaris*, *Hammada scoparia*) had very little effects on the importance of interactions.

Our overall results showed that both nurse species (*Cenchrus ciliaris*, *Hammada scoparia*) exerted negative effects on the survival of *Acacia* target species along the water stress gradient. Similar findings, but over a broader geographical scale, were obtained in a semi-arid steppe of Spain by Maestre & Cortina (2004) and, by Tielbörger & Kadmon (2000) on a temporal scale at one site in the Negev Desert. In the same way, Pennings *et al.* (2003) obtained the same results in North American salt marshes. Our results contradict the predictions of the Stress-Gradient-Hypothesis (SGH) showing that the relative importance of facilitation and competition will vary inversely across gradients of abiotic stress, with

facilitation being the dominant interaction under highly stressful conditions. Indeed, previous studies of plant-plant interactions in several ecosystems including savannas, shrub lands or salt marshes have shown that facilitative effects are a frequent interaction, particularly in stressful environments (Belsky 1994; Pugnaire & Luque 2001; Bertness & Ewanchuk 2002).

Gómez-Aparicio *et al.* (2004) and Michalet (2007) also stressed the importance of the strategy of both the nurse and the target species. The effect of the target species seems more complex. Focusing on target species, *Acacia tortilis* is highly drought-tolerant (Munzbergova & Ward 2002; Abdallah *et al.* 2008; Anthelme & Michalet 2009; Noumi *et al.* 2010) but not shade-tolerant (Osunkoya *et al.* 2005). In some studies, stress-tolerant light-demanding species (such as *Acacia tortilis* in our case) have been shown to be less facilitated than stress-intolerant shade-demanding species (Liancourt *et al.* 2005; Pages & Michalet 2006). But it has been shown in a number of other studies (see Kunstler *et al.* 2006), that, when associated with grass nurses, stress-intolerant tree species are more negatively affected than stress-tolerant tree species.

The effect of the functional type of nurses involved in the interactions is obvious, but the results on this topic are very contrasted in the international literature. Our results have shown that soil water availability was more important in open areas as compared to under nurse species for the three communities. This demonstrated that the two nurse species (*Cenchrus ciliaris*, *Hammada scoparia*) competed with *Acacia* target for water resource. The strong competitive effect of *Poaceae* and *Chenopodiaceae* is well documented (Davis *et al.* 1998; Maestre *et al.* 2003; Weedon & Facelli 2008). Weedon & Facelli (2008) also demonstrated that *Chenopodiaceae* shrubs reduced annual plant growth by shading and below-ground competition. This concurs with others studies that have found negative effects of shrubs on understorey plants (Swank & Oechel 1991; Forseth *et al.* 2001; Facelli & Temby 2002; Berlow *et al.* 2003). In the same way, many authors (Sun & Dickinson 1996; Holl

1998; Ashton & Berlyn 2005) argued that grasses and shrubs have been found to compete with trees for resources. For example, Gómez-Aparicio (2009) argued that herbs had strong negative effects on soil moisture, whereas shrubs had large facilitative effects. In contrast, Pugnaire *et al.* (2004) and others authors described the strong facilitative effect of *Fabaceae* species. Moreover, in our study, nurse species did not have significant effects on soil properties for many parameters studied. Nevertheless, there were some significant differences between the three communities regarding nutrient resources. These differences, in term of soil nutrient enrichment can be attributed to differences in soil granulometry (Table 4).

We observed a considerable decrease of the importance of the competition along the water stress gradient and without grazing. Especially, the importance of competition was the highest in the wettest community (sandy plain). These results are in agreement with those reported by Brooker *et al.* (2005) who showed that the importance of the competition declined with decreasing system productivity supporting the predictions of Grime (1979). Corcket *et al.* (2003) also showed a decrease in the importance of competition where the environment is harsh. In contrast to our results, Le Roux & McGeoch (2010) demonstrated that the absolute intensity and importance of the interaction were generally unrelated to environmental severity.

Contrary to the importance of competition that exhibited a great variation, the intensity of competition remained constant along the stress gradient (no community * patches interaction, see Table 2) without shifting to facilitation. These findings contrasted the results of Pugnaire & Luque (2001) which examined the interactions between *Artemisia barrelieri* (used as target species) and *Retama sphaerocarpa* shrubs (used as neighbour species) along an environmental severity gradient in semi-arid southeast Spain. These authors argued that both the intensity and the importance of competition were related to system productivity with

decreasing intensity and importance of competition with reduced system productivity. In the same study, there was a change in the net balance of the plant-plant interaction, from clearly negative (competition) in the more fertile habitat to positive (facilitation) in the water-stressed and infertile environment. In our case, the absence of the shifting from competition to facilitation could be explained to the water stress which is so high that the biotic interactions are negligible. Additionally, the size of the two nurse species decreased along the stress gradient (Table 1), which reduced their competitive effect.

Our results also showed that the importance of competition was the highest during the first year of experiments and disappeared with time. If we look at the rainfall figure (Figure 1), we remarked that the first measurements were done just after a high rainfall compared to the others measurements realised during dry periods. In agreement with our results, Forey *et al.* (2010) showed that during the dry year, the importance of biotic interactions was very low, compared to a wet year where the biotic interactions (negative or positive) were more important.

We put in evidence that grazing produced negative interactions (competition) between *Acacia* target and the two nurse species. Contrary to our results, Anthelme & Michalet (2010) showed an indirect facilitation due to herbivores in arid area of Niger. They demonstrated that survival of *Acacia* seedlings was enhanced by the interaction between grazing and neighbourhood factors. Rebollo *et al.* (2002) also demonstrated that positive interactions between plants may only be expressed in the presence of herbivores, as when one species protects another from herbivory. A strong case for facilitation is the protection of palatable plants from herbivory provided by less palatable plants acting as a biotic refuge (Callaway *et al.* 2000; Milchunas & Noy-Meir 2002; Rebollo *et al.* 2002). Contrary to these authors, in our

case, the indirect positive effects of grazing (protection against the herbivores) did not outweigh direct negative effects (competition due to the two nurse species).

Moreover, we observed a strong decrease of the importance of the competition with grazing. To our knowledge, these results are the first ones to demonstrate that grazing decreases the importance of the competition in arid environments. In many Mediterranean countries (especially in North Africa), grazing has long been considered to be the major force driving plant community dynamics (Riginos & Young 2007). Noumi *et al.* (2010) argued that the grazing effect has been shown to be generally higher than that of the drought. In the same way, Illius & O'Connor (1999) showed that even in arid systems with a highly variable climate, plant communities can be seriously affected by herbivores. The observed effects of grazing on plant functional types was not typical for arid grazing lands in northern and southern Africa, South America, or the Mediterranean, where grazing often eliminates palatable functional types such as grasses and sedges in favour of unpalatable forbs and shrubs (Noy-Meir *et al.* 1989; Knapp *et al.* 2004).

The last question of this paper was to know if the results could be affected by the method (observational *versus* removal) used to quantify biotic interactions. Our data showed that the importance of competition declined with removal method compared to observational method. These differences can be due to the higher soil water availability in the open areas compared to the removed areas (Fig. 5). These results disagreed with the predictions of Michalet (2006) which demonstrated that the observational method generally shows facilitation whereas the removal method is more likely to show competition within the same system, as observed by Maestre *et al.* (2003), because of differences in soil conditions between natural open areas and vegetated patches.

Another significant result was the existence of a three ways interaction between community, grazing and method for the first year of measurements (June 2007). In fact, in the

sandy plain, the importance of the competition disappeared with grazing only in the case of the removal method but not with the observational method. This result can be attributed to the differences of the growth of target species between open areas and removed areas in the grazed sandy plain. Unpublished data showed that the growth of the target species is significantly higher ($P < 0.05$) in removed areas compared to open areas. Consequently, the *Acacia* targets were more affected by herbivores in removed areas because the *Acacia* targets were more visible and palatable as opposed to open areas.

The method used to quantify biotic interactions may strongly affect the outcome of experiments in arid environments (Michalet 2006). Using both methods Stultz *et al.* (2007) consistently found facilitative effects of the nurse apache plume for a Pinyon pine in highly water-stressed woodlands of northern Arizona. Nevertheless, the debate about the importance of the method used to quantify the direction of plant-plant interactions, especially in arid and semi-arid areas, still stay complex. The way species interactions may change along water gradients is becoming a much-debated issue in plant ecology (Maestre *et al.* 2005 ; Lortie & Callaway 2006).

Conclusions

One of the originalities of our study was to focus on a foundation tree species (*Acacia tortilis*) in a perspective of ecological restoration. Surprisingly, very few studies have highlighted the importance of the biotic interactions in order to restore foundation tree species in arid zones. The use of facilitative interactions between a nurse-plant and the plant species of interest has been proposed as a successful restoration technique in semi-arid environments (Maestre *et al.* 2001; Padilla & Pugnaire 2006). Brooker *et al.* (2006) and Anthelme & Michalet (2009) predict that indirect facilitation may be as a restoration tool in arid and desert areas. Contrary to later predictions, our study showed that facilitation was not a well-adapted

tool in order to restore arid zones because we emphasised both a high competitive effect of the nurse species and a great importance of the water stress and the herbivory. In our case, the target species (*A. tortilis*) were very intolerant to competition and the nurse species (*C. ciliaris*, *H. scoparia*) were very little successful nurses. Nevertheless, we can propose to use traditionally method to restore *A. tortilis*. Generally, the most popular techniques of plant manipulation during restoration have focused on the reduction of competition by cutting the vegetation around the species that must be restored. Thus, before seeding or planting desired species, neighbours were eliminated with different treatments such as fire, herbicides, grazing, or by manual or mechanical removal (Jordan 1988; Clewell & Lea 1990; Savill et al. 1997). In our specific case, the best think to restore *A. tortilis* would be to plant this species in open areas (without neighbours) and in zones protected against the action of big herbivores.

Acknowledgements

We are grateful to Lazher Hemdi, Manager of the National Park of Bou-Hedma for help. We wish to thank Miss Sabrina Sérac for her review of English on all versions of the manuscript.

References

- Anthelme, F. & Michalet, R. (2009) Grass-to-tree facilitation in an arid grazed environment (Air Mountains, Sahara). *Basic and Applied Ecology*, **10**, 437–446.
- Bertness, M.D. & Callaway, R.M. (1994) Positive associations in communities. *Trends in Ecology and Evolution*, **9**, 191–193.
- Brooker, R., Kikvidze, Z., Pugnaire, F.I., Callaway, R.M. Choler, P. Lortie, C. & Michalet R. (2005) The importance of importance. *Oikos*, **109**, 63–70.
- Brooker, R. & Kikvidze, Z. (2008) Importance: an overlooked concept in plant interaction rsearch. *Journal of Ecology*, **96**, 703–708.

- Callaway, R.M. (1995) Positive interactions among plants. *Botanical Review*, **61**, 306–349.
- Callaway, R.M., Brooker, R.W., Choler, P., Kikvidze, Z., Lortie, C.J., Michalet, R., Paolini, L., Pugnaire, F.I, Newingham, B., Aschehoug, E.T., Armas, C., Kikodze, D. & Cook, B.J. (2002) Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature*, **417**, 844–848.
- Cavieres, L.A., Badano, E.I., Sierra-Almeida, A., Gomez-Gonzalez, S. & Molina-Montenegro, M.A. (2006) Positive interactions between alpine plant species and the nurse cushion plant *Laretia acaulis* do not increase with elevation in the Andes of central Chile. *New Phytologist*, **169**, 59–69.
- Corcket, E., Liancourt, P., Callaway, R.M. & Michalet, R. (2003) The relative importance of competition for two dominant grass species as affected by environmental manipulations in the field. *Ecoscience*, **10**, 186–194.
- Davis, M.A., Wrage, K.J. & Reich, P.B. (1998) Competition between tree seedlings and herbaceous vegetation: support for a theory of resource supply and demand. *Journal of Ecology*, **86**, 652–661.
- Emberger, L. (1955) Une classification biogéographique des climats. Montpellier, Faculté des Sciences, Service botanique. *Revue des travaux de Laboratoire de Botanique et de Zoologie*, **7**, 3–43. Montpellier.
- Forey, E., Touzard, B. & Michalet, R. (2010) Does disturbance drive the collapse of biotic interactions at the severe end of a diversity-biomass gradient? *Plant Ecology*, **206**, 287–295.
- Gasque, M. & García-Fayos, P. (2004) Interaction between *Stipa tenacissima* and *Pinus halepensis*: consequences for reforestation and the dynamics of grass steppes in semi-arid Mediterranean areas. *Forest Ecology and Management*, **189**, 251–261.

- Gómez-Aparicio, L., Zamora, R., Gómez, J.M., Hódar, J.A., Castro, J. & Baraza, E. (2004) Applying plant positive interactions to reforestation of Mediterranean mountains: a meta-analysis of the use of shrubs as nurse plants. *Ecological Applications*, **14**, 1128–1138.
- Gómez-Aparicio, L. (2009) The role of plant interactions in the restoration of degraded ecosystems: a meta-analysis across life-forms and ecosystems. *Journal of Ecology*, **97**, 1202–1214.
- Gross, N., Robson, T.M., Lavorel, S., Albert, C., Le Bagousse-Pinguet, Y. & Guillemin, R. (2008) Plant response traits mediate the effects of subalpine grasslands on soil moisture. *New Phytologist*, **180**, 652–662.
- Grouzis, M. & Le Floch, E. (2003) *Un arbre au désert – Acacia raddiana*. Editions IRD, Montpellier, France.
- Liancourt, P., Callaway, R.M. & Michalet, R. (2005) Stress tolerance and competitive-response ability determine the outcome of biotic interactions. *Ecology*, **86**, 1611–1618.
- Lortie, C.J. & Callaway, R.M. (2006) Re-analysis of meta-analysis: support for the stress gradient hypothesis. *Journal of Ecology*, **94**, 7–16.
- Maestre, F.T., Bautista, S., Cortina, J. & Bellot, J. (2001) Potential for using facilitation by grasses to establish shrubs on a semiarid degraded steppe. *Ecological Applications*, **11**, 1641–1655.
- Maestre, F.T., Bautista, S. & Cortina, J. (2003) Positive, negative, and net effects in grass–shrubs interactions in Mediterranean semiarid grasslands. *Ecology*, **84**, 3186–3187.
- Maestre, F.T. & Cortina, J. (2004) Insights into ecosystem composition and function in a sequence of degraded semiarid steppes. *Restoration Ecology*, **12**, 494–502.

- Maestre, F.T., Valladares, F. & Reynolds, J.F. (2005) Is the change of plant-plant interactions with abiotic stress predictable? A meta-analysis of field results in arid environments. *Journal of Ecology*, **93**, 748–757.
- Maestre, F.T., Valladares, F. & Reynolds, J.F. (2006) The stress-gradient hypothesis does not fit all relationships between plant-plant interactions and abiotic stress: further insights from arid environments. *Journal of Ecology*, **94**, 17–22.
- Maestre, F.T., Callaway, R.M., Valladares, F. & Lortie, C.J. (2009) Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. *Journal of Ecology*, **97**, 199–205.
- Michalet, R. (2006) Is facilitation in arid environments the result of direct or complex interactions? *New Phytologist*, **169**, 3–6.
- Michalet, R. (2007) Highlighting the multiple drivers of change in interactions along stress gradients? *New Phytologist*, **173**, 3–6.
- Noumi, Z., Touzard, B., Michalet, R. & Chaieb, M. (2010) The effects of browsing on the structure of *Acacia tortilis* (Forssk) Hayne ssp. *raddiana* (Savi) Brenan along a gradient of water availability in arid zones of Tunisia. *Journal of Arid Environments*, **x**, x-x (in press).
- Padilla, F.M. & Pugnaire, F.I. (2006) The role of nurse plants in the restoration of degraded environments. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **4**, 196–202.
- Picon-Cochard, C., Coll, L. & Balandier, P. (2006) The role of below-ground competition during early stages of secondary succession: the case of 3-year-old Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) seedlings in an abandoned grassland. *Oecologia*, **148**, 373–383.
- Pugnaire, F.I. & Luque, M.T. (2001) Changes in plant interactions along a gradient of environmental stress. *Oikos*, **93**, 42–49.

- Saccone, P., Delzon, S., Pages, J.P., Brun, J.J. & Michalet, R. (2009) The role of biotic interactions in altering tree seedling responses to an extreme climatic event. *Journal of Vegetation Science*, **20**, 403–414.
- Sthultz, C.M., Gehring, C.A. & Whitham, T.G. (2007) Shifts from competition to facilitation between a foundation tree and a pioneer shrub across spatial and temporal scales in a semi-arid woodland. *New Phytologist*, **173**, 135–145.
- Tielbörger, K. & Kadmon, R. (2000) Temporal environmental variation tips the balance between facilitation and interference in desert plants. *Ecology*, **81**, 1544–1553.
- Welden, C.W. & Slauson, W.L. (1986) The intensity of competition *versus* its importance: an overlooked distinction and some implications. *The Quarterly Review of Biology*, **61**, 23–44.

Figure captions

Fig. 1. Mean monthly rainfall (mm) recorded at the Bou-Hedma National Park during the three years of experiments (T₀: beginning of the experiments – T₁: first measures – T₂: second measures – T₃: third measures).

Fig. 2. Survival rate (means \pm SE) of the target species (*Acacia tortilis*) along a gradient of water stress (from the sandy plain, the silty plain and the glacis) and disturbance (grazing, no grazing) during three years of experiments (2006, 2007 and 2008). In the transplant experiment, the survival of *Acacia* was measured in five “patches”: “Open”, “*Cenchrus* tussock”, “*Hammada* tussock”, “*Cenchrus* removed”, “*Hammada* removed”. Letters indicates significant means among treatments at $P < 0.05$ (Tukey HSD test).

Fig. 3. Variation of the importance of the competition (C_{imp}) of the nurses (*Cenchrus* tussock + *Hammada* tussock) – target species (*Acacia tortilis*) interaction along a gradient of water stress (sandy plain, silty plain and glacis) and disturbance (grazing, no grazing), using the two methods (observational *versus* removal) after the first measurements (June 2007).

Fig. 4. Variation of the importance of the competition (C_{imp}) of the nurses (*Cenchrus* tussock + *Hammada* tussock) – target species (*Acacia tortilis*) interaction along a gradient of water stress (sandy plain, silty plain and glacis) and disturbance (grazing, no grazing), using the two methods (observational *versus* removal) after the second measurements (October 2007).

Fig. 5. Variation of the soil water content (m^3 of water per m^3 of soil) measured in five “patches” (“Open”, “*Cenchrus* tussock”, “*Hammada* tussock”, “*Cenchrus* removed”, “*Hammada* removed”) along a gradient of water stress (sandy plain, silty plain and glacis). Samplings were carried out one week after a rain of 30 mm. Letters indicates significant means among treatments at $P < 0.05$ (Tukey HSD test).

Table captions

Table 1. Evolution of biometric parameters of the three dominant species (height of *Acacia tortilis*, volume of *Hammada scoparia*, volume of *Cenchrus ciliaris*) occurred along the water stress gradient. Letters indicates significant means among treatments at $P < 0.05$ (Tukey HSD test).

Table 2 Results of the split-split-plot ANOVA model for the effects of community, grazing, patches and their interactions on the survival (%) of *Acacia tortilis* target during the three points of measurements (June 2007, October 2007 and June 2008). Significant ($P < 0.05$) effects are indicated in bold characters.

Table 3 Results of the split-split-split-plot ANOVA model for the effects of community, grazing, patches, method and their interactions on the importance of the competition (C_{imp}) during the three points of measurements (June 2007, October 2007 and June 2008). Significant ($P < 0.05$) effects are indicated in bold characters.

Table 4. Soil parameters (Organic Matter, Carbon/Nitrogen, Nitrogen, Phosphorus, Granulometry $< 20 \mu\text{m}$, Granulometry $20 \mu\text{m} - 200 \mu\text{m}$, Granulometry $> 200 \mu\text{m}$) restricted to three “patches” (“Open”, “*Cenchrus* tussock”, “*Hammada* tussock”) along the water stress gradient (sandy plain, silty plain and glaxis). Letters indicates significant means among treatments at $P < 0.05$ (Tukey HSD test).

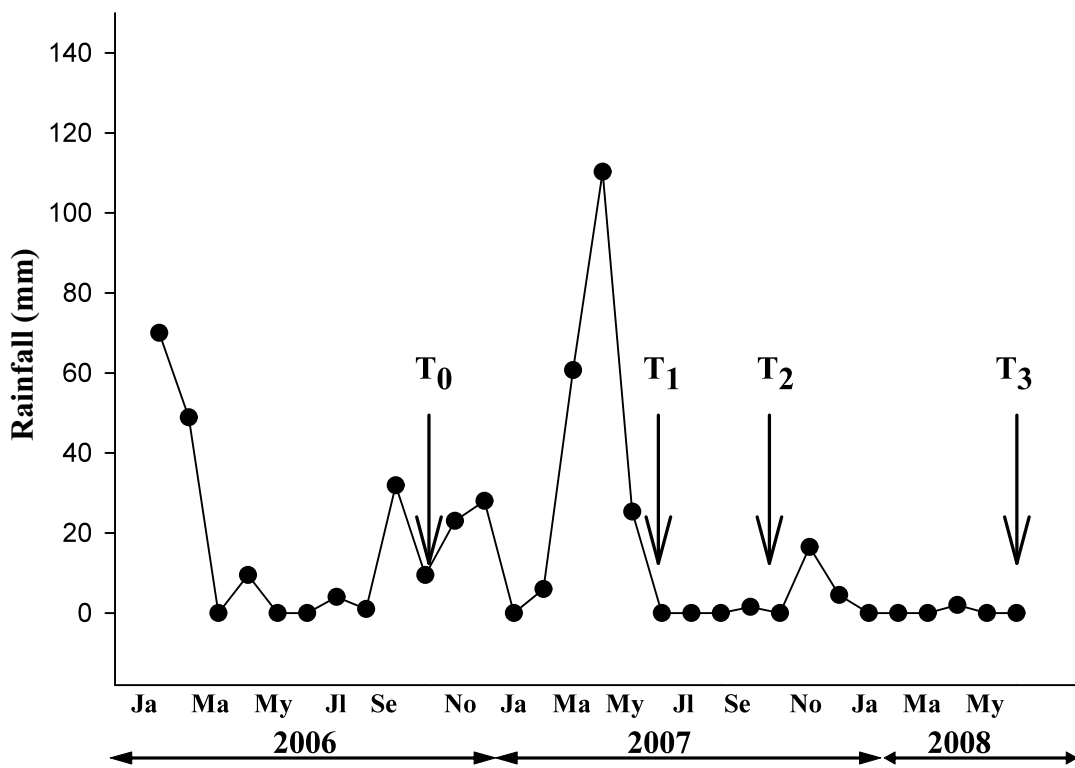


Fig. 1

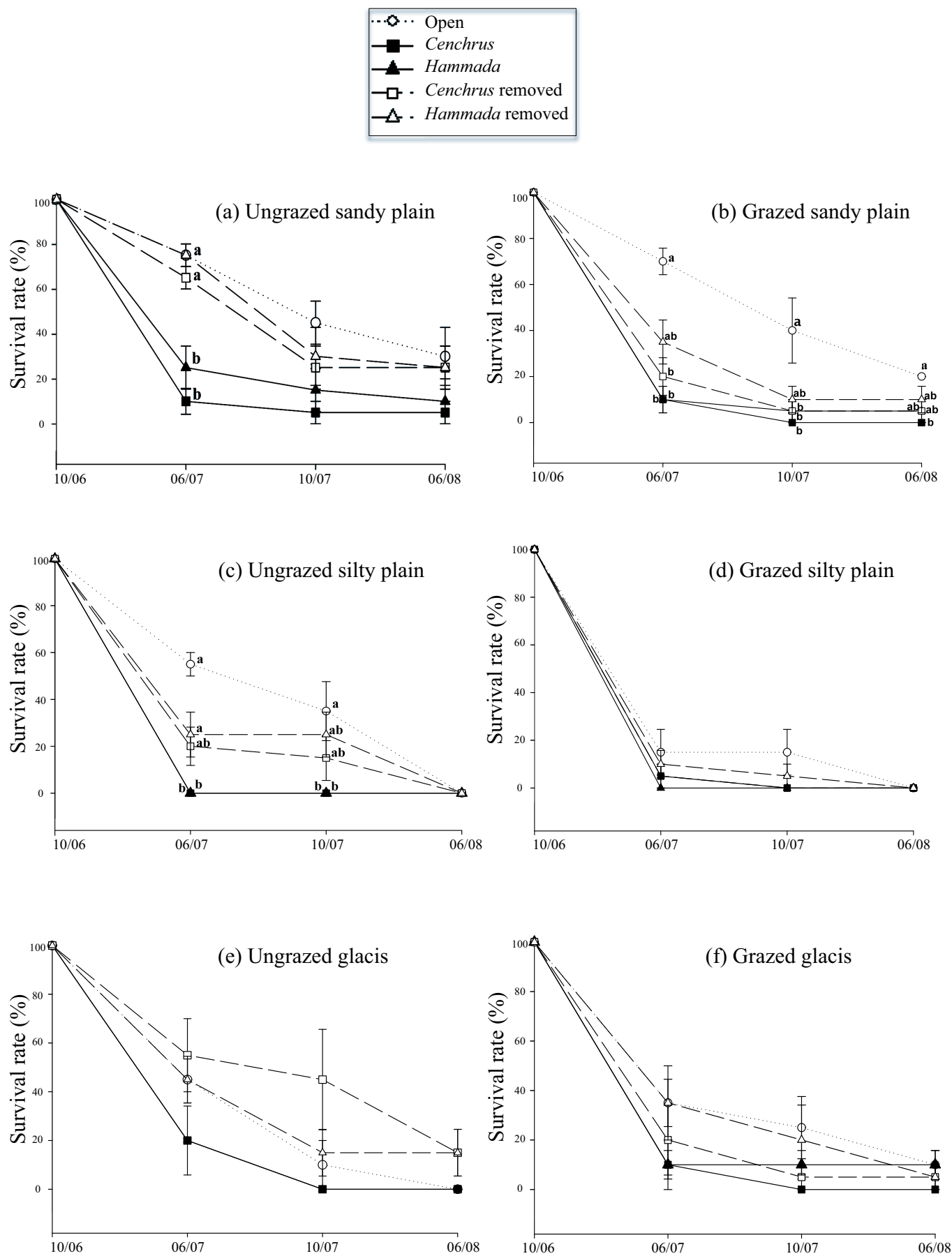


Fig. 2

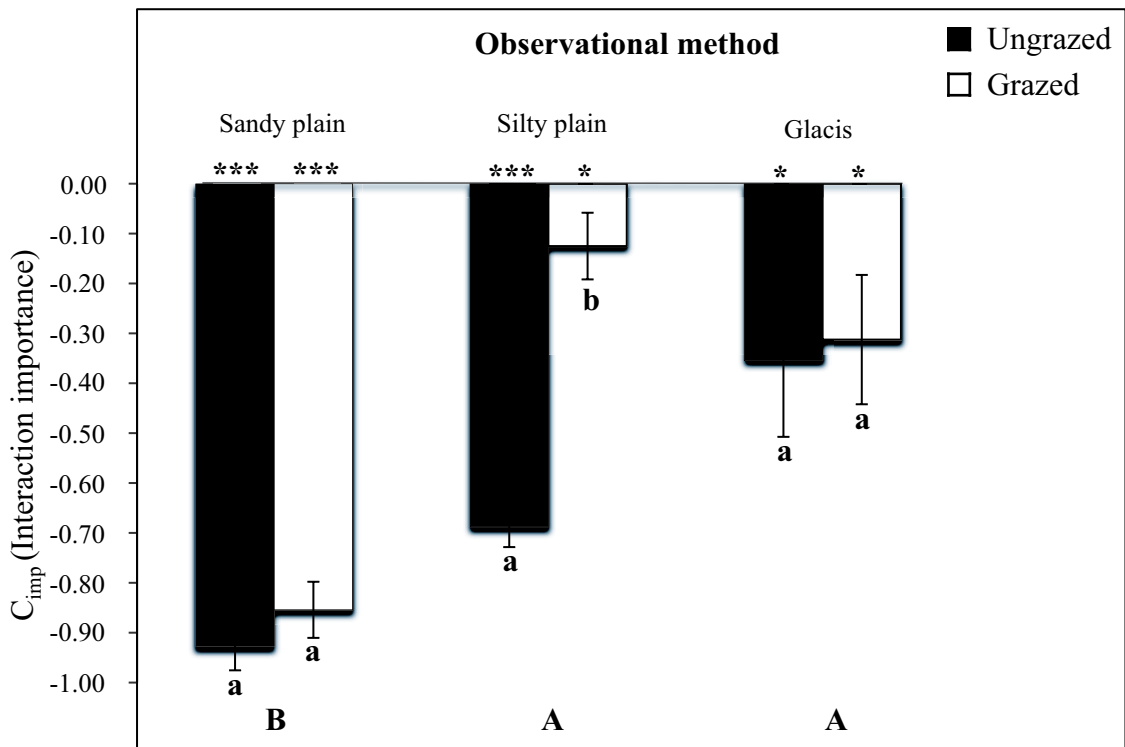
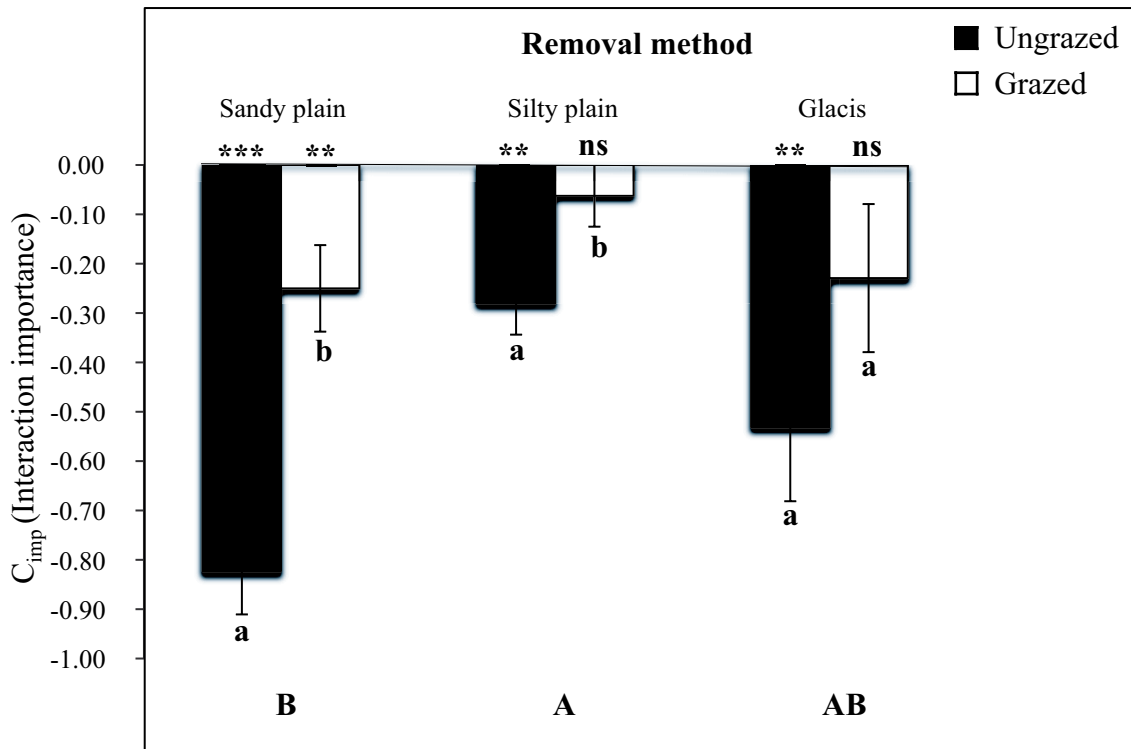


Fig. 3

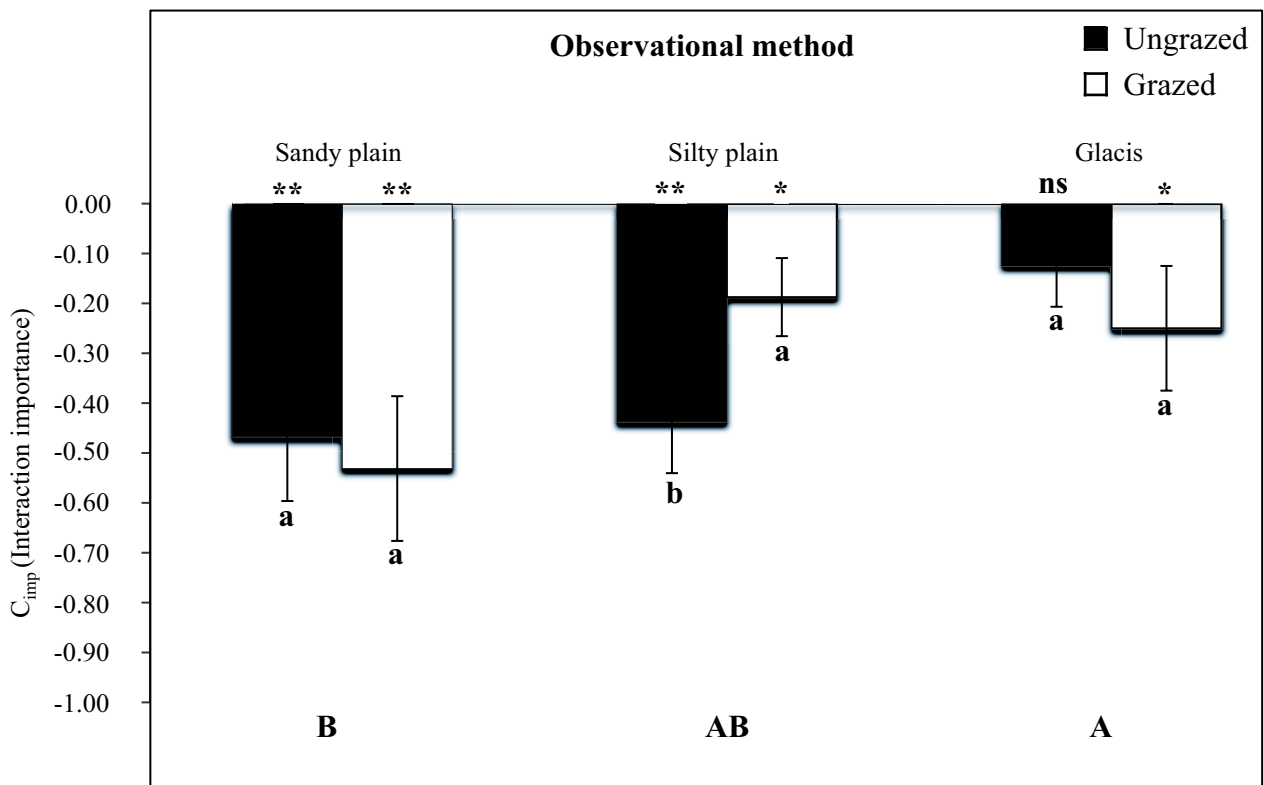
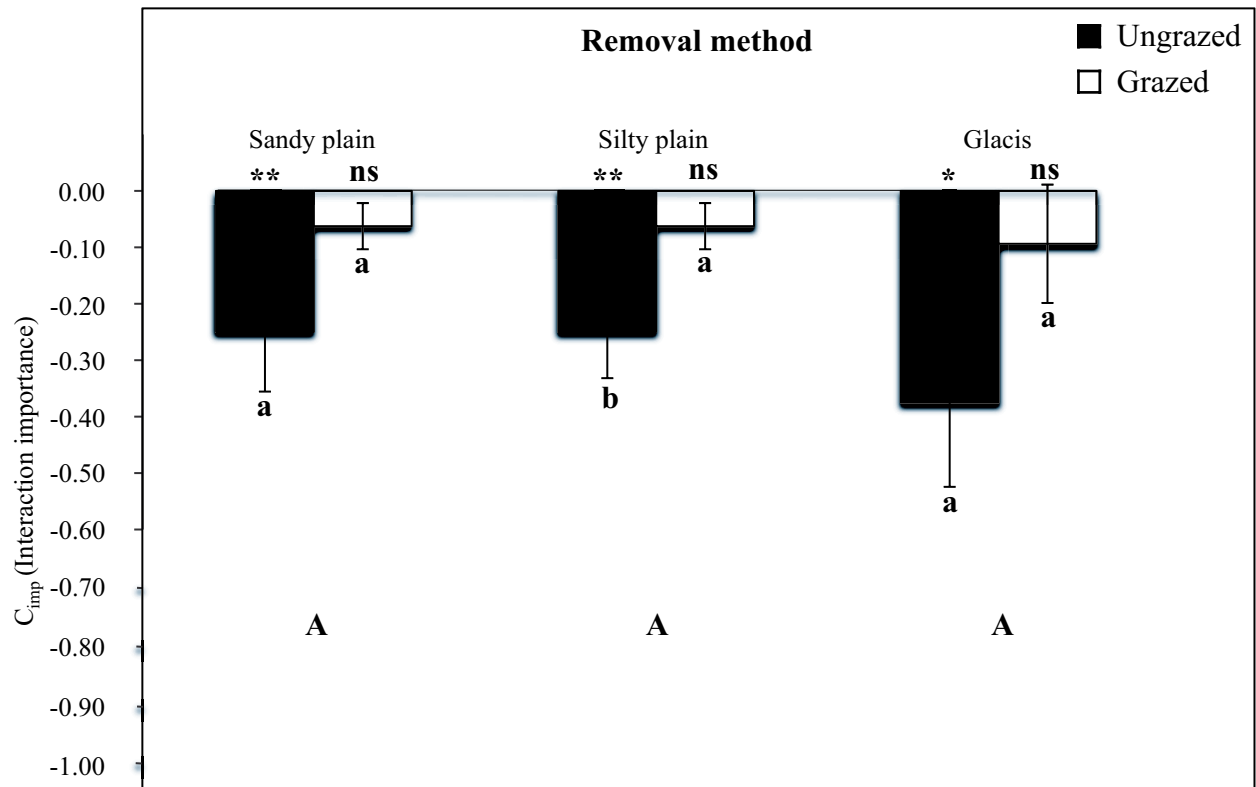


Fig. 4

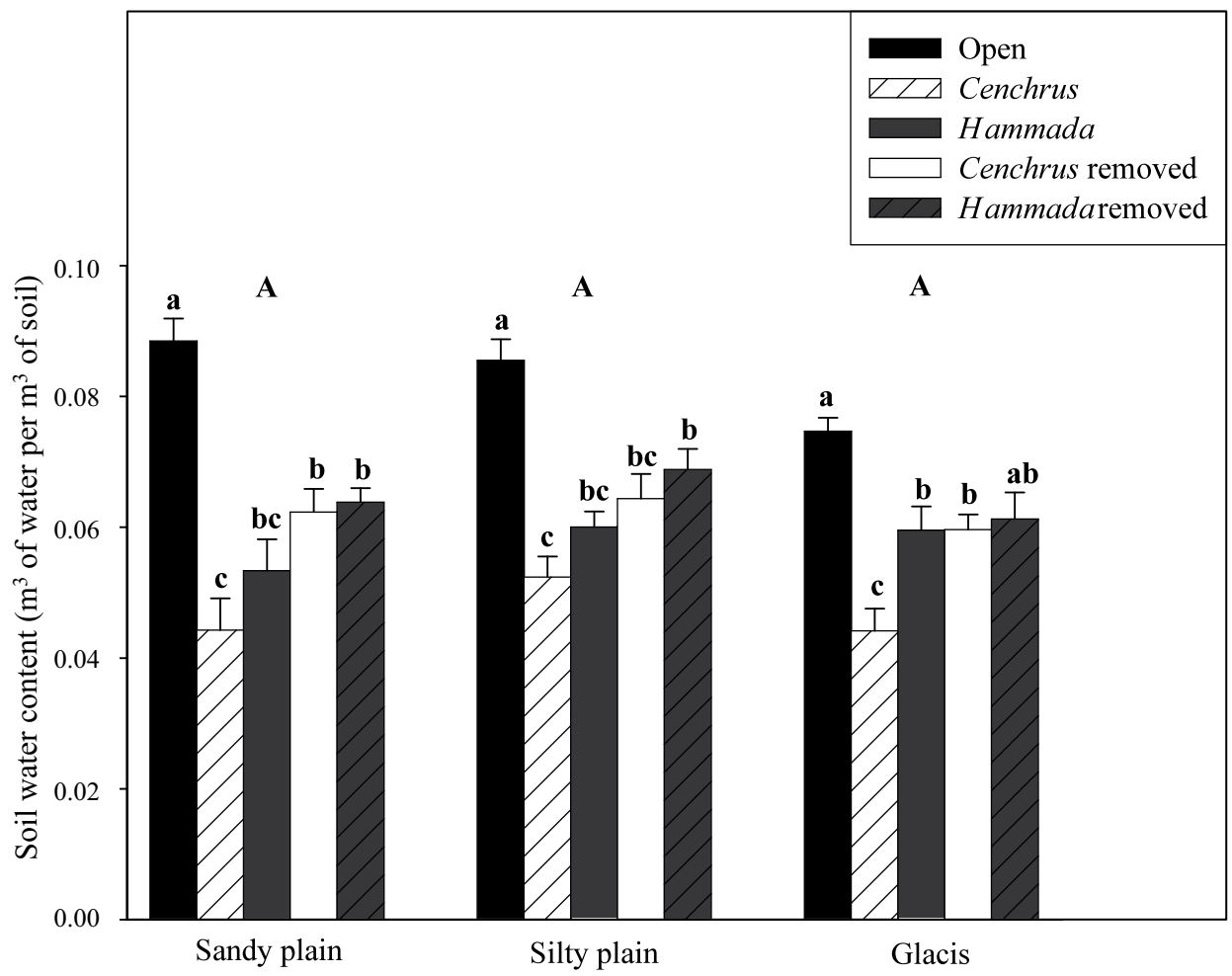


Fig. 5

Table 1.

Variables	Sandy plain	Silty plain	Glacis	F	P
Height (m) of <i>Acacia tortilis</i>	4.21 ± 0.12 ^a	2.58 ± 0.07 ^b	2.14 ± 0.07 ^c	128.20	< 0.001
Volume (dm ³) of <i>Hammada scoparia</i>	1136.66 ± 188.45 ^a	538.65 ± 119.64 ^b	152.33 ± 45.41 ^c	22.70	< 0.001
Volume (dm ³) of <i>Cenchrus ciliaris</i>	125.26 ± 16.02 ^a	44.79 ± 4.85 ^b	30.57 ± 8.92 ^b	18.56	< 0.001

Table 2.

Source	d.f.	June 2007		October 2007		June 2008	
		F	P	F	P	F	P
Community	2	20.91	< 0.0001	8.55	0.0021	28.31	< 0.0001
Grazing	1	22.35	0.0005	5.54	0.0358	1.97	0.1869
Community × Grazing	2	0.13	0.8789	1.72	0.2175	1.97	0.1841
Patches	2	15.60	< 0.0001	8.79	0.0003	1.26	0.2875
Grazing × Patches	2	0.05	0.9510	0.75	0.4712	0.59	0.5564
Community × Patches	4	1.58	0.1865	1.47	0.2157	2.02	0.0984
Community × Grazing × Patches	4	1.53	0.1993	1.33	0.2636	0.59	0.6705

Table 3.

Source	d.f.	June 2007		October 2007		June 2008	
		F	P	F	P	F	P
Community	2	12.23	0.0027	1.47	0.2792	5.94	0.0226
Grazing	1	14.48	0.0042	2.40	0.1555	2.57	0.1433
Patches	1	2.07	0.1553	0.41	0.6733	1.36	0.2478
Method	1	12.73	0.0008	0.50	0.4795	0.08	0.7713
Community × Grazing	2	0.69	0.5240	0.76	0.4681	0.64	0.5483
Community × Patches	2	0.07	0.9286	0.13	0.7126	0.59	0.5540
Grazing × Patches	1	1.36	0.2485	0.21	0.8112	0.08	0.7713
Community × Method	2	5.52	0.0066	6.13	0.0164	3.15	0.0505
Patches × Method	1	0.16	0.6820	3.42	0.0398	0.00	1.0000
Grazing × Method	1	1.88	0.1755	2.63	0.1103	3.07	0.0854
Community × Grazing × Patches	2	0.16	0.8494	0.29	0.5906	0.08	0.9184
Community × Grazing × Method	2	6.15	0.0039	1.27	0.2870	1.79	0.1765
Community × Patches × Method	2	0.46	0.6276	0.43	0.6471	0.25	0.7751
Grazing × Patches × Method	1	1.20	0.2770	0.68	0.4125	0.08	0.7713
Community × Grazing × Patches × Method	2	0.81	0.4486	0.55	0.5797	0.08	0.9184

Table 4.

Soil parameters	Sandy plain		Silty plain		Glacis				
	Open	<i>Cenchrus Hammada</i>	Open	<i>Cenchrus Hammada</i>	Open	<i>Cenchrus Hammada</i>			
[OM] (g. Kg ⁻¹)	9.19 ± 1.08 ^a	11.77 ± 1.01 ^a	11.02 ± 0.88 ^a	25.48 ± 1.65 ^a	27.72 ± 1.72 ^a	30.43 ± 1.62 ^a	15.41 ± 0.98 ^b	22.94 ± 2.15 ^a	22.56 ± 1.53 ^a
C/N (g. Kg ⁻¹)	14.66 ± 0.40 ^a	11.34 ± 0.28 ^c	12.46 ± 0.23 ^b	13.80 ± 0.59 ^a	13.22 ± 0.34 ^a	14.28 ± 1.02 ^a	17.78 ± 0.64 ^a	17.98 ± 0.60 ^a	15.58 ± 0.52 ^b
[N] (g. Kg ⁻¹)	0.38 ± 0.05 ^b	0.60 ± 0.05 ^a	0.51 ± 0.03 ^{ab}	1.09 ± 0.07 ^a	1.22 ± 0.07 ^a	1.28 ± 0.08 ^a	0.51 ± 0.04 ^b	0.75 ± 0.07 ^a	0.86 ± 0.07 ^a
[P] (g. Kg ⁻¹)	0.02 ± 0.00 ^a	0.02 ± 0.00 ^a	0.02 ± 0.00 ^a	0.03 ± 0.00 ^a	0.03 ± 0.00 ^a	0.04 ± 0.00 ^a	0.02 ± 0.00 ^a	0.02 ± 0.00 ^a	0.03 ± 0.00 ^a
Granulometry (< 20 µm)	68.25 ± 6.32 ^a	81.00 ± 4.57 ^a	60.63 ± 6.17 ^a	145.75 ± 11.88 ^a	124.88 ± 10.36 ^a	121.13 ± 6.37 ^a	65.00 ± 7.39 ^a	64.13 ± 8.93 ^a	68.75 ± 7.87 ^a
Granulometry (20 - 200 µm)	254.25 ± 68.17 ^a	267.25 ± 64.50 ^a	257.63 ± 75.48 ^a	300.88 ± 55.93 ^a	309.00 ± 66.93 ^a	301.38 ± 64.19 ^a	244.13 ± 59.53 ^a	222.25 ± 57.86 ^a	224.38 ± 56.63 ^a
Granulometry (> 200 µm)	355.00 ± 59.31 ^a	303.50 ± 22.91 ^b	363.50 ± 75.64 ^a	106.75 ± 22.92 ^b	132.25 ± 16.86 ^a	155.00 ± 25.58 ^a	381.75 ± 14.24 ^a	427.25 ± 25.25 ^a	413.75 ± 22.99 ^a

3. Effets environnementaux et biologiques des espèces fondatrices en zone aride de Tunisie: Cas du parc national de Bou Hedma

Les arbres exercent des effets positifs et négatifs sur le sol, ainsi que sur la végétation. L'interaction positive ou négative dépend par conséquent des espèces étudiées. Dans cette partie, nous avons voulu répondre aux interrogations suivantes:

- Analyser le système agroforestier dans la région du Bou Hedma, où on a particulièrement étudié l'effet d'*Acacia tortilis* sur le rendement céréalier. Cette pratique agroforestière constitue l'activité principale de la population riverraine du parc national du Bou Hedma. Ainsi, lors de ces expérimentations, notre hypothèse est qu'*Acacia tortilis*, espèce de la famille des *Fabaceae* doit faciliter le développement des céréales ainsi que celui des autres espèces spontanées sous bioclimat aride. On a donc:
 - testé l'effet d'*Acacia tortilis* sur la strate herbacée naturelle, existante dans la même formation végétale.
 - étudié l'effet d'*Acacia tortilis* sur les propriétés physico-chimiques du sol de la région de Bou Hedma.

L'ensemble des résultats obtenus a fait l'objet de deux articles scientifiques déjà soumis et en cours d'évaluation.

Article 6

Impact of tree on cereal yield: the case of *Acacia tortilis* ssp.

***raddiana* in the south of Tunisia**

(article accepté avec corrections mineures dans Acta Oecologica)

Provided for non-commercial research and education use.
Not for reproduction, distribution or commercial use.



This article appeared in a journal published by Elsevier. The attached copy is furnished to the author for internal non-commercial research and education use, including for instruction at the authors institution and sharing with colleagues.

Other uses, including reproduction and distribution, or selling or licensing copies, or posting to personal, institutional or third party websites are prohibited.

In most cases authors are permitted to post their version of the article (e.g. in Word or Tex form) to their personal website or institutional repository. Authors requiring further information regarding Elsevier's archiving and manuscript policies are encouraged to visit:

<http://www.elsevier.com/copyright>



Contents lists available at ScienceDirect

Acta Oecologica

journal homepage: www.elsevier.com/locate/actaoc

Impact of *Acacia tortilis* ssp. *raddiana* tree on wheat and barley yield in the south of Tunisia

Zouhaier Noumi^{a,b}, Fathia Abdallah^a, Franck Torre^c, Richard Michalet^b, Blaise Touzard^{b,*}, Mohamed Chaieb^a

^a Université de Sfax, Faculté des Sciences, Laboratoire de Biologie et d'Ecophysiologie des végétaux en milieu aride 99/U.R/09-12, Département des Sciences de la Vie, Route de Sokra, Km 3.5, BP 802, 3018, Gouvernorat de Sfax, Sfax, Tunisia

^b Université Bordeaux 1, Laboratoire Ecologie des Communautés, UMR INRA 1202 BIOGECO, Avenue des Facultés, 33405 Talence, France

^c Université Paul Cézanne, Aix-Marseille 3, FST Saint-Jérôme, IMEP CNRS UMR 6116, Avenue Normandie Niemen, 13 397 Marseille Cedex 20, France

ARTICLE INFO

Article history:

Received 3 March 2010

Accepted 3 January 2011

Available online 5 February 2011

Keywords:

Arid zone

Tree

Cereals

Interaction

Geomorphology

Rainfall

Soil enrichment

Yield

ABSTRACT

In the past, *Acacia tortilis* ssp. *raddiana* (Savi) Brenan colonised thousands of hectares in central and southern Tunisia. Nowadays, the geographical distribution of *A. tortilis* ssp. *raddiana* is restricted to the National Park of Bou-Hedma (central Tunisia). The *Acacia* is of considerable interest for local populations and may be considered as a “foundation species” under arid climate. This study examines the effects of *Acacia* canopy on soil fertility and cereal productivity. The improvement in soil fertility and microclimate provided by *A. tortilis* ssp. *raddiana* is known to facilitate the establishment of new species, but little is known about the interaction between the tree species and the cereals cultivated by local farmers. We studied the effect of *A. tortilis* ssp. *raddiana* canopy on the yield of three cereals crops (*Hordeum vulgare* L., *Triticum sativum* L. and *Triticum aestivum* L.). We seeded 168 plots (15 × 15 m) under the tree canopy and in open areas on four different landform types (glacis, plain, wadis, and jessours) and measured cereal yield over two contrasting years (wet and dry). We found that: (1) precipitation and geomorphology are more important in determining cereal yield than canopy cover, (2) these effects on water availability are species-specific with no effect on the stress-tolerant barley. We finally discuss the potential negative effects of *Acacia* trees which may have balanced the positive effects found for nutrient in our study.

© 2011 Elsevier Masson SAS. All rights reserved.

1. Introduction

The overall effect of trees on understory vegetation depends on the balance between their positive (facilitation) and negative (competition) effects (Callaway and Walker, 1997). The net result of this balance is mostly dependent on the tree species, tree density, and the nature of the associated species and environmental factors (Gea-Izquierdo et al., 2009).

Positive effects are often expected in arid areas, where trees improve seed trapping, nutrient and moisture availability, and protection from browsing or trampling (Flores and Jurado, 2003).

Trees can also reduce soil erosion (with their strong root system) and prevent desertification in arid zones (Young, 1989). Furthermore, they create subhabitats which differ from the surrounding vegetation and exert different influences on the herbaceous layer (Belsky, 1990). Legume tree species, such as *Acacia* species, are also

known to improve soil nutrient availability (Gedda, 2003), which is firstly due to their ability to fix atmospheric nitrogen and thus improve soil fertility (increasing potentiality to produce); and secondly to their improvement of soil water availability by reduction of actual evapotranspiration (Munzbergova and Ward, 2002). Considerable research has been conducted on the effects of trees on understory crop yields in Africa. For example, in semi-arid areas of South Africa, *Faidherbia albida* has been shown to frequently raise yields of millets, maize and sorghum and is widely cultivated by farmers in parts of the Sahel and in southern Africa. Reasons for yield effect include higher nitrogen and phosphorus availability, moisture conservation and lower soil temperatures beneath canopies (Payne et al. 1998). A key feature of the “*albida* system” (Vandenbeldt, 1992) is that the understory cereals are not shaded since leaf fall takes place before cereal cropping and the tree canopy fills late or after cropping (Kho et al. 2001).

Other studies have demonstrated that the impact of trees on the understory vegetation could be negative (Belsky, 1990). For example, the roots compete for water and nutrients with understory vegetation. A reduction of soil water availability under

* Corresponding author. Tel.: +33 5 40 00 87 75; fax: +33 5 40 00 36 57.
E-mail address: b.touzard@ecologie.u-bordeaux1.fr (B. Touzard).

savannah trees is often due to a high tree water uptake (Anderson et al., 2001). The role played by competition from tree roots is likely to be influential in the reduction of available soil moisture and hence in the reduction of plant growth (Moreno, 2008). Trees can also reduce light availability (Vetaas, 1992), which can also limit plant production (Anderson et al., 2001). Moreover, Rafiqul-Hoque et al. (2003) have shown that certain trees contain higher levels of bioactive chemicals, suggesting a large inhibitory potential (Barnes et al., 1996). Allelopathic interactions involve the production and release of chemical substances which can inhibit the growth and the development of the understory vegetation (Shaukat et al., 2003).

Agroforestry has drawn considerable attention because of its potential to maintain or increase biological productivity in areas characterised by large-scale extensive agriculture (Kidd and Pimentel, 1992). It is often assumed that appropriate agroforestry systems can provide the essential ecological functions needed to ensure sustainability and maintain favourable microclimatic influences. Such benefits may outweigh their greater use of water in areas of limited water availability. Cannell et al. (1996) argued that agroforestry may increase productivity because trees can capture resources which are underused by crops. Ovalle and Avendano (1987) reported that trees increase understory herbaceous productivity.

In many ecosystems of the world, the genus *Acacia* is widely distributed (Ross, 1981) and is economically important. Under arid and Saharan climates, *A. tortilis* ssp. *raddiana* plays a key role in ecosystem functioning and stability. This species may be considered as a foundation species (i.e. species that structure a community by creating locally stable conditions for other species, and by modulating and stabilising fundamental ecosystem processes, Ellison et al. 2005). For instance, in the African Saharan region, *A. tortilis* ssp. *raddiana* provides food and shelter to many desert animals, while the species is also a major source of fuel, fodder and remedies for local Bedouin people and their livestock (Ashkenazi, 1995).

The present study aims to assess the effect of *A. tortilis* ssp. *raddiana* (Mimosaceae) on cereal production. In southern Tunisia's arid ecosystems, the traditional *Acacia* agroforestry system, practiced for many decades, can be seen as a complex and dynamic resilient system reacting to a wide variety of long-term external changes and short-term disturbances related to climate, topography, soil texture and geomorphological variability.

In the Bled Talah region, agroforestry systems are based on cereal growing in association with native plantations of *Acacia* trees. Farmers commonly grow cereals under *Acacia* trees.

The most important cereals are barley (*Hordeum vulgare* L.), softwheat (*Triticum sativum* L.) and hardwheat (*Triticum aestivum* L.), and cereal production plays an important role in the family economy in South Tunisia.

Our main hypothesis was that *A. tortilis* ssp. *raddiana* could facilitate the growth of crops under an arid climate by improving ecological conditions under its canopy. In particular, *A. tortilis* ssp. *raddiana* was expected to enhance soil nutrient content and improve soil structure by adding organic matter to the soil. Moreover, the tree reduces water loss by soil evaporation, mainly in spring, when cereals are in a maximum growth period. Thus, we hypothesized that an improvement in the performance of seedlings growing under the *A. tortilis* ssp. *raddiana* canopy would indicate the prevalence of facilitation over competitive interactions.

Also, the objectives of this study were to determine whether *Acacia* trees modified the availability of certain resources (nutrients, water) to the point of promoting cereal yield and how this capacity is affected by site conditions (geomorphology, rainfall, type of cereal species).

2. Materials and methods

2.1. Study area and habitats

The study area is located in the Governorate of Sidi Bouzid, in central and southern Tunisia in the region of the Bou-Hedma National Park (33°30'N and 9°38'E). Following Emberger's classification (Emberger, 1955), the climate is Mediterranean arid with temperate winters. The average annual rainfall varies from 150 mm in the plain (a. s. l. 100 m) to 300 mm on the highest peak of the mountain range (a. s. l. 800 m). However, like in other arid Mediterranean climates, inter-annual variability in precipitation is high (151 mm ± 21 between the years 1996 and 2008). Mean minimum temperature of the coldest month (January) is 3.9 °C and mean maximum temperature of the warmest month (August) is 36.2 °C. *A. tortilis* ssp. *raddiana* is a native tree species in the study area. According to Le Houérou (1969), the *A. tortilis* population is considered as a pseudo-savannah, with scattered tree or shrub individuals of *A. tortilis* associated with several species of grasses, shrubs and ligneous chamaephytes.

In the study area, according to the geomorphological structure, four habitats were identified (glacis, plain, wadis and jessours) where strong differences in soil water availability were observed. The glacis corresponds to an extension of the pediment composed of villafranchian calcareous crust and covered by shallow loamy soils. It receives water draining from the adjacent mountains. The plain is a large area with a gentle slope that does not receive streaming water. The wadis corresponds to wide depressions, accumulating water by flowing and streaming. The jessours is a man-made contour bank of earth with or without a wide spill-way group of stones and earth walls that collect and retain soil washed down hillsides by torrential rains (Alaya et al., 1993).

Unpublished data (Abdallah et al., 2010) in the plain showed that the light (expressed in Lux) is significantly weaker ($F = 785.11$, $P < 0.0001$) beneath canopies (45.93 ± 1.13 Lux) than beyond tree canopies (135.13 ± 2.98 Lux). Light transmission is only 35% below the *Acacia*. Moreover, the soil water content is significantly higher ($F = 16.44$, $P < 0.001$) under the trees (1.78 ± 0.16 ml of water per 100 ml of soil) as compared to uncanopied areas (1.08 ± 0.007 ml of water per 100 ml of soil).

In order to verify soil water availability in the four habitats, soil moisture (volumetric soil water content) was measured in each habitat at a depth of 10 cm with an FDR probe (ThetaProbe ML2x, Delta T, Cambridge, UK). Ten measurements were made at random points per habitat type at different times. The first measures were made during the dry period (before rainfall), whereas the others were sampled after a 30-mm rain event, at the intervals of 2 and 4 days after the rain.

2.2. Cereal species

Three species of cereals were used for experiments: barley (*H. vulgare* L.), softwheat (*T. sativum* L.) and hardwheat (*T. aestivum* L.). The selection of these species was made in accordance with the characteristics of the agroforestry system in the Bled Talah region. The cereal crops are naturally grown in all four habitats. In arid Tunisia, cereals are annual species sown in October or November (Fig. 1). The height of the seedlings remains very low during the first part of the winter period. The growing season begins during the second part of the winter and ends quickly in the spring. Generally, the number of stems per plant is relatively low (five or six stems per plant). According to Floret and Pontanier (1982), a yield of 500–1000 kg ha⁻¹ can only be observed once every 5 years. These low yields are due to a quick heading (in March) and a premature maturation (mid-April) induced by water stress which

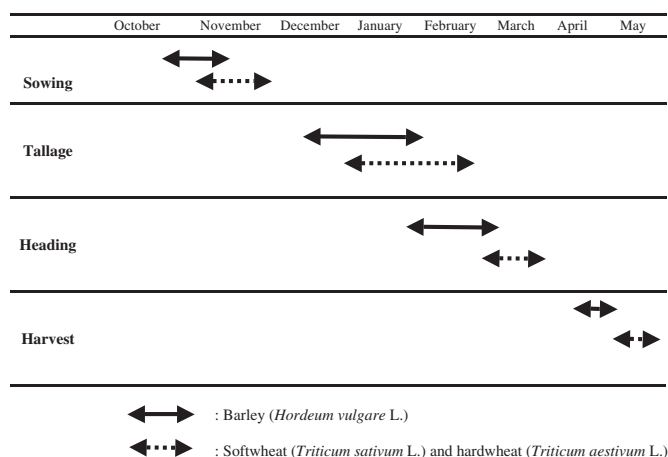


Fig. 1. The growth cycle duration of the three cultivars of cereals (barley: *H. vulgare* L.; softwheat: *T. sativum* L.; hardwheat: *T. aestivum* L.).

is very high in this period. The harvest takes place at the end of April for barley and in the middle of May for softwheat and hardwheat. In southern Tunisia, the length of the biological cycle of the cereals is then very short, in contrast to northern Tunisia where rainfall is greater.

2.3. Experimental design

The intercropping between *A. tortilis* and cereals was conducted during two contrasting years (from October 2002 to June 2004) when the rainfall patterns differed greatly (Fig. 2). The rainfall was the main contributing recharging source of soil water, since the surface of the groundwater was not directly available to the plants. Throughout the first year (wet year), the total rainfall was 272 mm, which fell in 47 days, while the second year (dry year) was characterised by a total rainfall amounting to 220 mm, which fell in 34 days. Strong rains fell during September (51 mm in the first year and 64 mm in the second year). Precipitation during the fall (September, October and November) is necessary for the germination of the cereal seeds because this period coincides with the sowing period. The same explanation is true for spring when cereals are in a maximum period of growth. Consequently, these two seasons strongly influenced the cereal productivity under the arid climate. These data were supplied by the meteorological station of the National Park of Bou-Hedma (Annual Reports).

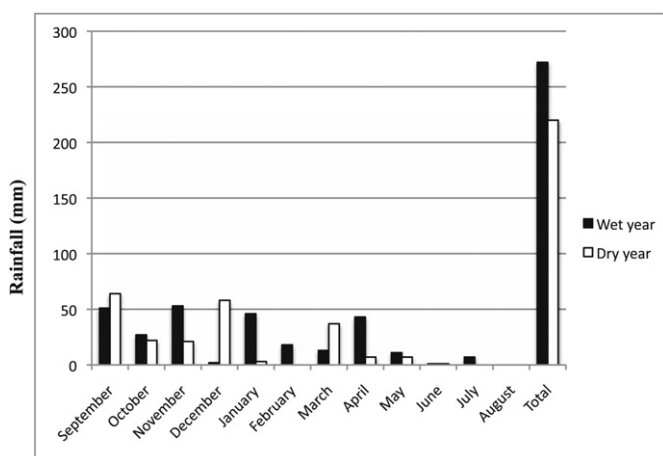


Fig. 2. Monthly rainfall (mm) recorded at Bou-Hedma region during the two years of experiments (wet year and dry year).

Cereal seeds were directly sown to a depth of ca 10 cm, without addition of fertilizers, on agricultural lands chosen in the four types of habitats.

All seeds came from the same local producer. For each species of cereal, seven replicates (size of one replicate: 15 m × 15 m) per habitat (glacis, plain, wadis and jessours) and per land form (under tree canopy vs outside tree canopy) were established for each year. We used a completely randomized design to select a total of 168 plots (three species × four habitats × two land forms × seven replicates). When reaching maturity, cereals were manually harvested. The grains of each cereal species were dried to constant weight at 65 °C in the laboratory and weighed in order to estimate the grain yield. Generally, no grazing occurred during the growth of the cereals because the farmers protected the plots. However, the experimental protocol failed during the dry year for the jessours (no data recorded) due to accidental grazing by sheep.

Moreover, tree density of *A. tortilis* ssp. *raddiana* was randomly measured in the four types of habitats by counting all individuals in four 1-ha plots per habitat type.

In the sandy plain, 72 random soils samples (36 below tree canopies and 36 in the open areas) were taken at six different depths (0–20 cm, 20–40 cm, 40–60 cm, 60–80 cm, 80–100 cm and 100–120 cm) with six replicates per depth. The soil samples were kept in plastic bags, labelled, sealed and transported to the Medenine Institute of Arid Regions (Tunisia). Soils were air-dried and sieved with a 2 mm sieve. Soil pH and electrical conductivity were determined (saturated paw method, AFNOR, 1987) by pH meter and conductivity meter, respectively. Total nitrogen (N) (Kjeldahl method, Jackson, 1958), % of organic matter (Walkley–Black method, Walkley and Black, 1934) and phosphorus (colorimetric method, Murphy and Riley, 1962) were also determined. Potassium (K⁺), calcium (Ca²⁺), magnesium (Mg²⁺) and sodium (Na⁺) were determined by ashing soil samples on filters at 550 °C followed by extraction with HCl. The HCl extract was then measured by atomic absorption spectrometry (AA 6800, Shimadzu Corporation, Japan).

2.4. Statistical analyses

In our study, four independent variables were considered: the presence or absence of *Acacia* trees, the type of cereal species (barley, softwheat, hardwheat), the geomorphological habitats (glacis, plain, wadis and jessours) and the year of harvest (wet or dry year). ANOVA tests were performed to assess simple and interaction effects between these four independent variables on the cereal yield (dependent variable). Because the barley yield did not significantly change during the two years of experiments, we explored the effect of geomorphology by restricting our analysis to wheat species (*T. aestivum* L. and *T. sativum* L.).

Since the experimental protocol failed during the dry year for the jessours (no data recorded) due to accidental grazing by sheep, we tested the geomorphology effect for each year with simple ANOVA. We also used ANOVA to analyse the effect of the geomorphology on soil parameters (nutrients and soil moisture). ANOVA tests were performed using the R statistical package (R Development Core Team, 2005). The values of the probability lower than 0.05 ($P < 0.05$) were regarded as statistically significant.

3. Results

3.1. Soil water availability in the four habitats

Before rainfall and immediately after a rainfall of 30 mm, there were no significant differences in soil moisture among habitats ($F = 0.39$, $P = 0.76$ and $F = 0.75$, $P = 0.53$, respectively, Fig. 3). Two

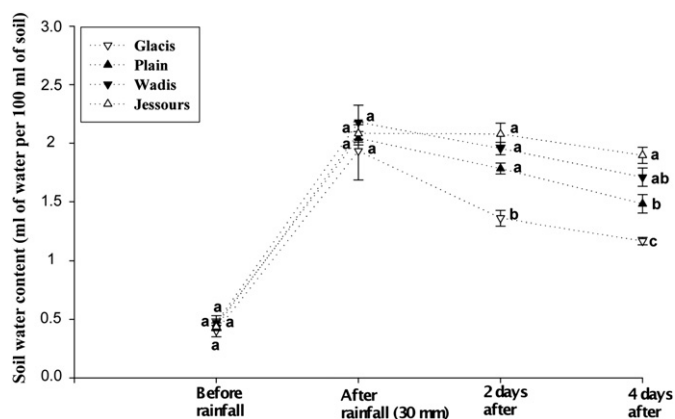


Fig. 3. Temporal evolution of soil water content measured in the four geomorphological habitats (glacis, plain, wadis and jessours). Mean values which are not followed by the same letter are statistically significant (Tukey's HSD-test at $P < 0.05$).

days after rainfall, the glacis was significantly drier ($F = 23.50$, $P < 0.001$) than the other three habitats. Four days after the rain, we observed significant differences ($F = 21.55$, $P < 0.001$) between the glacis (the driest), the plain (intermediate position) and the jessours (the wettest). The wadis was not significantly different from the plain and the jessours.

3.2. Soil properties and fertility

Measurements concerning soil chemical properties differed for all parameters (Table 1) with the highest values found under canopied subhabitats. Soil under *Acacia* trees had more organic matter (OM), more N content and more extractable P content than those in the uncanopied subhabitat. In the same way, significant differences were found between the two subhabitats (CS and US), for the exchangeable cations (Ca^{2+} , Mg^{2+} , Na^+ , K^+) with a higher cations content in the canopied soils compared to the uncanopied ones. In contrast, there were no significant differences between canopied subhabitats and uncanopied subhabitats for pH and electrical conductivity.

3.3. Density of *Acacia* trees in the four types of habitats

There was a significant effect of the habitat type on the mean density of *A. tortilis* ($F = 65.35$, $P < 0.001$). Mean density ranged between 28 ± 2.85 individuals ha^{-1} in the jessours to 2.5 ± 0.64 individuals ha^{-1} in the glacis. Wadis (13.5 ± 0.64 individuals ha^{-1}) and plain (9 ± 0.7 individuals ha^{-1}) had densities intermediate between the jessours and the glacis, and were not significantly different from each other.

3.4. Cereal yield

There were no significant effects of both the presence of *Acacia* trees ($F = 0.17$, $P = 0.68$) and geomorphology ($F = 1.34$, $P = 0.26$) on cereal yield.

However, we observed a highly significant difference in cereal yield due to the type of cereal ($F = 151.42$, $P < 0.001$, Fig. 4) with the highest values observed for the two species of wheat (*T. sativum* and *T. aestivum*) as compared to barley (*H. vulgare*). Moreover, there was a significant effect of the year of experiment on cereal yield, with an overall decrease in cereal yield during the dry year ($F = 63.85$, $P < 0.001$, Fig. 4). However, this decrease was only significant for the yield of wheat species (softwheat: *T. sativum*, hardwheat: *T. aestivum*) but not for barley (*H. vulgare*), as shown by

Table 1 Chemical properties of soils occurring under *Acacia tortilis* ssp. *raddiana* canopies and in open areas with depth (CS: Canopied Subhabitat; US: Uncanopied Subhabitat; ns: no significance; *, $P < 0.05$; **, $P < 0.01$).

Depth (cm)	Organic matter (%)		Nitrogen (%)		Phosphorus (mg kg^{-1})		Ca^{2+} ($\text{mg } 100 \text{ g}^{-1}$)		K^+ ($\text{mg } 100 \text{ g}^{-1}$)		Na^+ (mg kg^{-1})		Mg^{2+} (mg kg^{-1})		pH		Conductivity (mS cm^{-1})	
	CS	US	CS	US	CS	US	CS	US	CS	US	CS	US	CS	US	CS	US	CS	US
0–20	1.51	0.40	0.34	0.26	49.13	30.28	28.84	21.79	29.88	14.37	18.3	13.99	6.06	4.93	7.85	7.75	1.11	0.97
20–40	0.70	0.13	0.33	0.25	39.24	27.19	25.96	20.69	28.89	15.04	15.6	13.60	4.46	2.85	7.81	7.72	0.91	0.88
40–60	0.50	0.20	0.31	0.22	37.55	22.26	22.96	20.66	18.30	13.32	15.70	11.28	4.48	3.07	7.77	7.61	0.69	0.64
60–80	0.33	0.06	0.24	0.20	31.32	17.16	20.95	14.50	19.88	11.32	16.4	4.94	3.70	1.80	7.65	7.56	0.59	0.45
80–100	0.33	0.06	0.25	0.20	26.22	10.94	21.98	10.51	19.13	13.25	11.97	5.28	4.25	2.08	7.65	7.50	0.55	0.45
100–120	0.33	0.06	0.22	0.21	15.07	6.41	19.18	10.30	12.99	12.55	10.94	5.28	3.89	1.92	7.54	7.45	0.48	0.40
Mean	0.61	0.15	0.28	0.22	33.09	19.04	23.32	16.41	21.51	13.31	14.81	9.06	4.47	2.77	7.71	7.60	0.72	0.63

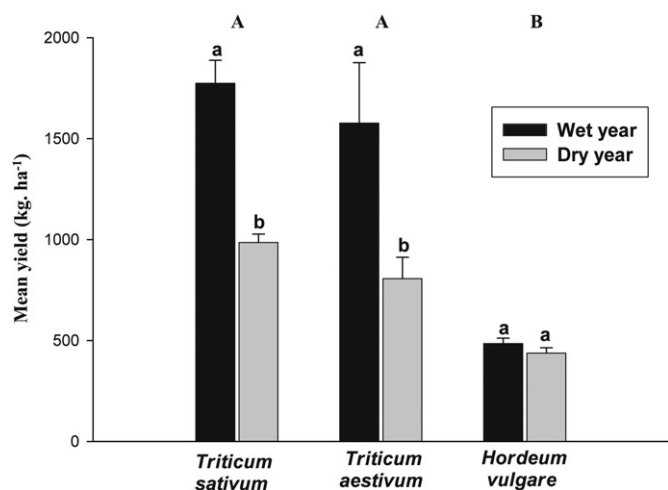


Fig. 4. Mean yield of the three cultivars of cereals (barley: *H. vulgare* L.; softwheat: *T. sativum* L.; hardwheat: *T. aestivum* L.) during the wet year and the dry year. Capital letters (A, B) concern the species effect and lower-case letters (a, b) the year effect on the mean yield of each cereal species. Mean values which are not followed by the same letter are statistically significant (Tukey's HSD-test at $P < 0.05$).

the significant cereal type * year interaction ($F = 19.03, P < 0.001$, Fig. 4).

By comparing the softwheats yield in the four habitats, the results showed again the significant effect of the year on the yield of cereal, with much higher yield during the wet year than during the dry year ($F = 62.14, P < 0.001$, Fig. 5). Moreover, there was a significant effect of the geomorphology ($F = 64.98, P < 0.001$) during the wet years only, with the highest yields observed in the jessours and wadis and the smallest in the glacis. The plain produced an intermediate yield between the jessours, wadis and the glacis. There was no effect of the geomorphology ($F = 0.59, P = 0.56$) during the dry year.

4. Discussion

The main focus of this study was to determine whether *Acacia* trees modified the availability of certain resources (nutrients,

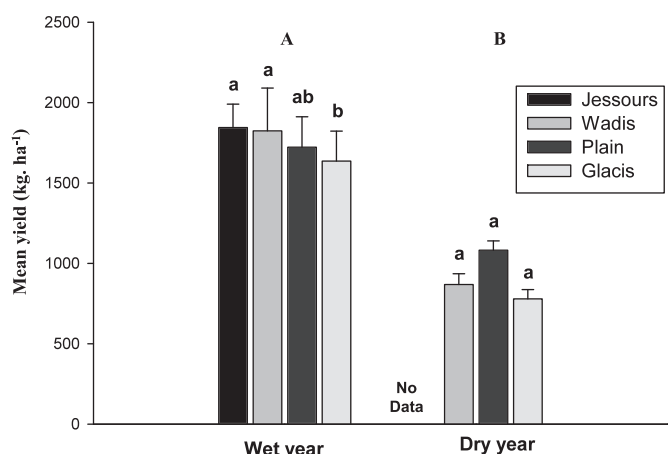


Fig. 5. Mean yield measured in the four habitats (jessours, wadis, plain and glacis) during the wet year and the dry year. This analysis was restricted to wheat species (*T. aestivum* L. and *T. sativum* L.) because the barley yield did not significantly change during the two years of experiments (see Fig 4). The experimental protocol failed during the dry year for the jessours (no data recorded) due to accidental grazing by sheep. Capital letters (A, B) concern the year effect and lower-case letters (a, b, c) the habitat effect on the mean yield of each experimental year. Mean values which are not followed by the same letter are statistically significant (Tukey's HSD-test at $P < 0.05$).

water) to the point of promoting cereal yield and how this capacity is affected by site conditions (geomorphology, rainfall, type of cereal species).

4.1. Effect of rainfall, geomorphology, and cereal species on cereal yields

Our study revealed that the yield of cereals could be influenced by several factors such as annual rainfall, geomorphology and the type of cereal species.

The amount of rainfall per year significantly affected the yield of two cereals only (significant interaction between the year of sowing and the type of cereal species). Indeed, for softwheat (*T. sativum* L.) and hardwheat (*T. aestivum* L.), yields were greater during the wet year than during the dry year. In contrast, barley (*H. vulgare* L.) exhibited the same yield during the two years of experiments, which suggests that this cereal has a clear adaptation to drought. It is generally known that soil water composition (in particular soil water storage) is extremely important for crop growth and especially before the sowing of an annual crop. Our results agree with other findings, in Mediterranean-type ecosystems (Larcher, 2000), which showed that soil water availability was the most important factor determining seedling recruitment and consequently the yield of a crop. However, we showed that stress-tolerant cereal species such as barley are not sensitive to inter-annual rainfall variability, consistent with Grime (1974)'s model.

Concerning the geomorphology impact, our results showed that the yield of cereal differed significantly between the four habitats, during the wet year only. These habitats were not all favourable to cereal production. During the wet year, the cereal yield was greater in the jessours and the wadis which benefit from more water accumulation as compared to the other habitats. In contrast, the glacis, with lower water storage in the soil, exhibited a lower cereal yield as shown by mean soil moisture. The measures of the density of *Acacia* trees brought additional information concerning the ability of habitats to produce cereals. Tree density was considerably affected by geomorphology (higher density in the jessours, lower density in the glacis and intermediate values for the wadis and the plain). Thus, the jessours is the most favourable habitat characterised by higher amounts of water input and higher density of trees in contrast to the glacis. Other studies reported that an increase in *A. tortilis ssp. raddiana* density under natural conditions depends on ecological factors, and in particular on soil water availability (Lahav-Ginott et al., 2001). Moreover, it is generally known that natural regeneration of woody species is threatened by variation in water availability (Larwanou and Saadou, 2005). Comparable results were found by Lahav-Ginott et al. (2001), in the Negev Desert, who demonstrated that the jessours constitutes a habitat with a high density of *A. tortilis ssp. raddiana* compared to terraces. Our results agree with other observations showing that the main factor for crop production in a semi-arid region is the supply of water (O'Leary and Connor, 1997). However, we showed that soil water availability may increase the yield of crop species only during a wet year.

4.2. Impact of *Acacia* tree on soil fertility

Under arid climates, nutrients such as nitrates, phosphorus, other anions and cations and various trace elements, are essential for the nutrition of plants, and act as determinants in the productivity of cereals. In particular, nitrogen is one of the key elements in ecosystem functioning and productivity (Tietema et al., 1992). In this context, our study showed that the various soil fertility indices (Organic Matter, N, P, K^+ , Ca^{2+} and Mg^{2+}) were significantly higher below the canopy area of *A. tortilis ssp. raddiana* compared to the

open areas. More recent studies have shown that both soil and grass nitrogen and phosphorus contents were elevated beneath tree canopies compared to inter-canopy areas (Treydte et al., 2008). Conversely, some studies did not find any or only slight differences in soil properties between canopy and inter-canopy sites (Witkowski and Garner 2000). The abundance of understory plants under the *Acacia* tree canopies and in the open subhabitats may also have an influence on the status of soil nutrients. The occurrence of N fixation due to microbial activity under leguminous trees is a major source of N enrichment (Palm 1995). *A. tortilis* ssp. *raddiana* is classified among the trees with a high N₂-fixing potential (Gueye and Ndoye, 2003). It was also shown by Deans et al. (2003), that the N concentration in leaves was substantially higher for *A. tortilis* ssp. *raddiana* than other N₂-fixing woody species such as *Acacia aneura*, *Acacia nilotica* and *Acacia indica*. Following the fall of leaves and with the decomposition of litter, the first rains caused a flush of nitrification (Diouf et al., 2003). The exact source of the nutrient enrichment of the soils under tree canopies remains largely unexplained. It was probably due, in part, to nutrient inputs by tree litter (Belsky et al., 1989). The droppings from birds and dung of mammals spending time under trees are also major inputs of nutrients under trees (Belsky et al., 1989). Thus, our results supported the hypothesis of the positive influence of *A. tortilis* ssp. *raddiana* in terms of soil enrichment in arid ecosystems.

4.3. Effect of *Acacia* tree cover on cereals yields

In opposition to our main hypothesis that *Acacia* cover improves cereal productivity, we found that *A. tortilis* ssp. *raddiana* did not facilitate the growth of cereals under arid conditions. Although soil enrichment under tree canopies has been demonstrated in this study and others (Hagos and Smit, 2005), the grain yield did not differ significantly between the canopied plots and the uncanopied ones. Positive interactions between wooded vegetation and understory have already been reported in arid and semi-arid environments (Kho et al., 2001). However, there are conflicting opinions about the effect of canopy on grass species composition and yield. For example, Smit and Swart (1994) reported a high grass species replacement under canopy subhabitats. Yield increases are common under open and well-managed canopies of mature trees due to a combination of improvements in soil structure and fertility (Rao et al., 1998), and increases in soil water content resulting from reduced evaporation. Cannell et al. (1996) argued that agroforestry may increase productivity by capturing a larger proportion of the annual rainfall. These results may reflect a dynamics of net balance between negative and positive interactions, which may vary depending on small variations in climate, soil or topography (Pugnaire and Luque, 2001).

It is likely that the mechanisms underlying the positive effects of *Acacia* trees could be offset by other factors, such as shading and allelopathy. Unpublished data (Abdallah et al., 2010) showed that light transmission is only 35% below the *Acacia* trees. Also, we suggest two hypotheses for future investigations that could explain the absence of positive interaction observed between the tree and the cereals. First, there is a competition between *Acacia* trees and cereal seeds because woody species have a competitive advantage over herbaceous species, firstly, as superior interceptors of light and, secondly, due to more efficient root systems to pump soil water and nutrients. In this context, some authors (Rao et al., 1998) demonstrated that the generally positive influence of scattered trees on crops does not offset the large competitive effect of trees on crops for water and nutrients (Ong and Leakey, 1999). Khalique and Sheikh (1985) found that the yields in wheat were relatively low under trees, primarily due to shade and competition for nutrients and water. The extension of shade under pruned trees

during the growth period seems to be detrimental to the species that require high solar intensity for their development. Moreover, many studies reported that under *Acacia*, the vegetative development of plants growing in the shade of these trees was 25–35 days longer than in the open areas (Ovalle and Avendano, 1987).

In contrast to our observations, several studies in savannahs suggested that tree shade increased understory herbaceous productivity because of the reduction of temperature and evapotranspiration (Belsky et al., 1989). Foster (1999) suggested that small seedlings are more sensitive to abiotic stress and therefore profit from the presence of a neighbour, while negative neighbour effects predominate at later stages. Puri et al. (1993) demonstrated that the presence of trees decreased the growth and productivity of *T. aestivum* and suggested that the greater the distance between cereal and trees, the less negative the effect of the trees on the cereals.

Second, a possible allelopathic effect of *Acacia* trees has also been recognized. In fact, competition mediated by allelopathic factors has been thoroughly described in the literature, and can be especially important in semi-arid areas due to low activity of microorganisms, which favours the accumulation of allelochemicals. Other authors have shown a large inhibitory potential in the genus of *Acacia* (Mimosaceae) (Rafiqul-Hoque et al., 2003). Auto-toxicity is also responsible for the inhibition of seed germination and/or delay of seedling growth exhibited by some annuals including corn, *Zea mays* (Martin et al., 1990) and wheat, *T. aestivum* (Jessop and Stewart, 1983), under successive cropping using conservation tillage systems. Research showed that *Acacia* trees are recognized as a versatile source of components with bioactive properties (Rafiqul-Hoque et al., 2003), suggesting a large inhibitory potential in *Acacia* species which dominate the dry south Saharan regions of Africa (Barnes et al., 1996). At our study site, Noumi et al. (2010) have demonstrated that *Acacia* trees can have an inhibitory effect (from its leaves) on the germination of *Acacia* seeds. Also, we hypothesise that *Acacia* can also inhibit the germination of cereal seeds, which could induce a decrease in cereal yield below the canopy tree.

We did not find any interaction between land form and either habitat or year, which suggests that the negative direct effect of *Acacia* trees on cereal yield was not due to competition for water. Alternatively, this suggests that the negative effect of trees was either competition for light or allelopathy.

4.4. Conclusions

This study evaluated the possible impact of *Acacia* trees at varying canopy densities on soil properties and yield of three cereals grown under the tree canopy. We did not observe a net positive effect of trees on cereal yield, likely because the positive nutrient effects were balanced by the negative effect for light or by allelopathic interferences. For future investigations, it would be possible to collect the leaf litter from under trees and transfer it onto adjacent (and uncanopied) areas to separate likely allelopathic effects from competition for light (Callaway et al. 1991).

Cereal management may be an issue. It is possible that cereal planting times and management have had an influence on the lack of yield response. If cereals are planted earlier (maybe through seed priming with water) then maybe they will use more of the N flush and grow better. If weed management is poor, this will also reduce the response. Moreover, as farmers have traditionally cropped cereals under the trees for many years, offtake of organic matter and nutrients in grain and stems may have been relatively high for a long time, meaning their effect on yield is now small.

Therefore, the results of this study are important in improving agroforestry. *A. tortilis* ssp. *raddiana* forms an important traditional agroforestry system in the Bled Talah region, characterised by

precarious climate, although this species is not always socially accepted. In fact, there is a general belief among farmers that when trees are grown in combination with agricultural crops, the latter are adversely affected. At least, we showed that the net effects are not negative.

Acknowledgments

This research work was kindly supported by grants from D.G.F (Direction Générale des Forêts) and the World Bank project (Accord de don TF051308-TUN). We thank Lazher Hemdi Manager of the National Park of Bou-Hedma for his help. We wish to thank Miss Sabrina Sérac for her review of English on previous versions of the manuscript and two anonymous reviewers for their feedback on the draft of this manuscript.

References

- Abdallah, F., Noumi, Z., Ouled-Belgacem, A., Michalet, R., Touzard, B., Chaieb, M., 2010. The influence of *Acacia tortilis* (Forssk.) ssp. *raddiana* (Savi) Brenan presence, grazing, and water availability along the growing season, on the understory herbaceous vegetation in southern Tunisia. *J. Arid Environ.*, submitted for publication.
- AFNOR, 1987. Recueil de normes françaises, qualité des sols, méthodes d'analyses. 1. Edit. Association française de normalisation (Afnor), pp. 19–30.
- Alaya, K., Viertmann, W., Waibel, T., 1993. Les Tabias. Deutsche Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit (GTZ). Projet « Promotion de la protection des Ressources Naturelles et de l'exploitation de la Faune Sauvage dans les Régions arides ». Imprimerie Arabe de Tunisie, Tunis, Tunisia, pp. 189.
- Anderson, L.J., Brumbaugh, M.S., Jackson, R.B., 2001. Water and tree-understorey interactions: a natural experiment in a savanna with oak wilt. *Ecology* 82, 33–49.
- Ashkenazi, S., 1995. *Acacia* trees in the Negev and the Arava, Israel: a review following reported large-scale mortality (in Hebrew, with English summary). In: Hakeren HaKayemet LeIsrael, p. 121. XVII. Jerusalem.
- Barnes, R.D., Filer, D.L., Milton, S.J., 1996. *Acacia* Karroo. In: Tropical Forestry Papers No. 32. Oxford Forestry Institute, Oxford University.
- Belsky, A.J., 1990. Trees/grass ratios in East African savannas: a comparison of existing models. *J. Biogeogr* 17, 483–489.
- Belsky, A.J., Amundson, R.G., Duxburg, J.M., Riha, S.J., Ali, A.R., Mwonga, S.M., 1989. The effect of trees on their physical, chemical and biological environments in a semi-arid savannah in Kenya. *J. Appl. Ecol.* 26, 1005–1024.
- Callaway, R.M., Nadkarni, N.M., Mahall, R.E., 1991. Facilitation and interference of *Quercus douglasii* on understory productivity in central California. *Ecology* 26, 1484–1499.
- Callaway, R.M., Walker, L.R., 1997. Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* 78, 1958–1965.
- Cannell, M.G.R., Van Noordwijk, M., Ong, C.K., 1996. The central agroforestry hypothesis: the trees must acquire resources that the crop would not otherwise acquire. *Agroforest. Syst.* 34, 27–31.
- Deans, J.D., Diagne, O., Nizinski, J., Lindley, D.K., Seck, M., Ingleby, K., Munro, R.C., 2003. Comparative growth, biomass production, nutrient use and soil amelioration by nitrogen fixing tree species in semi-arid Senegal. *Forest Ecol. Manag.* 176, 253–264.
- Diouf, M., Neyra, M., Grouzis, M., 2003. Phénologie de la nodulation d'*Acacia raddiana* en milieu naturel. In: Grouzis, M., Le Floch, E. (Eds.), Un arbre au désert. *Acacia Raddiana*. IRD Editions, pp. 103–118.
- Ellison, A.M., Bank, M.S., Clinton, B.D., Colburn, E.A., Elliott, K., Ford, C.R., Foster, D.R., Kloeppel, B.D., Knoepp, J.D., Lovett, G.M., Mohan, J., Orwig, D.A., Rodenhouse, N.L., Sobczak, W.V., Stinson, K.A., Stone, J.K., Swan, C.M., Thompson, J., Von Holle, B., Webster, J.R., 2005. Loss of foundation species: consequences for the structure and dynamics of forested ecosystems. *Front. Ecol. Environ.* 9, 479–486.
- Emberger, L., 1955. Une classification biogéographique des climats. *Faculté des Sciences, Service botanique. Montpellier. Revue des travaux de Laboratoire de Botanique de Zoologie* 7, 3–43.
- Flores, J., Jurado, E., 2003. Are nurse-protégé interactions more common among plants from arid environments? *J. Veg. Sci.* 14, 911–916.
- Floret, C., Pontanier, R., 1982. L'aridité en Tunisie pré-saharienne, climat, sol, végétation et aménagement. Travaux et documents de l'ORSTOM.
- Foster, B.L., 1999. Establishment, competition and the distribution of native grasses among Michigan old-fields. 1999. *J. Ecol.* 87, 476–489.
- Gea-Izquierdo, G., Montero, G., Canellas, I., 2009. Changes in limiting resources determine spatio-temporal variability in tree–grass interactions. *Agroforest Syst.* 76, 375–387.
- Gedda, A.E., 2003. Rangeland evaluation in relation to pastoralist's perceptions in the Middle Awash Valley of Ethiopia. Ph.D. Thesis. University of the Free State, Bloemfontein, South Africa.
- Grime, J.P., 1974. Vegetation classification by reference to strategy. *Nature* 250, 26–30.
- Gueye, M., Ndoye, I., 2003. Le potentiel fixateur d'azote d'*Acacia raddiana* comparé à celui d' *Acacia senegal*, *Acacia seyal* et *Faidherbia albida*. In: Grouzis, M., Le Floch, E. (Eds.), Un arbre au désert, *Acacia Raddiana*. IRD Editions, pp. 201–227.
- Hagos, M.G., Smit, G.N., 2005. Soil enrichment by *Acacia mellifera* subsp. *detinens* on nutrient poor sandy soil in a semi-arid southern Africa savanna. *J. Arid Environ.* 61, 47–59.
- Jackson, M.L., 1958. Soil chemical analysis. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, NJ.
- Jessop, R.S., Stewart, L.W., 1983. Effect of crop residues, soil type and temperature on emergence and early growth of wheat. *Plant Soil* 74, 101–109.
- Khalique, A., Sheikh, M.I., 1985. Windbreak studies in Pakistan. In: Report Manuscript on Seminar International on Shelterbelt in Tunisia, pp. 130–148.
- Kidd, C.V., Pimentel, D., 1992. Integrated resource management. In: *Agroforestry for Development*. Academic Press, San Diego, USA.
- Kho, R.M., Yacouba, B., Yayé, M., Katkoré, B., Moussa, A., Iktam, A., Mayaki, A., 2001. Separating the effects of trees on crops: the case of *Faidherbia albida* and millet in Niger. *Agroforest. Syst.* 52, 219–238.
- Lahav-Ginott, S., Kadmon, R., Gersani, M., 2001. Evaluating the viability of *Acacia* populations in the Negev Desert: a remote sensing approach. *Biol. Conserv* 98, 127–137.
- Larcher, W., 2000. Temperature stress and survival ability of Mediterranean sclerophyllous plants. *Plant Biosyst.* 134, 279–295.
- Larwanou, M., Saadou, M., 2005. Biodiversity of ligneous species in semi-arid zones of southwestern Niger according to anthropogenic and natural factors. *Agr. Ecosyst. Environ.* 105, 267–271.
- Le Houérou, H.N., 1969. La végétation de la Tunisie steppique (avec références au Maroc à l'Algérie et à la Libye). Analyses de l'INRAT, Tunisie.
- Martin, V.L., McCoy, E.L., Dick, W.A., 1990. Allelopathy of crop residues influences corn seed germination and early growth. *Agron. J.* 82, 555–560.
- Moreno, G., 2008. Response of understory forage to multiple tree effects in Iberian dehesas. *Agric. Ecosyst. Environ.* 123, 239–244.
- Munzbergova, Z., Ward, D., 2002. *Acacia* trees as keystone species in Negev desert ecosystems. *J. Veg. Sci.* 13, 227–236.
- Murphy, J., Riley, J.P., 1962. A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. *Anal. Chim. Acta* 27, 31–39.
- Noumi, Z., Ouled-Dhaou, S., Abdallah, F., Touzard, B., Chaieb, M., 2010. *Acacia tortilis* subsp. *raddiana* in the North African arid zone: the obstacles to natural regeneration. *Acta Bot. Gallica* 157 (2), 231–240.
- O'Leary, G.J., Connor, D.J., 1997. Stubble retention and tillage in a semi-arid environment: 1. Soil water accumulation during fallow. *Field Crop Res.* 52, 209–219.
- Ong, C.K., Leakey, R.R.B., 1999. Why tree crop interactions in agroforestry appear at odds with tree-grass interactions in tropical savannahs? *Agroforest Syst.* 45, 109–129.
- Ovalle, C., Avendano, J., 1987. Interactions de la strate ligneuse avec la strate herbacée dans les formations d'*Acacia caven* (Mol.) Hook. et Arn. au Chili. *Oecol. Plant* 9, 113–134.
- Palm, C.A., 1995. Contribution of agroforestry trees to nutrient requirements of intercropped plants. *Agroforest. Syst.* 30, 105–124.
- Payne, W.A., Williams, J.H., Maï Moussa, K.A., Stern, R.D., 1998. Crop diversification in the Sahel through use of environmental changes near *Faidherbia albida* (Del.) A. Chev. *Crop Sci.* 38, 1585–1591.
- Pugnaire, F.I., Luque, M.T., 2001. Changes in plant interactions along a gradient of environmental stress. *Oikos* 93, 42–49.
- Puri, S., Singh, S., Kumar, A., 1993. Growth and productivity of crops in association with an *Acacia nilotica* tree belt. *J. Arid. Env.* 27, 37–48.
- Rafiqul-Hoque, A.T.M., Ahmed, R., Uddin, M.B., Hossain, M.K., 2003. Allelopathic effect of different concentration of water extracts of *Acacia auriculiformis* leaf on some initial growth parameters of five common agricultural crops. *Pak. J. Agron.* 2, 92–100.
- Rao, M.R., Nair, P.K.R., Ong, C.K., 1998. Biophysical interactions in tropical agroforestry systems. *Agroforest. Syst.* 38, 3–50.
- Ross, J.H., 1981. An analysis of the African *Acacia* species: their distribution, possible origins and relationships. *Bothalia* 13, 389–413.
- R Development Core Team, 2005. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Shaukat, S.S., Munir, N., Siddiqui, I.A., 2003. Allelopathic responses of *Coryza canadensis* (L.) Cronquist: a cosmopolitan weed. *Asian J. Plant Sci.* 2, 1034–1039.
- Smit, G.N., Swart, J.S., 1994. The influence of leguminous and non-leguminous woody plants on the herbaceous layer and soil under varying competition regimes in Mixed Bushveld. *Afr. J. Range Forage Sci.* 11, 27–33.
- Tietema, A., Warmerdam, B., Lenting, E., Riemer, L., 1992. Abiotic factors regulating nitrogen transformations in the organic layer of acid forest soils: moisture and pH. *Plant Soil* 147, 69–78.
- Treydte, A.C., Looiring van Beeck, F., Ludwig, F., Heitkonig, I.M.A., 2008. Improved beneath-crown grass quality in South African savannas varying locally and over season. *J. Veg. Sci.* 19, 663–670.
- Vandenbeldt, R.J., 1992. *Faidherbia albida* in the West African Semi-arid Tropics: Proceedings of a Workshop, 22–26 April 1991, Niamey, Niger ICRAF, Patancheru, India and ICRAF, Nairobi, Kenya.
- Vetaas, O.R., 1992. Micro-site effects of trees and shrubs in dry savannas. *J. Veg. Sci.* 3, 337–344.
- Walkley, A., Black, I.A., 1934. An examination of the Degtjareff method for determining soil organic matter and a proposed modification of the chromic acid titration method. *Soil Sci.* 37, 29–38.
- Witkowski, E.T.F., Garner, R.D., 2000. Spatial distribution of soil seed banks of three African savanna woody species at two contrasting sites. *Plant Ecol.* 149, 91–106.
- Young, A., 1989. *Agroforestry for Soil Conservation*. CAB International, London. ICRAF Science and practice of Agroforestry n°4.

Article 7

***Acacia tortilis* (Forssk) subsp. *raddiana* (Savi) Brenan as a
keystone species: A test from the arid zones of Tunisia
(*article soumis dans The Rangeland Journal*)**

***Acacia tortilis* (Forssk) subsp. *raddiana* (Savi) Brenan as a keystone species: A test from
the arid zones of Tunisia**

Zouhaier Noumi^{A,B,C}, Lotfi Abdallah^A, Blaise Touzard^B, Mohamed Chaieb^A

^AFaculté des Sciences, Laboratoire de Biologie et d'Ecophysiologie des végétaux en milieu aride, Université de Sfax, Sfax, Tunisia.

^BLaboratoire Ecologie des Communautés, Université Bordeaux 1, UMR INRA 1202 BioGeCo, Avenue des Faculté, 33405 Talence, France.

^CCorresponding author. Email : zouhaiern@yahoo.fr

Abstract

In Tunisia, the geographic distribution of *Acacia tortilis* (Forssk.) Hayne subsp. *raddiana* (Savi) Brenan, is limited to the Bou Hedma region (Bled Talah) where is located the National Park of Bou Hedma, ranked by the UNESCO (1986) as a biosphere reserve. We have tested the hypothesis that *Acacia tortilis* acts as a keystone species as a result of the improvement of soil conditions under its canopy (soil water availability and nutrient enrichment). The herbaceous community and soil characteristics were sampled using the quadrat method around 16 adult trees of *Acacia tortilis* with two expositions (south and north sides) and 8 open areas among the trees. Results showed that *Acacia tortilis* trees improve soil water availability, the nutrient status of soil (organic matter, total Carbon, total Nitrogen, extractable Phosphorus), and has a positive effect on the grass species composition under arid conditions.

Additional Keywords: *Acacia tortilis*, soil nutrient, soil water availability, Tunisian arid zones, understorey herbaceous.

Introduction

In arid and semi-arid zones, trees may have negative and positive effects on their immediate environment (Munzbergova and Ward 2002; Abdallah *et al.* 2008). Trees have a strong capacity to modify soil properties, with increasing soil organic matter (Thapa 2003), improving the soil structure (Priha *et al.* 1999), sequestering C (Maljanen *et al.* 2001; Kooten *et al.* 2002), assisting in nutrient cycling (Thomas 2001). In addition to the uptake of soil resources such as water and nutrients, trees may decrease the evaporative demand by shading (Maestre *et al.* 2003a), translocating water, nutrients and soluble salts within the soil profile (Noble *et al.* 1999), increasing water infiltration rates and altering soil rooting volume by rock weathering and caliche precipitation (Chirino *et al.* 2006; Gilad *et al.* 2007; Jeddi *et al.* 2010). Under arid bioclimates, ecological restoration activities have been mainly based on plantations of trees (Maestre and Cortina 2004). These fertile patches are points of high biological activity where facilitation may be important interaction between plant species (Callaway and Walker 1997). The positive interactions, or facilitation, among plants have been shown to be important in many ecosystems around the world (Greenlee and Callaway 1996). Direct facilitation has been considered as a crucial tool in ecological restoration of semi-arid and arid ecosystems (Gómez-Aparicio *et al.* 2004; Gómez-Aparicio 2009).

Acacia tortilis (Forsk.) Hayne ssp. *raddiana* (Savi) Brenan, (*Fabaceae*) has been suggested to function as a “Keystone species” in arid and semi-arid regions of Africa and the Middle East (Aronson *et al.* 1993). In addition, change in the abundance of *Acacia tortilis* ssp. *raddiana* populations in these regions may have significant impacts on ecosystem functioning and biodiversity (Mills *et al.* 1993; Ward and Rhoner 1997; Munzbergova *et al.* 2002; Abdallah *et al.* 2008). Its importance as a nurse plant and as a source of shade and food for animals has been described by a number of authors (Halevy and Orshan 1972; Belsky *et al.* 1989; Astedu *et al.* 1994; Dean *et al.* 1999; Rhoner and Ward 1999). These neighbours (nurse

plants) ameliorate microclimate and enhance the chances of survival and performance of the regenerated seedlings of either same or the other species. However, its effects on the environment beneath their canopies include the lesser requirement of natural resource like light, water and nutrients or the enrichment of soil nutrient and improvement of organic matter. The effect of these trees on vegetation is commonly described in terms of higher above-ground productivity (Belsky *et al.* 1989; Belsky 1994; Anderson *et al.* 2001; Smit 2004), facilitation of seedling establishment (Franco and Nobel 1989; Franco-Pizana *et al.*, 1996) and higher species diversity (Suzan *et al.* 1996; Raffaele and Vebelin 1998). In contrast, trees may also have negative effects on understorey vegetation via below-ground competition, which could reduce the amounts of nutrients and water available (Parker and Muller 1982; Monk and Gabrielson 1985). However, competition mediated by allelopathic factors has been thoroughly described in the literature (Schenk *et al.* 1999) and can be especially important in semi-arid areas due to low activity of microorganisms, which favours the accumulation of allelochemicals (Friedman 1987).

Acacia tortilis (Forsk.) Hayne ssp. *raddiana* (Savi) Brenan, is the most important woody species in pre-saharan zone of Tunisia. It represents the only spontaneous forest tree persisting on the edge of the desert. We have tested the hypothesis that *Acacia* tree is a keystone species in arid zones of Tunisia which contributes to the increase of plant species diversity under its canopy through the improvement of soil fertility and soil water availability.

The aims of the study were to determine the effects of *Acacia tortilis* canopy on plant community composition and soil properties under the canopy (by distinguishing the north side and the south side of the tree) compared to open spaces among the trees.

Material and Methods

Study area

This research was conducted in the National Park of Bou Hedma, located in the Governorate of Sidi Bouzid, central-southern Tunisia (34° 39'N; 9° 48'E) (Fig. 1a, 1b). Vegetation is a pseudo-savanna of *Acacia tortilis* Forsk (Hayne) subsp. *raddiana*, the only spontaneous and forest tree species persisting on the edge of the desert, in association with perennial grass species (*Cenchrus ciliaris*, *Digitaria nodosa*, *Tricholaena teneriffae*, *Heteropogon contortus*) and two shrub species (*Hammada scoparia* and *Hammada schmittiana*; Chenopodiaceae). The soil of the experimental areas is composed of quaternary sandy deposits. Bioclimate is Mediterranean, with temperate winters (Emberger 1955) and large variations in the annual precipitations. The usual annual average of rainfall in the area is 180 mm in the plain and 250 mm on the crest of the mountain. However, like the other arid Mediterranean climates, inter-annual variability in precipitation is very high (151 mm \pm 21 between the years 1996 and 2008). Mean temperature ranges between 3.9°C throughout the coldest month (January) and 36.2°C throughout the hottest month (August).

Experiments were conducted during 2008 and 2009. Within the experimental zone, three “subhabitats” were distinguished. The first two subhabitats were located under *Acacia tortilis* canopy (one in the North and the other in the South) and the third in the open areas, between the tree canopies (Fig. 2).

Vegetation sampling

Species composition, cover and density of species were the parameters used to study the effect of *Acacia tortilis* on vegetation. A total of 16 adult trees of *Acacia tortilis* of similar size were selected, with the north-south direction free from the influence of the nearby shrubs. These 16 trees were designed along four parallel transects (transect 1, transect 2, transect 3 and transect 4) with 4 trees per transect (Fig. 1c). For each tree, we selected two sides (north

versus south) which were located at an intermediate position between the centre of the tree and the limit of the tree canopy. We also selected 8 open positions located completely outside the trees. In each position, a quadrat of 1 m × 1m was used to evaluate the different selected parameters. A total of 40 quadrats per position were monitored.

Soil sampling

To investigate the effect of *Acacia tortilis* on soil fertility, we collected soil samples from different subhabitats (canopied subhabitats and open areas). Soil samples were collected from the upper 10 cm soil, excluding litter and stones. Once in the laboratory, the samples were air dried and passed through a 2 mm sieve for chemical analyses. Oxidizable soil organic matter was determined by the Walkly black procedure (Nelson and Sommers 1982). Olsen's bicarbonate extraction (Olsen and Sommers 1982) and Kjeldahl's method were used to analyse extractable phosphate and total nitrogen, respectively.

In parallel to soil fertility, soil moisture (volumetric soil water content) was measured in different subhabitats at a 10-cm depth with a FDR probe (ThetaProbe ML2x, Delta T, Cambridge, UK). The first measurements were made during the dry season, whereas the other ones were sampled after a 30-mm rain.

Data analysis

We used one-way Analysis of Variance (ANOVA), followed by Tukey's HSD-tests, to analyse differences in soil water, soil nutrient, species cover and density among the three subhabitats (north side, south side and open). ANOVAs were conducted with SPSS version 12. Values of probability lower than 0.05 were considered as statistically significant. No transformations were required to meet parametric assumptions for ANOVA.

Results

Vegetation monitoring

Our results, comparing the under canopy and randomly selected open plots in terms of species richness, density and cover, show a positive effect of *Acacia tortilis* tree on these parameters (Table 1). For any considered parameter, values were obviously more important under *Acacia tortilis* subsp. *raddiana* compared to the open area ($p < 0.05$) yet with significant difference between south and north position for some species. Moreover, the number of species varied from 30 in the north side to 26 in the south side and 19 in the open, and the total cover of species ranged significantly between 28.81% in the open to 62.98% in the south side and 68.93% in the north side.

Soil fertility

The overall ANOVA of soil parameters showed that significantly higher amounts of nutrients in soils under canopy of the *Acacia* trees were noticed compared to the open areas among the trees. Results of one-way ANOVA did not show a significant effect of position for all parameters measured but a highly significant effect of the understory compared to the open areas (Fig. 3). However, the organic matter content of soil in open areas and under the canopy of *Acacia tortilis* ranged between 9.04 in open areas and from 30.23 to 37.78 g.kg^{-1} in the canopied subhabitats being the highest in the south position. Soil N, P and C were correlated with organic matter with high values in the south subhabitat compared to other subhabitats. Concentrations of N and P ranged respectively between 0.49 and 0.02 in open areas, 1.26 and 0.07 in the north position and 1.45 and 0.08 g.kg^{-1} in the south position.

Soil moisture

Figure 4 shows the temporal evolution of soil water content of three subhabitats. During the dry period, there were no significant differences between subhabitats ($p > 0.05$). Three days after the rain (rainfall of 30 mm), results of one-way ANOVA shows significant differences

between the different subhabitats. However, north position exhibited a quantity of water in the soil that was significantly higher than those sampled in the south and open subhabitats ($p < 0.05$). Six days after rainfall, a significant effect was obvious between the understory canopy and the open areas ($p < 0.05$) but without any difference between the north and south sides.

Discussion

There are contradictory views regarding the influence of sub-habitats on grass species composition and yield. For example, Kennard and Walker (1973), Stuart-Hill *et al.* (1987), Belsky *et al.* (1989), Veenendaal *et al.* (1993) and Smit and Swart (1994) reported a grass species turnover from under canopy to the open areas. De Ridder *et al.* (1996) and Moyo and Campbell (1998) on the other hand reported that there was no effect of canopy on grasses.

Overall, our results agree with our initial hypothesis that *Acacia* tree is a keystone species in arid zones of Tunisia which contributes to the increase of plant species diversity under its canopy through the improvement of soil fertility and soil water availability. Moreover, the results also showed the high values of the majority of different parameters measured on vegetation from the north side compared to the south side.

Positive interactions between established vegetation and plant recruits have been reported in arid and semi-arid environments (Maestre *et al.* 2003a; Lloret *et al.* 2005). This positive effect can be attributed to different factors such as: first, an edaphic effect (improvement of soil water and soil nutrient content) and second, a physical effect (mainly improvement of climatic extremes, redistribution of rainfall, and light quality/intensity modification) as already shown by Joffre *et al.* (1988), Vetaas (1992), Belsky *et al.* (1993) and Belsky (1994). Patches of woody vegetation can modify plant community composition and dynamics in drylands by trapping seeds and creating suitable microhabitats (Aerts *et al.* 2006b). The difference in shade from north to south and open areas can be another explanation. As for,

Callaway and Pugnaire (1999), they showed that positive interactions among plants may be particularly common in dry environments, where shade, conservation of soil moisture and nutrient accretion seem to be the main facilitation mechanisms. In this context, several studies in savannas suggested that tree shade increases understory herbaceous productivity due to the reduction of temperature and potential evapotranspiration (Tiedemann and Klemmedson 1973; Bernhard-Reversat 1982). Moreover, temperatures are lower under tree canopies due to shading because of solar irradiance under *Acacia tortilis* (Belsky *et al.* 1989). Other authors noticed the effects of the relative position of woody species on their surrounding vegetation, either herbaceous or woody (Joffre *et al.* 1988; Rhoades 1997; Schenk and Mahall 2002). Solar irradiation and wind were the main physical factors responsible for their results. Water can also be proposed as a determining factor conditioning vegetation dynamic in arid and semiarid regions (Larwanou and Saadou 2005). Our results agree with conclusions of other authors (Specht *et al.* 1983; Borchert *et al.* 1989; Larcher 2000), in Mediterranean-type ecosystems, who showed that water availability was the most important factor determining seedling recruitment of species. Several observational and experimental data, in semi-arid areas showed that trees facilitates the development of the herbaceous understorey through improvement in soil conditions and microclimate (Maestre *et al.* 2001; Bautista and Vallejo 2002). The presence or absence of herbaceous plants, notably grasses, under the canopies of the *Acacia* trees and in the open subhabitat may also have an influence on the soil nutrients status.

Nutrients, such as nitrates, phosphorus, a series of anions and cations and various trace elements, are essential to the nutrition of plants (Bell 1982), and act as determinants of the composition, structure and productivity of vegetation. In our field, *Acacia tortilis* had a significant effect on its understorey compared to open areas. Nitrogen is one of the key elements in ecosystem functioning and productivity (Tietema *et al.* 1992). The occurrence of

N fixation due to microbial activities under leguminous trees is a possible source of N enrichment (Felker and Clark 1982; Hogberg and Kvarnstrom 1982; Virginia and Delwiche 1982). It was also shown by Hogberg (1986) that the N concentration in leaves was substantially higher in potentially N₂-fixing woody species than in non-N₂-fixing woody species. Our results are in agreement of those reported by Bernhard-Reversat (1982) and Franco-Pizana *et al.* (1995), we also showed the existence of a gradient of soil nutrients from the base of trunk to the edge of the canopy. The occurrence of N fixation due to microbial activity in association with the roots of leguminous trees is a possible source of N enrichment (Felker and Clark 1982; Palm 1995). Being a leguminous species, *Acacia tortilis* is classified among the trees with a high N₂-fixing potential (Gueye and Ndoye 2003).

In our study, total soil nitrogen tends to vary directly with soil organic matter. Our results are in agreement with studies showing increases in soil organic matter underneath vegetated patches in drylands (Cortina and Maestre 2005). This is consistent with earlier findings showing high correlation between organic matter and nutrient content (Whitford *et al.* 1987). Our results corroborated with those reported by Alstad and Vetaas (1994), who found higher amounts of nitrogen and organic carbon and lower pH under large *Acacia tortilis* trees in one of their two study sites, and with other shrubs in arid zone of Spain by Pugnaire *et al.* (2004). The increased level of phosphorus is in agreement with those shown by Munzbergova and Ward (2002) on *Acacia raddiana*. In the same way, but with others species, Turner *et al.* (1966) and Franco-Pizana *et al.* (1995) obtained the same results on *Carnegiea gigantean* and *Prosopis glandulosa* respectively. Increases in phosphorus availability under vegetated patches have been observed elsewhere (Whitford *et al.* 1987; Franco-Pizana *et al.* 1995) and may be a consequence a various processes, including animal fragmentation and particulate organic matter and soil aggregates (Graham *et al.* 2004) and higher root phosphatase activity (Chen *et al.* 2003).

Although we do not know the exact source of the nutrient enrichment of the soils under tree canopies, many possible reasons can be proposed. It might be due, in part, to nutrient input by tree litter because with their roots, trees induce large volumes of soils for nutrients from surrounding surface and subsurface soils from their canopy and drop the nutrients in leaf and stem litter (Belsky *et al.* 1989; Amiotti *et al.* 2000). Another possible mechanism, the droppings from birds, are thought to be a major factor of increased soil nutrients built up under tree canopies. The long-term accumulation of nutrients at the trunk base through stem flow and bark sloughing is another explanation for nutrient enrichment (Kellman 1979; Belsky *et al.* 1993).

In conclusion, the results of this study confirmed the positive effect of *Acacia tortilis* subsp. *raddiana* on the understorey vegetation composition and diversity in arid ecosystems. The net effect of trees on their own environment, whether it is positive or negative, is strongly dependant on the nature of the woody cover. In view of the fact that *Acacia tortilis* subsp. *raddiana* is a leguminous species, it was not surprising that it showed the strongest positive effect on soil fertility and understorey vegetation parameters. However, it is generally propagated by seeds in many parts of the dry areas. Once, established in the dry area, this species ameliorates microclimate including soil conditions that may be suitable to the regeneration and the growth of other species. In this way this species will provide beneficial effects to the generating seedlings in the vicinity and therefore will help rehabilitating degraded areas.

Acknowledgements

We wish to thank Miss Sabrina Sérac for her review of English on all versions of the manuscript, and the Tunisian Ministry of High Education, for his financial support.

References

- Abdallah, F., Noumi, Z., Touzard, B., Ouled Belgacem, A., Neffati, M., and Chaieb, M. (2008). The influence of *Acacia tortilis* (Forssk.) subsp. *raddiana* (Savi) and livestock grazing on grass species composition, yield and soil nutrients in arid environments of South Tunisia. *Flora* **203**, 116-125.
- Aerts, R., Maes, W., November, E., Behailu, M., Poesen, J., Deckers, J., Hermy, M., and Muys, B. (2006b). Surface runoff and seed trapping efficiency of shrubs in regenerating semiarid woodland in northern Ethiopia. *Catena* **65**, 61-70.
- Alstad, G., and Vetaas, O.R. (1994). The influence of *Acacia tortilis* stands on soil properties in arid north-eastern Sudan. *Acta Oecologica* **15**, 449-460.
- Amiotti, N.M., Zolba, P., Sanchez, L.F., and Peinemann, N. (2000). The impact of single trees on properties of loess-derived grassland soils in Argentina. *Ecology* **81**, 3283-3290.
- Anderson, L.J., Brumbaugh, M.S., and Jackson, R.B. (2001). Water and tree understorey-interactions: a natural experiment with oak wilt in savanna ecosystem. *Ecology* **82**, 33-49.
- Aronson, J., Floret, C., Le Floc'h, E., Ovalle, C., and Pontanier, R. (1993). Restoration and rehabilitation of degraded ecosystems in arid and semi-arid lands. II. Case studies in Southern Tunisia, central Chile and northern Cameroon. *Restoration Ecology* **1**, 168-186.
- Astedu, M., Coppock, D.I., and Delting, J.K., (1994). Fruit production of *Acacia tortilis* and *Acacia nilotica* in semi-arid Ethiopia. *Agroforestry Systems* **27**, 23-30.
- Bautista, S., and Vallejo, R. (2002). Spatial variation of post-fire plant recovery in Aleppo pine forests. In 'Fire and Biological processes'. (Eds L. Trabaud and R. Prodon.) pp. 13-24. (Backhuys Publishers, Leiden.)
- Bell, R.H.V. (1982). The effect of soil nutrient availability on community structure in African ecosystems. In 'Ecological Studies 42: Ecology of Tropical Savannas'. (Eds B.J. Huntley and B.H. Walker.) pp. 193-216. (Springer, Berlin.)

- Belsky, A.J. (1994). Influence of trees on savanna productivity: test of shade, nutrients, and tree grass competition. *Ecology* **75**, 922-932.
- Belsky, A.J., Amundson, R.G., Duxburg, J.M., Riha, S.J., Ali, A.R., and Mwonga, S.M. (1989). The effects of trees on their physical, chemical, and biological environments in a semi-arid savanna. *Journal of Applied Ecology* **26**, 1005-1024.
- Belsky, A.J., Mwonga, S.M., Amundson, R.G., Duxbury, J.M., and Ali, A.R. (1993). Comparative effects of isolated trees on their undercanopy environments in high and low rainfall savannas. *Journal of Applied Ecology* **30**, 143-155.
- Bernhard-Reversat, F. (1982). Biogeochemical cycles of nitrogen in a semi-arid savanna. *Oikos* **38**, 321-332.
- Borchert, M.I., Davis, F.W., Michaelson, J., and Oyler, L.D. (1989). Interactions of factors affecting seedling recruitment of blue oak (*Quercus douglasii*) in California. *Ecology* **70**, 389-404.
- Callaway, R.M., and Walker, L.R. (1997). Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* **78**, 1958-1965.
- Callaway, R.M., and Pugnaire, F.I. (1999). Facilitation in plant communities. In 'Handbook of functional plant ecology'. (Eds F.I. Pugnaire and F. Valladares.) (Marcel Dekker, New York, NY, US.)
- Chen, C.R., Condon, L.M., Sinaj, S., Davis, M.R., Sherlock, R.R., and Frossard, E. (2003). Effects of plant species on phosphorus availability in a range of grassland soils. *Plant and Soil* **256**, 115-130.
- Chirino, E., Bonet, A., Bellot, J., and Sanchez, J.R. (2006). Effects of 30-year-old Aleppo pine plantations on runoff, soil erosion, and plant diversity in a semi-arid landscape in south eastern Spain. *Catena* **65**, 19-29.

- Cortina, J., and Maestre, F.T. (2005). Plant effects on soils in drylands. Implications for community dynamics and dryland restoration. In 'Tree Species Effects on Soils: Implications for Global Change'. pp. 85-118. (Eds D. Binkley and O. Menyailo. (NATO Science Series, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.)
- Dean, W.R.J., Milton, S.J., and Jeltsch, F. (1999). Large trees, fertile islands and birds in arid savanna. *Journal of Arid Environments* **4**, 61-78.
- De Ridder, C.H., Jarvel, L.C., and Hobson, F.O. (1996). Using the dry-weight rank method to determine the effect of *Acacia karro* density on herbaceous species composition by weight. Congress 31 abstracts, Grassland Society of Southern Africa, Pietermaritzburg.
- Emberger, L. (1955). Une classification biogéographique des climats. Faculté des Sciences, Service botanique, Montpellier. *Revue des travaux de Laboratoire de Botanique et de Zoologie* **7**, 3-43.
- Felker, P., and Clark, P.R. (1982). Position of mesquite (*Prosopis* subsp.) nodulation and nitrogen fixation (acetylene reduction) in 3-m long phraetophytically simulated soil columns. *Plant Soil* **64**, 297-305.
- Franco, A.C., and Nobel, P.S. (1989). Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. *Journal of Ecology* **77**, 870-886.
- Franco-Pizana, J., Fulbright, T.E., and Gardiner, D.T. (1995). Spatial relations between shrubs and *Prosopis glandulosa* canopies. *Journal of Vegetation Science* **6**, 73-78.
- Franco-Pizana, J., Fulbright, T.E., Gardiner, D.T., and Tipton, A.R. (1996). Shrub emergence and seedling growth in microenvironments created by *Prosopis glandulosa*. *Journal of Vegetation Science* **7**, 257-264.
- Friedman, J. (1987). Allelopathy in desert ecosystems. In 'Allelochemicals: Role in Agriculture and Forestry' (Eds G.R. Waller.) (A. C. S. Symposium Series 330. American Chemical Society, Washington, DC.)

- Gilad, E., von Hardenberg, J., Provenzale, A., Shachak, M., and Meron, E. (2007). A mathematical model of plants as ecosystem engineers. *Journal of Theoretical Biology* **244**, 680-691.
- Gómez-Aparicio, L., Zamora, R., Gómez, J.M., Hódar, J.A., Castro, J., and Baraza, E. (2004). Applying plant facilitation to forest restoration: a meta-analysis of the use of shrubs as nurse plants. *Ecological Applications* **14**, 1128-1138.
- Gómez-Aparicio, L. (2009). The role of plant interactions in the restoration of degraded ecosystems: a meta-analysis across life-forms and ecosystems. *Journal of Ecology* **97**, 1202-1214.
- Graham, S., Wilson, B.R., Reid, N., and Jones, H. (2004). Scattered paddock trees, litter chemistry, and surface soil properties in pastures of the New England Tablelands, New South Wales. *Australian Journal of Soil Research* **42**, 905-912.
- Greenlee, J.T., and Callaway, R.M. (1996). Abiotic stress and the relative importance of interference and facilitation in montane bunchgrass communities in Western Montana. *The American Naturalist* **148**, 386-396.
- Gueye, M., and Ndoye, I. (2003) Le potentiel fixateur d'azote d'*Acacia raddiana* comparé à celui d' *Acacia senegal*, *Acacia seyal* et *Faidherbia albia*. In 'Un arbre au désert: *Acacia raddiana*'. (Eds M. Grouzis and E. Le Floch.) (IRD Editions.)
- Halevy, G., and Orshan, C. (1972). Ecological studies of *Acacia raddiana*, *Acacia tortilis* and *Acacia gerardii ssp. negavensis*. *Israel Journal of Botany* **21**, 197-208.
- Hogberg, P., and Kvarnstrom, M. (1982). Nitrogen fixation by the woody legume *Leucaena leucocephala* in Tanzania. *Plant and Soil* **66**, 21-28.
- Hogberg, P. (1986). Nitrogen-fixation and nutrient relations in savanna woodland trees (Tanzania). *Journal of Applied Ecology* **23**, 675-688.

- Jeddi, K., Cortina, J., and Chaieb, M. (2010). *Acacia salicina*, *Pinus halepensis* and *Eucalyptus occidentalis* improve soil surface conditions in southern Tunisia. *Journal of Arid Environments* **31**, 153-170.
- Joffre, R., Vacher, J., De Los Lianos, C., and Long, G. (1988). The dehesa: an agrosilvopastoral system of the Mediterranean region with special reference to the Sierra Morena of Spain. *Agroforestry Systems* **6**, 71-96.
- Kellman, M. (1979). Soil enrichment by neotropical savanna trees. *Journal of Ecology* **67**, 565-577.
- Kennard, D.G., and Walker, B.H. (1973). Relationship between tree canopy cover and *Panicum maximum* in the vicinity of Fort Victoria. *Rhodesia Journal of Agricultural Research* **11**, 145-153.
- Kooten, C., Shaikh, S.L., and Suchanek, P. (2002). Mitigating climate change by planting trees: the transaction costs trap. *Land Economics* **78**, 559-572.
- Larcher, W. (2000). Temperature stress and survival ability of Mediterranean sclerophyllous plants. *Plant Biosystems* **134**, 279-295.
- Larwanou, M., and Saadou, M. (2005). Biodiversity of ligneous species in semi-arid zones of southwestern Niger according to anthropogenic and natural factors. *Agriculture Ecosystems and Environments* **105**, 267-271.
- Lloret, F., Médail, F., Brundu, G., Camarda, I., Moragues, E., Rita, J., Lambdon, P., and Hulme, P.E. (2005). Species attributes and a invasion success by alien plants on Mediterranean islands. *Journal of Ecology* **93**, 512-520.
- Maestre, F.T., Bautista, S., Cortina, J., and Bellot, J. (2001). Potential of using facilitation by grasses to establish shrubs on a semiarid degraded steppe. *Ecological Applications* **11**, 1641-1645.

- Maestre, F.T., Bautista, S., and Cortina, J. (2003a). Positive, negative and net effects in grass-shrub in grass-shrub interactions in Mediterranean semiarid grasslands. *Ecology* **84**, 3186-3197.
- Maestre, F.T., and Cortina, J. (2004). Insights into ecosystem composition and function in a sequence of degraded semiarid steppes. *Restoration Ecology* **12**, 494-502.
- Maljanen, M., Hytönen, J., and Martikainen, P.J. (2001). Fluxes of N₂O, CH₄ and CO₂ on afforested boreal agricultural soils. *Plant and Soil* **231**, 113-121.
- Mills, L.S., Soule, M.E., and Doak, D.F. (1993). The keystone species concept in ecology and conservation. *BioScience* **43**, 219-225.
- Monk, C.D., and Cabrielson, J.F.C. (1985). Effects of shade, litter and root competition on old-field vegetation in South Carolina. *Bulletin du Jardin botanique de l'État a Bruxelles* **112**, 383-392.
- Moyo, C.S., and Campbell, B.M. (1998). Grass species composition, yield and quality under and outside tree crowns in a semiarid rangeland in southwestern Zimbabwe. *African Journal of Range and Forage Science* **15**, 23-34.
- Munzbergova, Z., and Ward, D. (2002). *Acacia* trees as keystone species in Negev desert ecosystems. *Journal of Vegetation Science* **13**, 227-236.
- Nelson, D.W., and Sommers, L.E. (1982). Total carbon, organic carbon, and organic matter. In 'Methods of Soil Analysis.' (Eds A.L. Page.) (American Society of Agronomy, Soil Science Society of America, Madison, Wis.)
- Noble, A.D., Little, I.P., and Randall, P.J. (1999). The influence of *Pinus radiata*, *Quercus suber* and improved pasture on soil chemical properties. *Australian Journal of Soil Research* **7**, 509-526.

- Olsen, S.R., and Sommers, L.E. (1982). Phosphorus. In 'Methods of Soil Analysis.' (Eds A.L. Page.) pp. 403-430. (American Society of Agronomy, Soil Science Society of America, Madison, Wis.)
- Palm, C.A. (1995). Contribution of agroforestry trees to nutrient requirements of intercropped plants. *Agroforestry Systems* **30**, 105-124.
- Parker, V.T., and Muller, C.H. (1982). Vegetational and environmental changes beneath isolated live oak trees (*Quercus agrifolia*) in a California annual grassland. *The American Midland Naturalist* **107**, 69-81.
- Priha, O., Lehto, T., and Smolander, A. (1999). Mycorrhizae and C and N transformations in the rhizospheres of *Pinus sylvestris*, *Picea abies* and *Betula pendula* seedlings. *Plant and Soil* **206**, 191-204.
- Pugnaire, F., Armas, C., and Valladares, F. (2004). Soil as a mediator in plant-plant interactions in a semi-arid community. *Journal of Vegetation Science* **15**, 85-92.
- Raffaele, E., and Vebelen, T.T. (1998). Facilitation by nurse shrubs of resprouting behavior in a post-fire shrubland in northern Patagonia; Argentina. *Journal of Vegetation Science* **9**, 693-698.
- Rhoades, C.C. (1997). Single-tree influences on soil properties in agroforestry: lessons from natural forest and savanna ecosystems. *Agroforestry Systems* **35**, 71-94.
- Rhoner, C., and Ward, D. (1999). Large mammalian herbivores and the conservation of arid *Acacia* stands in the Middle East. *Conservation Biology* **13**, 1162-1171.
- Schenk, H.J., and Mahall, B.E. (2002). Positive and negative plant interactions contribute to a north-south-patterned association between two desert shrub species. *Oecologia* **132**, 402-410.
- Schenk, H.J., Callaway, R.M., and Mahall, B.E. (1999). Spatial root segregation: Are plants territorial? *Advances in Ecological Research* **28**, 145-180.

- Smit, G.N. (2004). An approach to tree thinning to structure southern African savannas for long term restoration from bush encroachment. *Journal of Environmental Management* **71**, 179-191.
- Smit, G.N., and Swart, J.S. (1994). The influence of leguminous and non-leguminous woody plants on the herbaceous layer and soil under varying competition regimes in Mixed Bushveld. *African Journal of Range and Forage Science* **11**, 27-33.
- Specht, R.L., Moll, E.J., Pressinger, F., and Sommerville, J. (1983). Moisture regime and nutrient control of seasonal growth in Mediterranean ecosystems. In 'Mediterranean type ecosystems; the role of nutrients'. (Eds F.J. Kruger, D.T. Michel and J.U.M. Jarvis.) (Springer-Verlag, Berlin, DE.)
- Stuart-Hill, G.C., Tainton, N.M., and Barnard, H.J. (1987). The influence of *Acacia karroo* tree on grass production in its vicinity. *African Journal of Range and Forage Science* **4**, 83-88.
- Suzan, H., Nabham, G.P., and Patten, D.T. (1996). The importance of *Olneya tesota* as a nurse plant in the Sonoran Desert. *Journal of Vegetation Science* **7**, 635-644.
- Thapa, R. (2003). Agroforestry can reverse land degradation in Nepal. *Appropriate Technology* **30**, 40-41.
- Thomas, G.F. (2001). Man-made forestation in Uruguay: study of changed landscape. *Journal of Forecasting* **99**, 35-39.
- Tiedemann, A.R., and Klemmedson, J.O. (1973). Effects of mesquite on physical and chemical properties of the soil. *Journal of Range Management* **26**, 27-29.
- Tietema, A., Warmerdam, B., Lenting, E., and Riemer, L. (1992). Abiotic factors regulating nitrogen transformations in the organic layer of acid forest soils: moisture and pH. *Plant and Soil* **147**, 69-78.

- Turner, R.M., Alcorn, S.M., Olin, G., and Booth, J.A. (1966). The influence of shade, soil and water on saguaro seedling establishment. *Botanical Gazette* **127**, 95-102.
- Veenendaal, E.M., Shushu, D.D., and Scurlock, J.M.O. (1993). Responses to shading of seedlings of savanna grasses with different C₄ photosynthetic pathways in Botswana. *Journal of Tropical Ecology* **9**, 213-229.
- Vetaas, O.R. (1992). Micro-site effects of trees and shrubs in dry season savanna. *Journal of Vegetation Science* **3**, 337-344.
- Virginia, R.A., and Delwiche, C.C. (1982). Natural ¹⁵N abundance of presumed N₂-fixing and non- N₂-fixing plants from selected ecosystems. *Oecologia* **54**, 317-325.
- Ward, D., and Rhoner, C. (1997). Anthropogenic causes of high mortality and low recruitment in three *Acacia* tree taxa in the Negev desert Israel. *Biological Conservation* **6**, 877-893.
- Whitford, W.G., Reynolds, J.F., and Cunningham, G.L. (1987). How desertification affects nitrogen limitation of primary production on Chihuahuan desert watersheds. In 'Proceedings of the Symposium on Strategies for Classification and Management of Natural Vegetation for Food Production in Arid Zones'. (Eds W. Moir and E.A. Aldon.) (U.S. Forest Service, Denever, Colorado.)

Figure Captions

Fig. 1. Localisation of the study area (in Tunisia, **1a**) inside the Bou-Hedma National Park (south Tunisia, **1b**). The black line indicates the limits of the park where the experimental design was located (**1c**).

Fig. 2. Localisation of canopied subhabitats and open subhabitat surrounding *Acacia tortilis*.

Fig. 3. Concentrations of organic matter (OM), total nitrogen (N), Total carbon (C) and phosphorus (P) of soils occurring under *Acacia tortilis* canopies and open areas. Different letters indicate significant differences between different expositions with Tukey HSD tests.

Fig. 4. Temporal evolution of soil water content for different subhabitats. Mean values which are not followed by the same letter are statistically significant (Tukey's HSD-test at $p < 0.05$).

Table Captions

Table 1. Species, plant density (individuals .m⁻²) and cover (%) in the understorey of *Acacia tortilis* and in gaps in the Bou Hedma National Park. Values having the same letter are not significantly different (Tukey's HSD-test at p<0.05).

Table 1.

Species	Density (individuals. m ⁻²)			Cover (%)		
	North	South	Open	North	South	Open
<i>Anacyclus clavatus</i>	0 ^b	0 ^b	2.11 ^a	0 ^b	0 ^b	3.04 ^a
<i>Asphodelus tenuifolius</i>	2.28 ^a	0 ^b	0 ^b	1.75 ^a	0 ^b	0 ^b
<i>Mathiola longepitala</i>	0 ^b	2.33 ^a	0 ^b	0 ^b	5.23 ^a	0 ^b
<i>Chenopodium humile</i>	7.82 ^a	6.93 ^a	4.11 ^b	8.21 ^a	7.42 ^a	5.3 ^b
<i>Moricandia arvensis</i>	1.12 ^b	2.08 ^a	0 ^c	3.47 ^a	5.08 ^a	0 ^b
<i>Cynodon dactylon</i>	4.25 ^a	3.34 ^a	2.65 ^b	1.43 ^a	1.06 ^a	0.88 ^b
<i>Diplotaxis simplex</i>	2 ^b	5.21 ^a	1.15 ^b	1.12 ^b	2.53 ^a	0.7 ^b
<i>Emex spinosus</i>	3.22 ^a	1.5 ^b	0 ^c	2.11 ^a	1.07 ^b	0 ^c
<i>Malva aegyptiaca</i>	5.17 ^b	8.32 ^a	0 ^c	4.33 ^b	7 ^a	0 ^c
<i>Neurada procumbens</i>	1.67 ^a	0.58 ^b	0 ^c	0.9 ^a	0.43 ^b	0 ^c
<i>Paronychia Arabica</i>	14 ^a	10.32 ^a	5.42 ^b	0.61 ^a	0.5 ^a	0.32 ^b
<i>Scorzonera undulada</i>	1.21 ^a	0 ^b	0 ^b	0.05 ^a	0 ^b	0 ^b
<i>Senecio gallicus</i>	1.12 ^a	0 ^b	0 ^b	0.08 ^a	0 ^b	0 ^b
<i>Stipa capensis</i>	8.76 ^a	4.55 ^b	3.15 ^c	7.63 ^a	6.15 ^b	4.87 ^c
<i>Sysimbrium irio</i>	8.24 ^a	12.19 ^a	5.13 ^b	8.33 ^a	10.04 ^a	3.91 ^b
<i>Brassica tourneforti</i>	0 ^b	2.43 ^a	0 ^b	0 ^b	0.66 ^a	0 ^b
<i>Plantago albicans</i>	2.24 ^a	2.12 ^a	2 ^a	0.55 ^a	0.5 ^a	0.47 ^a
<i>Schismus barbatus</i>	9.64 ^a	4.21 ^b	3.57 ^b	0.09 ^a	0.05 ^b	0.04 ^b
<i>Reseda alba</i>	2.33 ^a	0 ^c	1.12 ^b	0.35 ^a	0 ^c	0.09 ^b
<i>Hordeum murinum</i>	6.17 ^a	3.21 ^b	0 ^c	1.11 ^a	0.75 ^b	0 ^c
<i>Cutandia dichotoma</i>	8.13 ^a	4.32 ^b	2.42 ^c	0.95 ^a	0.5 ^b	0.21 ^c
<i>Enarthrocarpus clavatus</i>	0 ^b	2.56 ^a	0 ^b	0 ^b	0.4 ^a	0 ^b
<i>Launea residifolia</i>	0 ^b	0 ^b	2.26 ^a	0 ^b	0 ^b	1.37 ^a

<i>Launea angustifolia</i>	1.35 ^a	1.06 ^a	0 ^b	1.5 ^a	0.98 ^a	0 ^b
<i>Emex spinosus</i>	2.33 ^a	2 ^a	1.65 ^a	0.66 ^a	0.5 ^a	0.43 ^a
<i>Malva aegyptiaca</i>	3.35 ^a	4 ^a	2.87 ^b	4.86 ^a	5.45 ^a	3.24 ^b
<i>Erodium triangulare</i>	2.06 ^a	0 ^b	0 ^b	2.33 ^a	0 ^b	0 ^b
<i>Diplotaxis harra</i>	0 ^b	3.63 ^a	0 ^b	0 ^b	1.21 ^a	0 ^b
<i>Filago germanica</i>	5.66 ^a	4.75 ^a	5 ^a	0.98 ^a	0.87 ^a	0.76 ^a
<i>Rumex tingitanus</i>	3.66 ^a	0 ^b	0 ^b	0.9 ^a	0 ^b	0 ^b
<i>Hedysarum spinosissimum</i>	2.04 ^a	0 ^c	0.9 ^b	2.43 ^a	0 ^c	1.13 ^b
<i>Medicago minima</i>	8.02 ^a	3.91 ^b	3.33 ^b	0.9 ^a	0.4 ^b	0.34 ^b
<i>Asteriscus pygmeus</i>	5.44 ^a	0 ^b	0 ^b	0.82 ^a	0 ^b	0 ^b
<i>Lotus pisillus</i>	6.43 ^a	4.65 ^b	3.82 ^b	2.05 ^a	1.42 ^b	1.21 ^b
<i>Hippocrepis areolata</i>	5.87 ^a	4.06 ^a	0 ^b	3.21 ^a	2.16 ^a	0 ^b
<i>Bassia indiça</i>	6.33 ^a	2 ^b	1.05 ^b	5.22 ^a	0.62 ^b	0.5 ^b

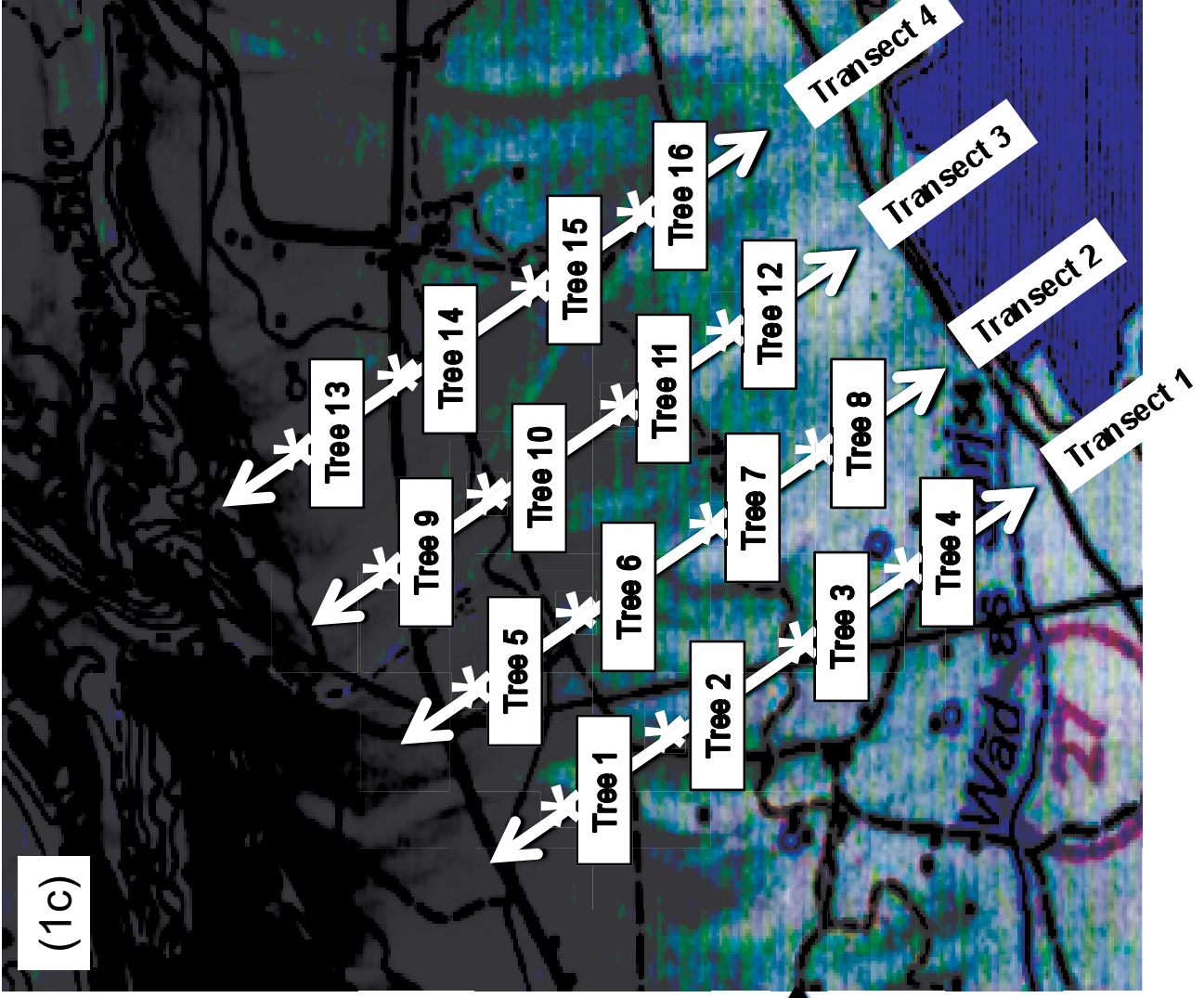
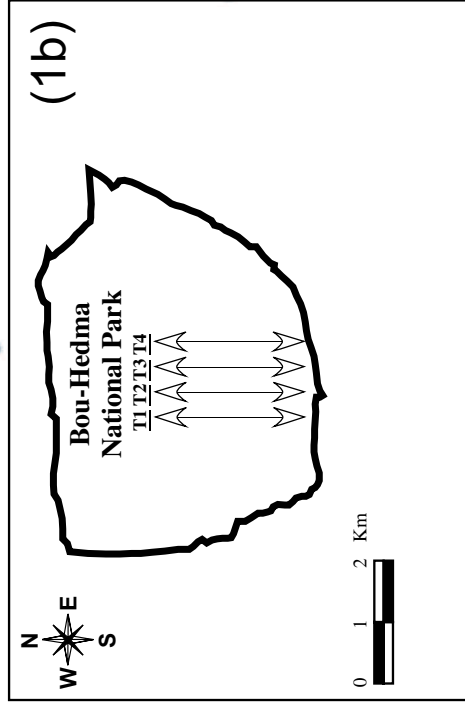
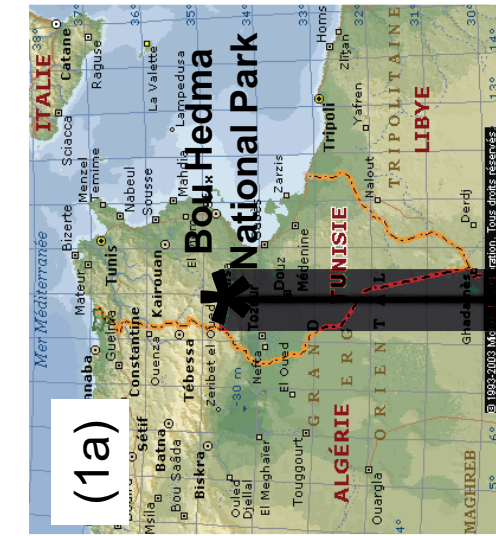
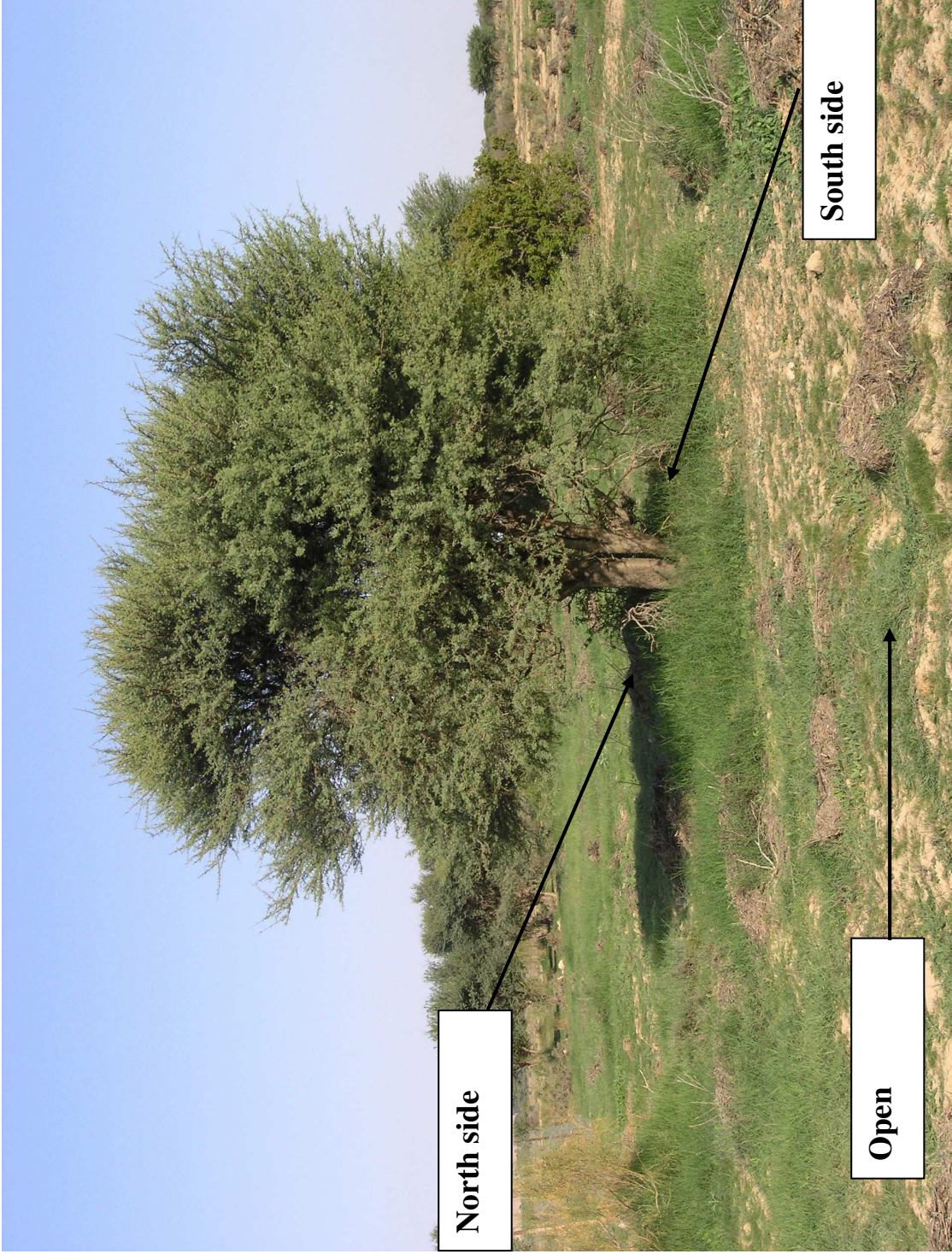


Fig. 1.



North side

South side

Open

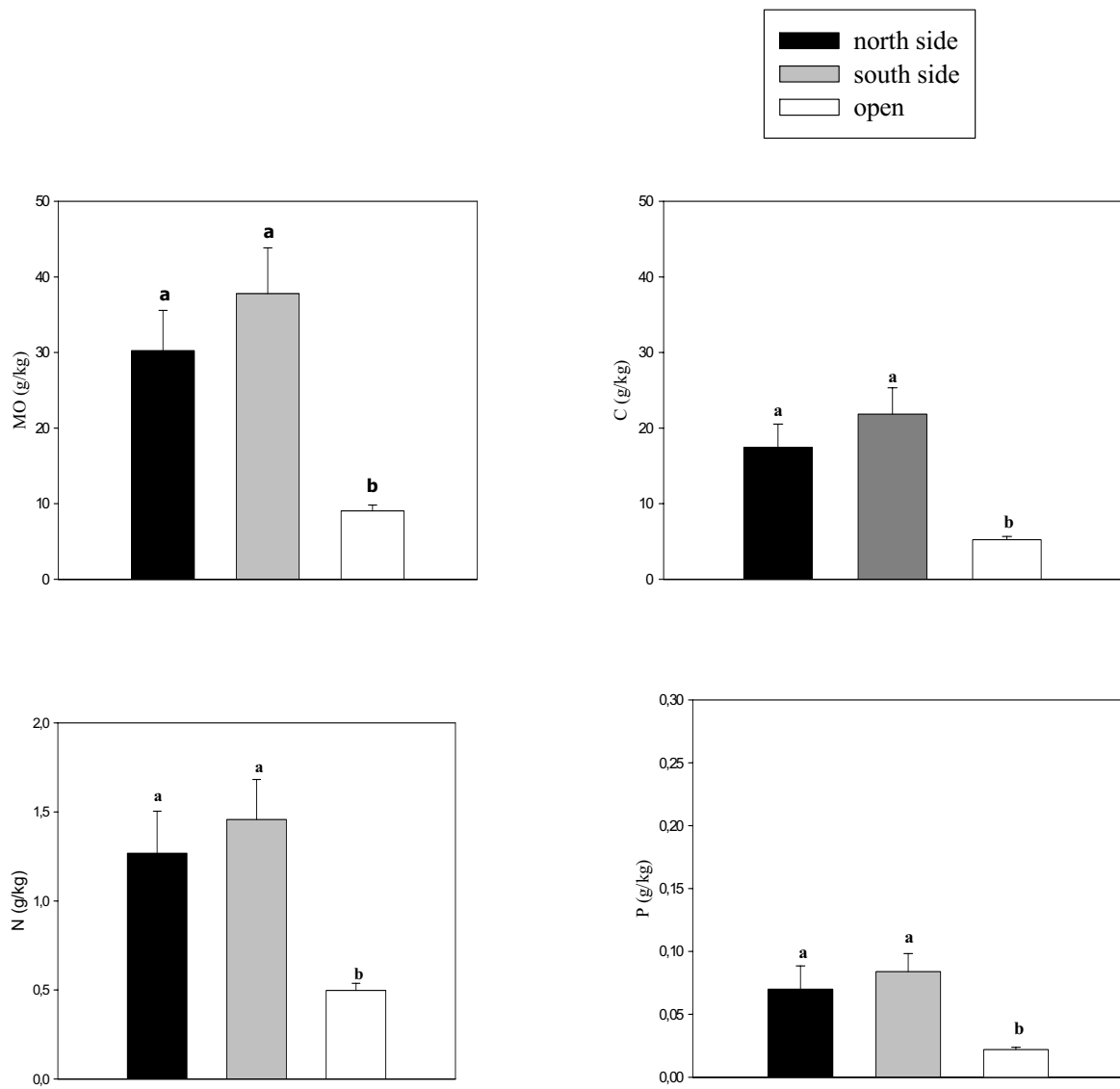


Fig. 3.

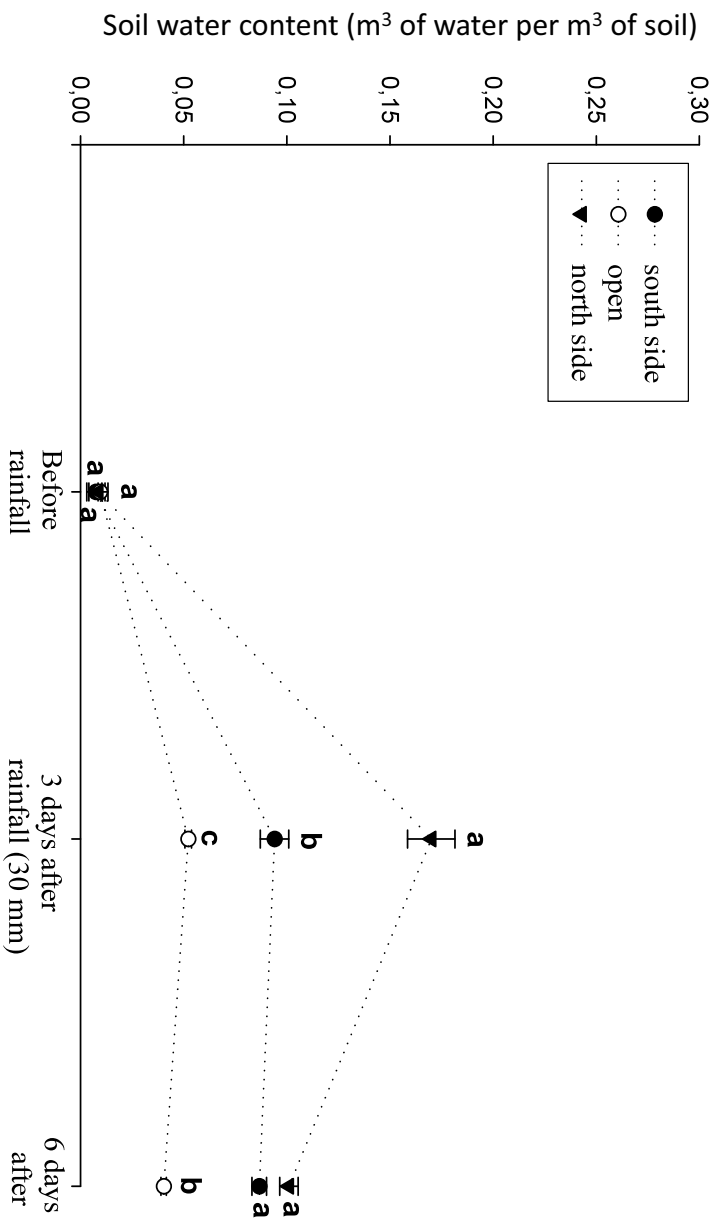


Fig. 4.

**QUATRIEME PARTIE : SYNTHES,
DISCUSSIONS & PERSPECTIVES**

Depuis longtemps, le constat de la dégradation continue des écosystèmes au nord et au sud du Sahara est bien établi. La forte dégradation des écosystèmes arides et semi-arides, communément appelée la désertification, constitue l'un des problèmes environnementaux majeurs du XXIème siècle (Reynolds *et al.* 2007). Les causes révèlent, d'une part, de l'anthropisation croissante et, d'autre part, des changements climatiques défavorables. Les interactions biotiques constituent aussi une part non négligeable dans la structuration et le fonctionnement des écosystèmes sous bioclimat aride. La régénération des écosystèmes dégradés s'avère nécessaire pour le maintien des activités humaines en milieu rural, puisque la végétation naturelle de ces régions constitue la base de l'alimentation des troupeaux, la principale source d'énergie, ainsi que la reconstitution des systèmes agroforestiers. Le recours à des espèces autochtones généralement plus adaptées au milieu, et largement connues et utilisées par les populations locales devient à cet égard une nécessité. C'est dans ce contexte que nous avons orienté notre étude, qui a pour objectif principal de comprendre la dynamique de l'espèce fondatrice de l'écosystème de la région de Bled Talah, ainsi que les mécanismes susceptibles de mieux comprendre ses interactions avec la végétation compagne.

1. Dynamique du peuplement d'*Acacia tortilis* subsp. *raddiana* (Article 1 & 2)

1.1. Structure du peuplement d'*Acacia tortilis* subsp. *raddiana* en Tunisie présaharienne (Article 1)

Lors de cette étude, nos travaux ont permis de mieux comprendre la dynamique d'*Acacia tortilis* subsp. *raddiana* sous bioclimat aride de Tunisie. Il se révèle ainsi, que le peuplement de la forêt de Bou Hedma semble naturellement suivre plutôt une certaine dynamique régressive. C'est ainsi que nos résultats démontrent la dominance des individus de fortes circonférences, alors que le nombre d'individus de faibles circonférences, n'excède pas 20% de l'effectif total observé. Ce constat suppose donc un âge assez avancé de la grande majorité des individus, et conforte la thèse d'un peuplement exposé à la régression. D'ailleurs, on peut se demander si cette dominance des individus âgés, constitue un vestige d'une population anciennement abondante, mais décimée. D'autres parts, l'origine de la forêt d'*Acacia tortilis* subsp. *raddiana* strictement limitée à un endroit bien déterminé et inexistante par ailleurs en Tunisie demeure jusqu'à présent mal connue. Dans ce contexte, différentes hypothèses de cette existence furent proposées:

- Historiquement, on rapporte souvent que cette espèce fut introduite au début du XI^{ème} siècle, lors de l'invasion de la Tunisie par les Hilaliens (Haute-Egypte), à partir des excréments des chameaux. En effet, comme beaucoup de *Fabaceae*, les semences d'*Acacia tortilis* sont caractérisées par un tégument extrêmement imperméable et dur, et par conséquent peuvent subsister plusieurs jours dans le tube digestif de ce polygastrique sans dégâts et leur rejet à quelques centaines de kilomètres permettra leur germination, avec même une scarification par le suc gastrique de l'animal.

- Certains auteurs, dont Lavauden (1927), considèrent que cette forêt est une relique de la forêt tropicale, qui était soumise à une dégradation continue, combinée à des périodes de sécheresses longues.

- d'autres scientifiques, comme Bonnet et Barratte in El Amin (1992), soutiennent que *Acacia raddiana* a été introduit de Ghdamès (Libye) à une date indéterminée.

L'originalité de ce travail réside dans son caractère pionnier en Tunisie. En effet, il existe quelques autres études, mais qui se limitent à des aspects assez particuliers. C'est d'ailleurs à Pellisier (1853) que l'on doit d'avoir porté à la connaissance des autorités beylicales tunisiennes l'existence d'une forêt de Gommier. Il précise : « à la droite de cette rivière (Oued Bou Hedma actuellement), règne une forêt de gommiers, qui s'étend à plus de 30 kilomètres vers l'ouest. Les arbres, dont plusieurs sont de grosseur remarquable, sont bien le *Mimosa gummifera* ». De son côté, Doûmet Adanson (1887) fut le premier à étudier véritablement le peuplement de « gommiers » de Bled Talah et à reconnaître qu'il est constitué par *Acacia tortilis*, formant des peuplements en mélange avec *Rhus oxyacanthoides*. Lefebvre (1889) note quant à lui, l'existence d'un boisement de 35 000 ha, situé dans la partie la plus méridionale de la Tunisie, entre Gafsa et Maharès, dans la région appelée Bled Talah. Actuellement, cette espèce ne se trouve qu'en état de peuplement moyennement dense et uniquement dans la zone dite de Bou Hedma (centre de Tunisie), et occupant une superficie d'environ 16 488 ha.

Nos résultats s'accordent avec ceux d'autres études, réalisées dans d'autres régions arides et sahariennes, et qui aboutissent toutes au constat de la faible régénération naturelle de ce taxon. On cite dans ce contexte, la plupart des travaux réalisés dans le Désert du Néguev en Israël (Ashkenazi 1995; Ward & Rohner 1997; Wiegand *et al.* 1998). Le même constat de la faible dynamique de cette espèce a été fait par Anthelme & Michalet (2009), dans une étude conduite dans le Désert de Niger.

En Tunisie, ce peuplement a fait l'objet d'une mise en défens, depuis les années 1980. Cependant, il reste à savoir, si cette protection a eu un effet positif ou négatif sur la structure

du peuplement, et quelle serait la part de la teneur en eau du sol sur la dynamique de cette formation végétale?

1.2. Effet de la protection et du pâturage sur la structure du peuplement d'*Acacia tortilis* subsp. *raddiana*, le long d'un gradient de disponibilité en eau (Article 2)

Aux questions posées en hypothèse, nous pouvons entre autre maintenant affirmer que la structure du peuplement d'*Acacia tortilis* est fortement influencée par la teneur en eau du sol. En outre, la communauté la plus stressante (glacis montagneux) est caractérisée par la dominance des individus adultes, alors que les deux autres communautés, les moins stressantes (plaine sableuse et plaine limoneuse), sont caractérisées par la dominance des individus jeunes. Il est reconnu, qu'en zones arides et semi-arides, la teneur en eau du sol est une condition limitante pour le fonctionnement et la structuration des écosystèmes (Noy-Meir 1973; Reynolds *et al.* 2004; Noumi *et al.* 2010). Larwanou et Saadou (2004) ont quant à eux montré que la régénération naturelle des espèces ligneuses était fortement conditionnée par la teneur en eau du sol. Dans le même contexte, Le Houérou (1984) démontre que sous bioclimat aride, la structure de la végétation naturelle est fortement influencée par la teneur en eau du sol. Pourtant, Floret et Pontanier (1982) considèrent qu'une pluie de 10 mm est suffisante pour le maintien de la végétation sous bioclimat aride.

Une autre composante majeure influençant la dynamique de la végétation sous bioclimat aride est le pâturage. Nos résultats révèlent un effet négatif du pâturage sur la structure du peuplement d'*Acacia tortilis* dans la région de Bou Hedma. En outre, le pâturage influence négativement les paramètres retenus, à savoir la densité, le recouvrement et le diamètre de la couronne. En effet, il est couramment admis qu'en zone aride, le pâturage peut avoir un effet plus positif ou négatif sur la structure et le fonctionnement des écosystèmes. L'effet positif sur l'environnement peut être attribué surtout à la dissémination des semences (Herrera 1985; Willms *et al.* 1995), et à l'élimination d'un couvert végétal jugé « indésirable ».

L'effet négatif se manifeste:

- soit indirectement (Picon 1983; Bonfils 1988), en agissant sur les principaux facteurs de la production primaire, qui sont l'eau (redistribution des eaux de surface liée à une modification du recouvrement de la végétation), et le sol (piétinement et tassement du sol, réduction de sa perméabilité et par conséquent de ses réserves hydriques et amplification du processus érosif).

- Soit directement, en modifiant la composition (Grouzis 1988; Carrière 1989; Prins 1992; Augustine & McNaghton 1998), la structure (Gough & Grace 1998; Sternberg *et al.* 2000) ou la productivité (Le Houérou 1995a; Frank & McNaughton 2002) et la valeur pastorale (Floret *et al.* 1978; Van der Wal *et al.* 2000) du tapis végétal et la dynamique des parcours (Le Houérou & Le Floc'h 1995).

Des résultats similaires à nos résultats, obtenus par d'autres auteurs (Lamprey 1981; Mwalyosi 1990; Mekuria *et al.* 1999) montrent que la faible régénération naturelle des plantes en milieu pâturé, est due principalement à l'effet de l'herbivorie.

Pour conclure, tous ces résultats laissent supposer à long terme une probable régression du nombre des individus d'*Acacia tortilis* du parc national du Bou-Hedma. Cette régression est principalement résultante d'une faible régénération naturelle, en raison des contraintes environnementales d'une part, et des activités humaines d'autres part. il s'agit ainsi d'un problème majeur qui menace le maintien de cette espèce.

D'où la nécessité de rechercher les raisons de cette faible régénération naturelle, afin de sauver l'état de cette forêt, et ce d'autant plus qu'*Acacia tortilis* est, rappelons-le, considéré comme étant l'unique espèce fondatrice de la strate arborée en Tunisie présaharienne.

2. Réponses des espèces fondatrices des écosystèmes arides à l'environnement et aux interactions biotiques (Article 3, 4 & 5)

2.1. Obstacles à la faible régénération naturelle d'*Acacia tortilis* subsp. *raddiana* (Article 3)

Dans cette étude, la régénération des individus d'*Acacia tortilis* paraît être très faible voire même quasi-absente. En effet, cette faible régénération naturelle s'observe par une faible densité de l'espèce, qui ne dépassant guère 5 individus à l'hectare. Les causes possibles de cette faible densité sont essentiellement attribuées aux insectes prédateurs des semences, à un éventuel effet autoallélopathique et à une prévalence des interactions négatives (compétition). En effet, l'examen des semences d'*Acacia tortilis* révèle un taux d'infestation anormalement élevé et pouvant dépasser les 90%. A ce propos, parmi les travaux ayant trait à la prédation des semences d'*Acacia tortilis* ssp. *raddiana* par les insectes, les plus marquants sont sans aucun doute ceux de Donahaye *et al.* (1966), réalisées en Israël sur *Acacia tortilis* ssp. *spirocarpa* et de Ernst *et al.* (1989) portant sur *Acacia tortilis* ssp. *heteracantha* au Botswana. Les taux de prédation des graines, observés par ces auteurs sont d'une manière générale très

élevés, souvent compris entre 70 et 100%. L'essentiel des dégâts est attribué à l'action des Coléoptères *Bruchidae*, couramment désignés sous le nom de bruches. Nos résultats s'accordent avec ceux ayant évalué les taux d'infestation des graines par les bruches, dans les différentes aires de répartition géographique de l'espèce. Ces auteurs démontrent que les semences d'*Acacia tortilis* subissent une attaque parasitaire dont le taux peut excéder même les 96%, et par conséquent réduit les chances de recrutement de ce taxon (Halevy & Orshan 1972; Halevy 1974; Lamprey *et al.* 1974; Coe & Coe 1987; Ashkenazi 1995; Rhoner & Ward 1997; Derbel *et al.* 2007; Noumi *et al.* 2010).

L'extrait foliaire d'*Acacia tortilis* inhibe la germination des semences de la même espèce. Un tel phénomène est connu sous le nom d'autoallélopathie. Nos résultats révèlent que cet effet inhibiteur s'accroît avec l'augmentation de la concentration, avec des valeurs hautement significatives pour des concentrations de 100% (concentration correspondant à la solution mère utilisée qui comprend 50% de feuilles + 50% d'eau distillée). Des résultats similaires ont été obtenus par Nakafeero *et al.* (2007) sur le même taxon, révélant l'existence des composés phénoliques dans les feuilles d'*Acacia tortilis* et inhibant la germination des semences. De son côté, Noor *et al.* (1995), sur *Prosopis juliflora*, espèce de la même famille botanique qu'*Acacia* ont démontré son effet allélopathique sur différents cultivars de *Zea mays*, *Triticum aestivum* et *Albizia lebbek*.

A ces deux contraintes précédemment évoquées, s'ajoute une autre contrainte qui peut être aussi à l'origine de cette faible régénération naturelle. Il s'agit de la compétition des autres espèces du parc envers les jeunes plants d'*Acacia tortilis*. Cette partie objet de l'article 5, qui aborde les interactions biotiques au sein de la formation végétale du Bou Hedma.

2.2. Exigences germinatives de deux arbustes associés à *Acacia tortilis* au sein du parc national du Bou Hedma (Article 4)

L'écosystème du Bou Hedma est rappelons-le pluri-stratifié. En effet, la formation à base d'*Acacia tortilis* subsp. *raddiana* est accompagnée par d'autres espèces végétales qui sont d'intérêt crucial dans la structuration et le fonctionnement de la végétation dans cette zone. Parmi les principaux arbustes présents à l'intérieur du parc national du Bou Hedma, on cite *Rhus tripartita* et *Periploca angustifolia*. *Periploca angustifolia* (*Asclepiadaceae*) et *Rhus tripartita* (*Rhamnaceae*) sont deux arbustes à usages multiples qui sont menacés ou raréfiés. En outre, leur présence au sein de l'écosystème constitue un signe d'un certain équilibre écologique entre *Acacia tortilis* et son cortège floristique. En conséquence, ce sont deux

espèces très prometteuses pour la restauration et la réhabilitation des écosystèmes dégradés des milieux arides.

Cependant, la germination sous bioclimat aride, est entre autre sujette à des caractéristiques endogènes de semences, mais aussi par les conditions environnementales du milieu, et en particulier, la disponibilité en eau du sol, ainsi que la salinité du sol (Sharma 1973; Gutterman 1993). Dans ce contexte, la connaissance des exigences germinatives de chaque espèce constitue une base de réflexion pour la conception de futurs programmes de restauration provoquée et de revégétalisation des écosystèmes dégradés.

En effet, nos résultats relatifs aux exigences germinatives de ces deux arbustes montrent que les deux espèces sont capables de germer à des potentiels hydriques relativement bas. En revanche, en deçà de -0.7 MPa, la germination est totalement inhibée pour *Rhus tripartita*, alors qu'elle atteint encore 30% pour *Periploca angustifolia*. L'accroissement de la concentration en NaCl du milieu de germination (au-delà de 100 mM) inhibe progressivement la germination chez les deux espèces. Seul *Periploca angustifolia* peut être considéré comme tolérant au sel, puisque à 300 mM ses semences germent à des taux encore supérieurs à 50% à celui du témoin.

On conclut ainsi que les deux espèces étudiées manifestent un comportement différent vis-à-vis des stress hydrique et salin. *Periploca angustifolia* semble manifester une large amplitude écologique, et peut en conséquence, être considérée comme bonne candidate aux programmes de restauration écologique des zones arides tunisiennes. D'autre part, les deux espèces ainsi étudiées pourraient servir comme des bonnes nurses, pour l'espèce fondatrice du parc national du Bou Hedma. On peut d'ailleurs émettre l'hypothèse de la présence d'une certaine facilitation dans les situations pâturées, puisque les deux espèces ainsi citées sont très palatables et vont, en conséquence protéger les cibles contre l'herbivorie. Un tel phénomène est connu sous le nom de facilitation indirecte (Anthelme & Michalet 2009).

Le débat concernant la direction des interactions le long des gradients de stress et de perturbation reste d'actualité (Maestre *et al.* 2005; Lortie & Callaway 2006; Maestre *et al.* 2006). On tentera donc de voir qu'elle serait la direction des ces interactions en zone aride tunisienne le long des gradients de stress et de perturbation?

2.3. Rôle des interactions des plantes dans l'écologie de la restauration des zones arides pâturées (Article 5)

Depuis plus d'une vingtaine d'années, un nombre croissant d'études suggère que les interactions positives ou facilitation pouvaient jouer un rôle majeur dans les environnements contraints. A l'heure actuelle, l'accent est mis sur la facilitation comme étant un outil de restauration écologique (Brooker *et al.* 2007). Cependant, dans le cas de notre étude, sous bioclimat aride de Tunisie, nos résultats révèlent la présence d'interactions négatives ou compétition, et nous n'avons pas constaté à aucune époque de l'année de phénomène de facilitation, aussi bien directe qu'indirecte. En outre, l'importance de la compétition est très variable le long des deux gradients (stress et perturbation). Elle varie avec la méthode utilisée; l'importance de la compétition semble être plus forte avec la méthode observationnelle qu'en removal. Avec la nurse utilisée, elle varie très peu, puisque nous avons constaté pour les deux nurses (*Cenchrus ciliaris* et *Hammada scoparia*) utilisées (appartenant à deux familles botaniques différentes *Poaceae/Chenopodiaceae*) une compétition similaire. Un autre résultat important de ce travail, consiste au fait que le pâturage contribue à atténuer l'importance de la compétition.

Ces résultats sont contradictoires à la théorie de Bertness & Callaway (1994), où la facilitation serait le mécanisme dominant dans les communautés fortement stressées et perturbées, alors que la compétition dominerait dans les milieux fertiles non perturbés.

De nombreuses études conduites dans d'autres régions aboutissant à une augmentation de la compétition avec le stress. A titre d'exemple, on peut citer Davis *et al.* 1998a, Tielborger & Kadmon (2000) et Maestre & Cortina (2004). De plus, Maestre *et al.* (2005), dans une méta-analyse, issue des données d'expérimentations en milieux arides et semi-arides, ont conclu qu'il n'y avait pas d'augmentation de la facilitation avec la contrainte environnementale. La dominance de la compétition sous bioclimat aride de Tunisie, peut être expliquée par les stratégies des nurses et de la cible, utilisées dans cette expérimentation. En outre, il est généralement reconnu qu'au stade plantule *Acacia tortilis* subsp. *raddiana* est tolérante au stress hydrique, et donc elle n'a pas besoin d'ombre pour être facilitée par d'autres nurses (voir la synthèse faite par Grouzis & Le Floc'h en 2003). D'autre part, les deux nurses utilisées sont très compétitives vis-à-vis de l'eau, puisque les mesures de la teneur en eau du sol révèlent des teneurs généralement plus faibles sous les touffes qu'en situations ouvertes. De plus, les différences entre les deux nurses étant négligeables, que ce soit pour une *Poaceae* ou une *Chenopodiaceae*, nous avons toujours une compétition. Si l'effet compétitif des

Poaceae est bien étudié, pas mal de travaux, surtout ceux de Weedon & Facelli (2008) en Australie, ont démontré l'effet négatif des *Chenopodiaceae* comme nurses.

Nos résultats montrent que la compétition est réellement très importante au cours de la première année d'étude, et surtout dans la plaine sableuse, la moins stressante et en absence de pâturage. De plus, l'importance de la compétition chute le long des gradients du stress. Ces résultats confirment bien les études de Corcket *et al.* (2003) et Brooker *et al.* (2005). Cette diminution de l'importance de la compétition est accompagnée d'une intensité de compétition qui demeure stable le long du gradient du stress (pas d'effet communauté * patch). En effet, on s'attendait à un passage à la facilitation comme il a été démontré par Pugnaire & Luque (2001). Ceci s'explique par le fait que le stress est tellement important que la compétition ne joue plus de rôle. D'ailleurs, les nurses utilisées voient leur taille et biomasse diminuer lorsque le stress augmente. Cette diminution expliquerait la disparition de l'importance de la compétition, en certaine conformité avec le modèle de Michalet *et al.* (2006) qui expliquent la disparition de la facilitation en situation de stress extrême par la baisse de la taille des nurses. On remarque également, que la compétition régresse avec le temps, puisque durant la période d'expérimentation (voir diagramme des précipitations dans l'article 5), la première mesure de survie est effectuée après une forte pluie, alors que pour les deux autres mesures, il y a eu une sécheresse prolongée. Le même constat a été effectué par Forey *et al.* (2010) qui ont remarqué qu'il n'y a généralement pas d'interaction durant l'année de la canicule (sécheresse excessive).

Une originalité de ce travail n'ayant pas été évoquée auparavant est le fait que le pâturage réduit l'importance de la compétition. Néanmoins, contrairement aux études d'Anthelme & Michalet (2010) nous n'avons pas trouvé de facilitation indirecte en présence d'herbivores. Ceci peut être expliqué, par le fait que le bénéfice de la protection contre les herbivores ne contrebalance pas l'importance de la compétition pour les ressources.

Concernant la méthode utilisée, nos résultats suggèrent que l'importance de la compétition chute avec la méthode removal, par comparaison la méthode observationnelle. Ceci infirme le modèle de Michalet (2006) qui montre que la teneur en eau du sol est plus importante sous la touffe de la nurse que dans les situations ouvertes. Ceci peut être expliqué par le fait que les herbivores du parc mangent les cibles dans les situations ouvertes, caractérisées par une croissance importante par rapport aux cibles sous les nurses (données non publiées).

En conclusion de cette seconde partie, l'espèce fondatrice de l'écosystème du Bou Hedma se caractérise par une absence quasi-totale de régénération naturelle. Ceci constitue une menace de la forêt d'*Acacia tortilis* en Tunisie. Les causes possibles de cette faible régénération

concernant surtout l'infestation des graines par les bruches, la possibilité d'existence d'un éventuel effet auto-allélopathique et finalement la dominance des interactions négatives ou compétition sous bioclimat aride. Notre étude trouve son originalité dans l'étude des interactions biotiques d'une espèce fondatrice sous bioclimat aride. Très peu d'auteurs ont étudié l'importance des interactions biotiques des espèces fondatrices dans ce contexte de climat aride, et le choix des nurses potentielles. Cependant, les nurses choisies dans notre cas d'étude, ne peuvent pas être retenues pour faciliter cette espèce clef de la zone aride tunisienne. En conséquence, dans l'écosystème du Bou Hedma, la facilitation ne peut pas être un outil de restauration. Il faut en conséquence, recourir à la méthode traditionnelle pour restaurer cet écosystème, basée sur les plantations d'*Acacia tortilis* dans des situations ouvertes et mises en défens, afin d'éviter les interactions négatives des espèces compagnes et des herbivores.

3. Effets environnementaux et biologiques des espèces fondatrices (Article 6 & 7)

En zones arides et semi-arides, il a été mis en évidence que les espèces ligneuses, notamment celles de la famille des *Fabaceae*, modifiaient rapidement les propriétés physico-chimiques du sol, ainsi que la composition, la richesse et la diversité floristique du milieu (Akpo & Grouzis 2004; Gómez-Aparicio *et al.* 2004; Gómez-Aparicio 2009). Dans ces régions, les interactions biotiques, sont largement décrites comme ayant un rôle clef dans la structuration, la dynamique et le fonctionnement des communautés végétales et des écosystèmes (Callaway 1995; Bruno *et al.* 2003). Pugnaire *et al.* (2004), López-Pintor *et al.* (2006) et Abdallah *et al.* (2008) soulignent que les interactions entre la strate arborée et la strate herbacée dépendaient étroitement de l'aptitude des différentes espèces végétales à modifier leur environnement.

Les interactions biotiques sous bioclimat aride, sont de deux types; des interactions négatives reconnues encore sous le nom de compétition et pouvant être le résultat de la concurrence pour les ressources naturelles, de l'occupation de l'espace, des effets allélopathiques et de l'augmentation de la salinité du sol (Scholes & Archer 1997; Whitford 2002; Cortina & Vallejo 2004). Par contre, les interactions positives définissant le phénomène de la facilitation, peuvent être le résultat de la protection contre les agents phytopathogènes et les herbivores, de l'augmentation de la disponibilité des ressources et de l'amélioration des conditions édaphiques (Callaway 1995). En effet, en plus de leurs effets généralement positifs

sur la fertilité et la structure physique du sol, les arbres réduisent directement le rayonnement solaire, l'évapotranspiration et par conséquent, la température du sol (Ludwig *et al.* 2004).

A la lumière de tout ce qui précède, nous avons recherché l'effet d'*Acacia tortilis* subsp. *raddiana* sur l'environnement de la région de Bou Hedma?

3.1. Effets environnementaux d'*Acacia tortilis* subsp. *raddiana*

Nos principaux résultats relatifs aux effets environnementaux de l'espèce fondatrice ou clef de voûte révèlent un effet positif. En outre, *Acacia tortilis* subsp. *raddiana* crée des îlots fertiles d'accumulation des réserves sous sa canopée. Toutefois, les résultats obtenus attestent que l'arbre agit en améliorant à la fois les conditions climatiques et édaphiques. Sur le plan climatique, *Acacia tortilis* subsp. *raddiana* améliore la teneur en eau du sol avec des différences hautement significatives par comparaison aux situations ouvertes. Les mesures de la teneur en eau du sol effectuées durant des périodes sèches et après des pluies montrent qu'en périodes sèches, il n'y a pas de différences entre le sous couvert et les situations ouvertes. En revanche, après une pluie, les différences entre les deux situations deviennent hautement significatives, avec des teneurs en eau sol, importantes, dans les situations sous couvert, par comparaison aux situations ouvertes. L'effet positif de l'arbre sur les paramètres hydriques peut dans ce cas être en partie expliqué par la teneur importante en matière organique sous la canopée, puisqu'il a été démontré que la teneur en matière organique dans le sol, influence fortement les paramètres physiques, et particulièrement hydriques du sol, en augmentant sa porosité et en créant un nombre important de macro-pores (Mapa 1995).

La présence de l'arbre réduit également le rayonnement solaire, la température de l'air et la vitesse du vent, ce qui a pour effet de réduire l'ETP (données non publiées). D'ailleurs, ces résultats s'accordent avec ceux de Jeddi *et al.* (2009). Nos résultats corroborent aussi ceux d'Ovalle et Avendano (1988), de Belsky *et al.* (1989), de Coughenour *et al.* (1990) et de Le Houérou (1993). De leur côté, Le Houérou & Popov (1981) montrent une réduction, sous couvert ligneux, de la température maximale de la journée de 2.5°C, correspondant à une diminution d'environ 147 mm/an de l'ETP au niveau du sol.

Concernant les propriétés chimiques du sol, *Acacia tortilis* subsp. *raddiana* améliore la fertilité du sol. Nos résultats révèlent des différences hautement significatives des différents paramètres retenus (matière organique, azote, phosphore). Le taux de la matière organique est de l'ordre de 30 g.kg sous la canopée, et ne dépasse guère les 10 g.kg en dehors de la canopée.

Il en est de même, pour les autres paramètres (N, P) qui sont fortement corrélés à la matière organique, avec des différences hautement significatives, sous et en dehors de la canopée. Nos résultats confirment ceux de nombreux autres auteurs et pour d'autres régions arides et humides. A titre d'exemple, Maestre & Cortina (2005) constatent que les taux de carbone organique total dans les sols sous couvert végétal, sont de 50 à 100% plus élevés que dans les sols nus des zones ouvertes. L'accroissement de l'azote total du sol au-dessous d'*Acacia tortilis* est un résultat non surprenant puisque cette espèce de la famille des *Fabaceae* a la particularité de fixer l'azote atmosphérique grâce aux bactéries dites *Rhizobium*. Cette caractéristique favorise probablement l'accumulation rapide de l'azote dans le sol (Franco et al. 1997; Ferrari et Wall 2004; Abdallah *et al.* 2008; Jeddi *et al.* 2009). L'accroissement de la disponibilité du phosphore (P) sous couvert ligneux, enregistré dans notre étude, a été fréquemment observé par ailleurs (Franco-Pizana *et al.* 1996; Whitford *et al.* 1997; Abdallah *et al.* 2008), et peut être une conséquence de divers processus, y compris les fèces des animaux et la fragmentation des particules organiques (Graham *et al.* 2004).

L'amélioration des conditions environnementales sous l'effet d'*Acacia tortilis* aurait-elle des répercussions positives sur la végétation?

3.2. Effets biologiques d'*Acacia tortilis* subsp. *raddiana*

Concernant l'effet de l'espèce fondatrice sur la végétation, nos résultats révèlent une influence positive d'*Acacia tortilis* subsp. *raddiana* sur la strate herbacée (Abdallah *et al.* 2008), hormis les trois espèces céréalières (orge, blé dur et blé tendre), où cette influence ne fut pas démontrée.

Concernant l'effet positif, nos résultats s'accordent avec des études antérieures réalisées dans d'autres régions arides et ayant montré un accroissement des paramètres de végétation sous la canopée du couvert ligneux (Belsky *et al.* 1989; Vetaas, 1992; Abdallah *et al.* 2008 ; Jeddi *et al.* 2009). Dans ces environnements les plantes isolées ont un effet facilitateur, en agissant comme obstacles aux eaux de ruissellement, et comme rétenteurs des vents transportant des débris organiques, des nutriments, des sédiments et des diaspores (Belsky *et al.* 1989).

Des études, menées sur la même espèce par Akpo & Grouzis (1996) dans les steppes d'épineux du Ferlo sénégalais, montrent que l'arbre améliore la régénération de certaines espèces ligneuses, avec une richesse de 7 fois plus élevée sous couvert qu'en dehors du couvert. Ces auteurs ont remarqué que la régénération variait en fonction de la nature de

l'espèce ligneuse assurant le couvert. Elle est plus importante sous *Acacia raddiana*, ensuite *Balanites aegyptiaca* et finalement *Ziziphus mauritiana*.

Au contraire, *Acacia tortilis* ne facilite pas le développement des céréales sous sa canopée. Ceci pourrait s'expliquer, d'une part, par une inhibition de la germination des semences céréalières. Un tel phénomène est connu sous le nom d'allélopathie caractéristique de pas mal d'espèces d'*Acacia*. D'autre part, la dominance de la compétition sous ces conditions arides serait en cause. D'ailleurs, la plupart des travaux relatifs aux interactions biotiques, conduits sous des conditions arides, révèlent la dominance des interactions négatives ou compétition (Maestre *et al.* 2004; Maestre *et al.* 2005; Maestre *et al.* 2006 ; Noumi *et al.* en cours).

En conclusion de cette dernière partie, *Acacia tortilis* subsp. *raddiana* a un impact positif sur les composantes édapho-climatiques et floristiques de son environnement. En effet, par son aptitude à fixer l'azote atmosphérique, cette espèce (malgré sa croissance lente) atténue l'aridité édapho-climatique du milieu, en améliorant surtout la fertilité et les conditions hydriques du sol. Elle impose en conséquence, des interactions biotiques positives, et facilite surtout le développement de la strate herbacée sous sa canopée. Contrairement à cet effet facilitant d'*Acacia tortilis* subsp. *raddiana*, cette espèce n'a pas d'effet positif sur le rendement céréalier en zones arides tunisiennes, et ce en dépit de son effet positif sur le sol.

Il faut enfin signaler, que nos résultats révèlent deux effets contradictoires d'*Acacia tortilis*. Un effet positif sur la strate herbacée naturelle, qui se développe sous la canopée, et un effet neutre sur le rendement céréalier. Ceci peut être expliqué par la variation des interactions biotiques en fonction des stratégies des espèces cibles et des nurses.

PERSPECTIVES

Tous ces résultats laissent supposer à priori une certaine dynamique régressive de l'unique espèce arborée de la Tunisie présaharienne. Compte tenu du rôle clef de cette espèce sous les conditions contraignantes du bioclimat aride, la nécessité de minimiser le risque de la faible régénération naturelle de ce taxon est prioritaire dans les grands programmes de reboisement et de restauration des écosystèmes arides. D'ailleurs, le recours à des espèces autochtones généralement plus adaptées au milieu devient une nécessité. De plus, dans de nombreux travaux les légumineuses sont souvent les plus utilisées dans ces programmes de restauration (Gómez-Aparicio *et al.* 2004; Lopèz-Pintor *et al.* 2006; Abdallah *et al.* 2008; Gómez-Aparicio 2009). Cependant, la mise en œuvre de telles options se heurte, d'une part, à la méconnaissance relative de ces espèces et, d'autre part, à la nécessité d'identifier, de

caractériser et de modéliser les interactions complexes et dynamiques au sein des écosystèmes recherchés. Cela implique également la pluridisciplinarité au niveau de la recherche.

Afin de bien approfondir nos connaissances sur cette espèce « miracle » des zones arides et sahariennes de Tunisie, nous suggérons quelques orientations futures des recherches découlant des travaux présentés ici.

* La diversité des coléoptères séminivores parasitant *Acacia tortilis* suscite des questions sur la spécialisation trophique et écologique des bruchidées, l'identification des mécanismes de défense des Acacias et la caractérisation de la co-évolution des insectes et de la plante hôte.

* Le concept de la facilitation est un outil de restauration bien établi. Dans notre cas, avec les deux nurses utilisées, on a constaté de la compétition, donc on essaiera d'élargir notre connaissance sur les interactions biotiques dans la région de Bled Talah, par le recours à d'autres nurses.

* L'origine d'*Acacia tortilis* subsp. *raddiana* est mal connue. Il s'est avéré nécessaire d'attribuer un âge bien déterminé à cette forêt et faire des corrélations entre âges-données climatiques, dans le but de dégager des conclusions exhaustives sur la dynamique de cette espèce.

* Identifier les composés responsables de la toxicité de cette espèce clef de voûte.

* Essayer de conduire une étude génétique sur l'espèce en question, afin de connaître si cette espèce présente ou non une variabilité génétique. En effet, les résultats contradictoires trouvés par nous-même et Anthelme & Michalet (2010) au Niger sur l'importance de la facilitation laisse suggérer l'existence d'une telle différenciation de part et d'autre du Sahara.

BIBLIOGRAPHIE

- Abdallah, F., Noumi, Z., Touzard, B., Ouled Belgacem, A., Neffati, M., Chaieb, M., 2008. The influence of *Acacia tortilis* (Forssk.) subsp. *raddiana* (Savi) and livestock grazing on grass species composition, yield and soil nutrients in arid environments of South Tunisia. *Flora*, 203, 116-125.
- Abdallah, L., Chaieb, M., Zâafouri M.S., 1999. Phénologie et comportement « in situ » d'*Acacia tortilis* subsp. *raddiana*. *Revue des Régions Arides*, 11, 60-69.
- Abdulrazak, S.A., Fujihara, T., Orskov, E.R., 2000. Nutritive evaluation of some *Acacia* from Kenya. *Animal Feed Sciences and Technology*, 85, 89-98.
- Abule, E., Smit, G.N., Snyman, H.A., 2005. The influence of woody plants and livestock grazing on grass species composition, yield and soil nutrients in the Middle Awash Valley of Ethiopia. *Journal of Arid Environments* 60, 343-358.
- Adanson, D., 1887. Rapport sur une mission botanique exécutée en 1884 dans la région saharienne, au nord des grands chotts et dans les îles de la côte orientale de la Tunisie. Paris, imprimerie nationale, 124p.
- Aerts, R., Maes, W., November, E., Behailu, M., Poesen, J., Deckers, J., Hermy, M., Muys, B., 2006b. Surface runoff and seed trapping efficiency of shrubs in regenerating semiarid woodland in northern Ethiopia. *Catena* 65, 61-70.

- Ahmed El Hour, A., 1986. Some aspects of dry land afforestation in the Sudan with special reference to *Acacia tortilis* (Forsk. Hayne), *Acacia senegal* (Willd). and *Prosopis chilensis* (Molina Stuntz). *Forest Ecology and Management*, 16, 209-221.
- Akpo, L.E., Grouzis, M., 1997. Influence of tree cover on herbaceous above – and below – ground phytomass in the sahelian zone of Senegal. *Journal of Arid Environments*, 35: 285-296.
- Akpo, L.E., 1992. Influence du couvert ligneux sur la structure et le fonctionnement de la strate herbacée en milieu sahélien. Les déterminants écologiques. Thèse 3ème cycle, UCAD Dakar, 174 p.
- Akpo, L.E., 1997. Phenological interactions between tree and understory herbaceous vegetation of a Sahelian semi-arid savanna. *Plant Ecology*, 131, 241-248.
- Akpo, L.E., Grouzis M., 1996. Influence du couvert sur la régénération de quelques espèces ligneuses sahéliennes (Nord-Sénégal, Afrique Occidentale). *Webbia*, 50, 247-263.
- Akpo, L.E., Grouzis, M., 2004. Interactions arbre/herbe en bioclimat semi-aride : influence du pâturage. *Sécheresse* 15 (3): 253-61.
- Akram, M., Ahmed, N., Hussain, F., Aslam, K.M., 1990. Allelopathic potential of four species of *Ficus*. *Pak. J. Sci. Ind. Res.*, 33, 52-54.
- Al-khateeb, S.A., 2006. Effect of salinity and temperature on germination, growth and ion relations of *Panicum turgidum* Forssk. *Bioresource Technology*, 97, 292-298.
- Almansouri, M., Kinet, J.M., Lutts, S., 2001. Effect of salt and osmotic stresses on germination in durum wheat (*Triticum durum* Desf.). *Plant Soil.*, 231, 243-254.
- Al-Naib, F.A.G., Al-Mousawi, A.H., 1976. Allelopathic effects of *Eucalyptus microtheca*. *J. Univ. Kuwait (Sci.)*, 2, 59-66.
- Alstad, G., and Vetaas, O.R., 1994. The influence of *Acacia tortilis* stands on soil properties in arid north-eastern Sudan. *Acta Oecologica* 15, 449-460.
- Amiotti, N.M., Zolba, P., Sanchez, L.F., Peinemann, N., 2000. The impact of single trees on properties of loess-derived grassland soils in Argentina. *Ecology* 81, 3283-3290.
- Anderson, L.J., Brumbaugh, M.S., Jackson, R.B., 2001. Water and tree understory-interactions: a natural experiment with oak wilt in savanna ecosystem. *Ecology* 82, 33-49.
- Anderson, R.H., 1968. The trees of New South Wales, 4th ed. Sydney, Australia: Department of Agriculture. 510 p.
- Anthelme, F., Michalet, R. 2009. Grass-to-tree facilitation in an arid grazed environment (Air Mountains, Sahara). *Basic and Applied Ecology*, 10, 437-446.
- Anton, K.W., Deloel, A., 2003. African species of the *Bruchidius centromaculatus* group with eyed female pygidium (Coleoptera : *Bruchidae* : *Bruchinae*). *Genus*, 14, 159-190.
- Argaw, M., Teketay, D., Olsson, M., 1999. Soil seed flora, germination and regeneration pattern of woody species in an *Acacia* woodland of the Rift Valley in Ethiopia. *Journal of Arid Environments* 43 (4), 411-435.
- Armas, C., Ordiales, R., Pugnaire, F.I., 2004. Measuring plant interactions: a new comparative index. *Ecology*, 85, 2682-2686.
- Aronson, J., C. Floret, E. Le Floch, C. Oualle & R. Pontanier, 1993a. Restoration and rehabilitation of degraded ecosystems in arid and semi-arid lands. I. A view the South. *Restoration Ecology*, 1, 8-17.
- Aronson, J., Floret, C., Le Floch, E., Oualle, C., Pontanier, R., 1993b. Restoration and rehabilitation of degraded ecosystems in arid and semi-arid lands. II. Case studies in southern Tunisia, central Chile, and northern Cameroon. *Restoration Ecology*, 1, 168-187.
- Aronson, J., Floret, C., Le Floch E., Oualle, C., Pontanier, R., 1995. Restauration et réhabilitation des écosystèmes dégradés en zones arides et semi-arides. Le vocabulaire et les concepts. In Pontanier et al. (Eds), John Libbey Eurotext, Paris, 1995. L'homme peut-il refaire ce qu'il a défait? 11-29.
- Ashkenazi, S., 1995. *Acacia* trees in the Negev and the Arava, Israel: A review following reported large-scale mortality (in Hebrew, with English summary). Hakeren HaKayemet LeIsrael. p. 121. XVII. Jerusalem.
- Astedu, M., Coppock, D.I., Delting, J.K., 1994. Fruit production of *Acacia tortilis* and *Acacia nilotica* in semi-arid Ethiopia. *Agroforestry Systems* 27, 23-30.
- Augustine, D.J., McNaghton, S.J. 1998. Ungulate effects on the functional species composition of plant communities: herbivore selectivity and plant tolerance. *Journal of Wildlife Management*, 62, 1165-1183.
- Avery, A., Michalk, D., Thompson, R., Ball, P., Prance, T., Harris, C., Fitzgerald D., Ayres, J.F., Orchard, B., 2000. Effects of sheep grazing management on cocksfoot herbage mass and persistence in temperate environments. *Journal of Experimental Agriculture* 40, 185-206.
- Baker, W.L., 1999. Spatial simulation of the effects of human and natural disturbance regimes on landscape structure. In: Mladenoff D.J. & Baker W.L. (Eds.), *Spatial Modeling of Forest Landscape Change: Approaches and Applications*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp. 277-308.

- Banda, T., Schawartz, M.W., Caro, T., 2006. Woody vegetation structure and composition along a protection gradient in a miombo ecosystem of western Tanzania. *Forest Ecology and Management* 230, 179-185.
- Barnes, D.L., Dempsey C.P., 1993. Grazing trial with sheep on kikuyu (*Pennisetum clandestinum* Chiov) forage in the eastern Transvaal highveld. *African Journal of Range and Forage Science* 10, 66-71.
- Barnes, R.D., Filer, D.L., Milton, S.J., 1996. *Acacia karroo*. Tropical Forestry Papers No. 32. Oxford Forestry Institute, Oxford University.
- Barnes, P., Archer, S.R., 1999. Tree-shrub interactions in subtropical savanna parkland: competition or facilitation? *Journal of Vegetation Science* 10: 525-536.
- Barnett, J.P., 1969. Moisture stress affects germination of longleaf and slash pine seeds. *Forest Sciences*, 15, 275-276.
- Barroso, F.G., Martinez, T.F., Paz, T., Alados C.L., Escos, J., 2003. Relationship of *Periploca laevigata* (*Asclepiadaceae*) tannins to livestock herbivory. *Journal of Arid Environments* 53, 125-135.
- Bart, J., 1995. Acceptance criteria for using individual-based models to make management decisions. *Ecological Applications* 5, 411- 420.
- Baskin, C.C., Baskin, J.M., 1998. *Seeds: Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination*. Academic Press, San Diego.
- Bautista, S., Vallejo, R., 2002. Spatial variation of post-fire plant recovery in Aleppo pine forests. In 'Fire and Biological processes'. (Eds L. Trabaud and R. Prodon.) pp. 13-24. (Backhuys Publishers, Leiden.)
- Bell, R.H.V., 1982. The effect of soil nutrient availability on community structure in African ecosystems. In: Huntley, B.J., Walker, B.H. (Eds.), *Ecological Studies 42: Ecology of Tropical Savannas*. Springer, Berlin, pp. 193-216.
- Belsky, A.J., Amundson, R.G., Duxburg, J.M., Riha S.J., Ali, A.R., Mwonga, S.M., 1989. The effect of trees on their physical, chemical and biological environments in a semi-arid savanna in Kenya. *Journal of Applied Ecology* 26, 1005-1024.
- Belsky, A.J. 1990. Trees/grass ratios in East African savannas: a comparison of existing models. *Journal of Biogeography*, 17: 483-489.
- Belsky, A.J., 1994. Influence of trees on savanna productivity: test of shade, nutrients, and tree-grass competition. *Ecology* 75 (4), 922-932.
- Ben David-Novak, H., Schick, A.P., 1997. Response of *Acacia* tree populations on small alluvial fans to changes in the hydrological regime: Southern Negev Desert, Israel. *Catena*, 29, 341-351.
- Ben Said, S., 1985. Contribution à la connaissance des espèces arborescentes sahariennes: germination et croissance d'*Acacia raddiana* Savi. Thèse de Magister, Université Sciences et Technologies H. Boumediène, Algérie.
- Bernhard-Reversat, F., 1982. Biogeochemical cycles of nitrogen in a semi-arid savanna. *Oikos* 38, 321-332.
- Bertness, M.D., Callaway, R.M., 1994. Positive associations in communities. *Trends in Ecology and Evolution*, 9, 191-193.
- Bille, A., 1977. Etude de la production primaire nette d'un écosystème sahélien. Paris, ORSTOM, Trav. Doc., n° 65, 82p.
- Bitende, S.N., Ledin, I., 1996. Effect of doubling the amount of low quality grass hay offered and supplementation with *Acacia tortilis* fruits or *Sesbania sesban* leaves, on intake and digestibility by sheep in Tanzania. *Livest. Prod. Sci.*, 45, 39-48.
- Blondel, J., 2000. *Biogéographie: Approche écologique et évolutive*, Collection écologique, Masson.
- Bonvissuto, G.L., Busso, C.A., 2007. Germination of grasses and shrubs under various water stress and temperature conditions. *Int. J. Exp. Bot.*, 76, 119-131.
- Borchert, M.I., Davis, F.W., Michaelson, J., Oyler, L.D., 1989. Interactions of factors affecting seedling recruitment of blue oak (*Quercus douglasii*) in California. *Ecology* 70, 389-404.
- Boudy, P., 1950. *Economie forestière Nord Africaine Tome II. Monographie et traitement des essences forestières Fasc. I*. Edit. Larose, Paris, 505p.
- Brady, W.W., Stromberg, M.R., Aldon, E.F., Bonham, C.D., Henry, S.H., 1989. Response of a semidesert grasslands to 16 years of rest from grazing. *Journal of Range managements* 42, 248-289.
- Breen, C.M., Everson, C., Rogers, K., 1977. Ecological studies on *Sporobolus virginicus* (L.) Kunth with particular reference to salinity and inundation. *Hydrobiologia*, 54, 135-140.
- Breman, H., Kessler, J., 1995. *Woody plants in agro-ecosystems of semi-arid regions: With an emphasis on Sahelian countries*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg.
- Brenan, J.P.M., 1957. *Acacia tortilis* (Forssk.) Hayne. Notes on Mimosoideae. III. *kew Bulletin*, 4 :68-89.
- Brenan, J.P.M., 1983. *Manual on taxonomy of Acacia species. Present taxonomy of four species of Acacia (A. albida , A. senegal , A. nilotica, A. tortilis)*. Rome, FAO, 47 p.
- Brooker, R., Kikvidze, Z., 2008. Importance: an overlooked concept in plant interaction research. *Journal of Ecology*, 96, 703-708.

- Brooker, R., Kikvidze, Z., Pugnaire, F.I., Callaway, R.M., Choler, P., Lortie, C., Michalet, R., 2005. The importance of importance. *Oikos*, 109, 63–70.
- Brooker, R.W., Callaghan, T.V., 1998. The balance between positive and negative plant interactions and its relationship to environmental gradients: a model. *Oikos* 81 :196-207.
- Brooker, R.W., Travis, J.M.J., Clark E.J., Dytham C., 2007. Modelling species' range shifts in a changing climate: the impacts of biotic interactions, dispersal distance and the rate of climate change. *Journal of Theoretical Biology*, 245, 59-65.
- Brown, J.H., Heske, E.J., 1990. Control of a desert-grassland transition by a keystone rodent guild. *Science*, 250, 1705-1707.
- Bruner, A.G., Gullison, R.E., Rice, R.E., Da Fonseca, G.A.B., 2001. Effectiveness of parks in protecting tropical biodiversity. *Science* 291, 125-128.
- Bruno, J.F., Stachowicz J.J., Bertness, M.D., 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology and Evolution* 18, 119-125.
- Callaway, R.M., 1995. Positive interactions among plants. *Botanical Review*, 61, 306–349.
- Callaway, R.M., Brooker, R.W., Choler, P., Kikvidze, Z., Lortie, C.J., Michalet, R., Paolini, L., Pugnaire, F.I., Newingham, B., Aschehoug, E.T., Armas, C., Kikodze, D., Cook, B.J., 2002. Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature*, 417, 844–848.
- Callaway, R.M., DeLucia, E.H., Moore, D., Nowak, R., Schlesinger, W.H., 1996. Competition and facilitation: contrasting effects of *Artemisia tridentata* on desert vs. montane pines. *Ecology* 77, 2130-2141.
- Callaway, R.M., 2007. Positive Interactions and Interdependence in Plant Communities. Springer, Dordrecht.
- Callaway, R.M., Nadkarni, N.M., Mahall, R.E., 1991. Facilitation and interference of *Quercus douglasii* on understory productivity in central California. *Ecology* 72 (4), 1484-1499.
- Callaway, R.M., Pennings S.C., 2000. Facilitation may buffer competitive effects: indirect and diffuse interactions among salt marsh plants. *American Naturalist*, 156, 416-424.
- Callaway, R.M., Pugnaire, F.I., 1999. Facilitation in plant communities. In 'Handbook of functional plant ecology'. (Eds F.I. Pugnaire and F. Valladares.) (Marcel Dekker, New York, NY, US.)
- Callaway, R.M., Walker, L.R., 1997. Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* 78, 1958-1965.
- Canadell, J., Jackson, R.B., Ehleringer, J.R., Mooney, H.A., Sala, O.E., Schulze, E.D., 1996. Maximum rooting depth of vegetation types at the global scale. *Oecologia*, 108, 583-595.
- Cannell, M.G.R., Van Noordwijk, M., Ong, C.K., 1996. The central agroforestry hypothesis: the trees must acquire resources that the crop would not otherwise acquire. *Agroforestry Systems* 34, 27-31.
- Carrière, M., 1989. Les communautés végétales sahéliennes en Mauritanie (région de Kaédi): analyse de la reconstitution annuelle du couvert herbacé. Thèse Doct. Sc. Univ. Paris Sud (Orsay): 238p.
- Castro, J., Zamora, R., Hódar, J.A., Gomez, J.M., 2002. Use of shrubs as nurse plants: a new technique for reforestation in Mediterranean mountains. *Restoration Ecology*, 10, 297-305.
- Cavieres, L.A., Badano, E.I., Sierra-Almeida, A., Gomez-Gonzalez, S., Molina-Montenegro, M.A., 2006. Positive interactions between alpine plant species and the nurse cushion plant *Laretia acaulis* do not increase with elevation in the Andes of central Chile. *New Phytologist*, 169, 59–69.
- César, J., 1991. Les facteurs de production herbacée des savanes humides d'Afrique tropicale. IVème Congrès international des terres de parcours, Montpellier, France, 4p.
- Chaieb, M., 1989. Influences des réserves hydriques du sol sur le comportement comparé de quelques espèces végétales de la zone aride tunisienne, thèse, université des sciences et techniques du Languedoc, Montpellier, 292 p.
- Chaieb, M., Boukhris M., 1998. Flore des zones arides et sahariennes de Tunisie. ISBN 9973-757-49-1. 290p.
- Chaieb, M., Floret C., Le Floc'h E., Pontanier, R., 1991. Life history strategies and water resource allocation in five pasture species of the Tunisian arid zone. *Arid Soil Research and Rehabilitation* 6, 1-10.
- Chaieb, M., Henchi, B., Boukhris, M., 1996. Impact of clipping on root systems of 3 grasses species in Tunisia. *Journal of Range management* 49, 336-339.
- Charney, J.G., 1975. Dynamics of deserts and drought in the Sahel. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society*, 101: 193-202.
- Chaturvedi, O.P. & A.N. Jha, 1991. Studies on allelopathic potential of an important agroforestry species. *Forest Ecol. Manag.*, 53, 91-98.
- Chen, C.R., Condrón, L.M., Sinaj, S., Davis, M.R., Sherlock, R.R., Frossard, E., 2003. Effects of plant species on phosphorus availability in a range of grassland soils. *Plant and Soil* 256, 115-130.
- Chirino, E., Bonet, A., Bellot, J., Sanchez, J.R., 2006. Effects of 30-year-old Aleppo pine plantations on runoff, soil erosion, and plant diversity in a semi-arid landscape in south eastern Spain. *Catena* 65, 19-29.
- Chou, C.H., Lee, Y.F., 1991. Allelopathic dominance of *Miscanthus transmorrini sinensis* in alpine grassland community in Taiwan. *J. Chem. Ecol.*, 17, 2267-2281.

- Chuang, M.A., Zhang, W.H., Cheng, L.X., 2003. Effects of Iso-osmotic Potential Salt and Water Stress on the Seed Germination of *Periploca sepium*. *Bull. Bot. Res.*, 28, 465-470.
- Clements, F.E., 1916. Plant succession: an analysis of the development of vegetation. Carnegie Institute, Washington, DC, US.
- Coder Kim, D., 1999. Potential allelopathy in different tree species. University of Georgia Daniel B. Warnell School of Forest Resources Extension publication FOR99-003. Pp. 5.
- Coe, M., Coe, C., 1987. Large herbivores, *Acacia* trees and bruchid beetles. *S. Afr. J. Sci.* 83, 624-635.
- Côme, D., 1970. Germination et dormances des semences. In Le développement des végétaux. Aspects théoriques et synthétiques. H. Le Guyader (ed.), Masson, Paris, 119-132.
- Coquillard, P., 1982. Approche phytoécologique d'une enclave saharienne au Maroc oriental: le tafilalet. Thèse de doctorat, Université de Nice.
- Corcket, E., Liancourt, P., Callaway, R.M., Michalet, R., 2003. The relative importance of competition for two dominant grass species as affected by environmental manipulations in the field. *Ecoscience*, 10, 186-194.
- Corcket, E., 2001. Approche expérimentale de la compétition entre graminées dominantes et de l'herbivorie par les Orthoptères dans une pelouse sèche collinéenne. Thèse, Université Joseph Fourier, Grenoble.
- Cornet, A., 1998. Désertification: réflexions préliminaires sur le rôle et les priorités de la recherche. *Aménagement et nature*, 129, 13-18.
- Cornet, A., 2000. La Désertification: un problème d'environnement, un problème de développement. Conférence invitée, La Londe Les Maures, France.
- Cortina, J., Maestre, F.T., 2005. Plant effects on soils in drylands. Implications for community dynamics and dryland restoration. In 'Tree Species Effects on Soils: Implications for Global Change'. pp. 85-118. (Eds D. Binkley and O. Menyailo. (NATO Science Series, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.)
- Coughenour, J.B., Delting, J.K., Bambers, I.E., Mugambi, M.M., 1990. Production and nitrogen responses of the African dwarf shrub *Indigofera spinosa* to defoliation and water limitation. *Oecologia*, 83 : 546-552.
- Coughenour, M.B., Delting, J.K., 1986. *Acacia tortilis* seed germination responses to water potential and nutrients. *African Journal Ecology* 24, 203-205.
- Craine, J.M., 2005. Reconciling plant strategy theories of Grime and Tilman. *Journal of Ecology*, 93, 1041-1052.
- Crawford, P.R., Purvis, M.J., 1986. The Agricultural Sector of Morocco: A Description. USAID, Rabat, Morocco. *Cyanobacteria. Ecology* 70, 229-245.
- Danthu, P., Ickowicz, A., Friot, D., Manga, D., Sarr, A., 1996. Effet du passage par le tractus digestif des ruminants domestiques sur la germination des graines de légumineuses ligneuses des zones tropicales sèches. *Revue d'Elevage et de Médecine Vétérinaire des Pays tropicaux* 49, 235-242.
- Danthu, P., Ndongo, M., Diaou, M., Thiam, O., Sarr, A., Dedhiou B., Ould Mohamed Vall, A., 2003. Impact of bush fire on germination of some West African acacias. *Forest Ecology and Management*, 173, 1-10.
- David, J.E., Venessa, N.L.W., 2005. Clumped and isolated trees influence soil nutrient levels in an Australian temperate box woodland. *Plant Soil* 270 (1), 331-342.
- Davis, M.A., Wrage, K.J., Reich, P.B., 1998. Competition between tree seedlings and herbaceous vegetation: support for a theory of resource supply and demand. *Journal of Ecology*, 86, 652-661.
- De Luis, M., Raventos, J., Cortina, J. Moro, M.J., Bellot, J., 1998. Assessing components of a competition index to predict growth in an even-aged *Pinus nigra* stand. *New Forest*. 15, 223-242.
- De Ridder, C.H., Jarvel, L.C., Hobson, F.O., 1996. Using the dry-weight rank method to determine the effect of *Acacia karro* density on herbaceous species composition by weight. Congress 31 abstracts, Grassland Society of Southern Africa, Pietermaritzburg.
- Dean, W.R.J., Milton, S.J., Jeltsch, F., 1999. Large trees, fertile islands and birds in arid savanna. *Journal of Arid Environments* 4, 61-78.
- Deans, J.D., Diagne, O., Nizinski, J., Lindley, D.K., Seck, M., Ingleby, K., Munro, R.C., 2003. Comparative growth, biomass production, nutrient use and soil amelioration by nitrogen fixing tree species in semi-arid Senegal. *Forest Ecology and Management* 176, 253-264.
- Demel, T., 1996. Germination ecology of twelve indigenous and eight exotic multipurpose leguminous species from Ethiopia. *Forest Ecol. Manag.*, 80, 209-223.
- Derbel, S., Noumi, Z., Anton, K.W., Chaieb, M., 2007. Life cycle of the coleoptera *Bruchidius raddianae* and the seed predation of the *Acacia tortilis* subsp. *raddiana* in Tunisia. *CR Biol.*, 330, 49-54.
- Di Castri, F., Younès, T., 1990. Ecosystem function of diversity. Biol. International Issue 22, IUBS, Paris, France.
- Diaz Barradas, M.C., Zunzunegui, M., Tirado, R., Ain-Lhout, F., Garcia Novo, F., 1999. Plant functional types and ecosystems function in a Mediterranean shrubland. *Journal of Vegetation Science* 10, 709-716.
- Diouf, M., 1996. Etude du fonctionnement hydrique et des réponses à l'aridité des ligneux sahéliens. Cas de *Acacia tortilis* (Forssk.) Hayne subsp. *raddiana* (Savi) Brenan en zone soudano-sahélienne du Sénégal. Thèse de Doctorat, Université C.A. Diop, 172 p.

- Diouf, M., Neyra, M. Grouzis, M., 2003. Phénologie de la nodulation d'*Acacia raddiana* en milieu naturel. In: Grouzis, M., Le Floch, E., (Eds.), Un arbre au désert, *Acacia raddiana*. IRD Editions, 103-118.
- Dirik, H., 2000. Effet du stress hydrique osmotique sur la germination des graines chez les provenances de Cèdre du Liban (*Cedrus libani* A. Rich.) d'origine Turque. *Annals of Forest Science*, 57, 361-367.
- Djavanshir, K., Reid, C.C.P., 1975. Effect of moisture stress on germination and radicle development of *Pinus eldarica* Medw. and *Pinus ponderosa* Laws. *Can. J. For. Res.*, 5, 80-83.
- Dube, J.S., Reed, J.D., Ndlovu, L.R., 2001. Proanthocyanidins and other phenolics in *Acacia* leaves of Southern Africa. *Anim. Feed Sci. Tech.*, 91, 59-67.
- Dunning, J.B., Steward, D.J., Danielson, B.J., Noon, B.R., Root, T.L., Lamberson, R.H., Stevens, E.E., 1995. Spatially-explicit population models: current forms and future uses. *Ecological Applications* 5, 3-11.
- El Nrabi, K. 1989. Contribution à l'étude de régénération de *Stipa tenacissima* L. stock du sol en semences et survie des plantules selon les microsites. Mémoire de 3^è cycle, Ecole Nationale d'Agriculture de Meknès. 167p.
- Emberger, L., 1954. Une classification biogéographique des climats. Faculté des Sciences, Service botanique. *Revue des travaux de Laboratoire de Botanique et de Zoologie* 7, 3-43. Montpellier.
- Ernst, W.H.O., Decelle, J.E., Tolsma, D.J., 1989. Predation of seeds of *Acacia tortilis* by insects. *Oikos*, 54, 294-301.
- Esechie, H.A., 1993. Interaction of salinity and temperature on the germination of alfalfa. *Agronomie*, 13, 301-306.
- Evans, C., Etherington, J.R., 1990. The effect of soil water potential on seed germination of some British plants. *New Phytologist*, 115, 539-548.
- Fabre, J.P., 1979. Evaluation of *Acacia* biomass. Project FAO. TF 11, 25p. Libya.
- Felker, P., Bandurski, R.S., 1979. Uses and potential uses of leguminous trees for minimal energy input agriculture. *Econ. Bot.*, 33, 172-184.
- Felker, P., Clark, P.R., 1982. Position of mesquite (*Prosopis* subsp.) nodulation and nitrogen fixation (acetylene reduction) in 3-m long phraetophytically simulated soil columns. *Plant Soil* 64 (3), 297 - 305.
- Fensham, R.J., Low Choy, S.J., Fairfax, R.J., Cavallaro, P.C. 2003. Modelling trends in woody vegetation structure in semi-arid Australia as determined from areal photography. *Journal of Environmental Management* 68, 421-436.
- Ferchichi, A., 1997. Contribution à l'étude caryologique, caryosystématique, morphobiologique et écologique de la flore de la Tunisie présaharienne. Thèse Doct. Fac. Sci. Tunis, 214p.
- Ferchichi, A., 1995. Caractérisation morpho-biologique et écologique d'une espèce pastorale de la Tunisie présaharienne (*Periploca angustifolia* Labill.) = Implications pour l'amélioration pastorale. Opt. Méd. Pp 113-116.
- Ferchichi, A., 1996. Etude climatique en Tunisie présaharienne. *MEDIT*, 3, 45-53 .
- Ferchichi, A., 2004. La gestion et le ménagement des parcours en milieux arides: des systèmes locaux de connaissance et de modélisation mathématique. *Option Méditerranéennes*, 62, 381-393.
- Ferguson, D.E., 1991. Allelopathic potential of western cone flower *Rudbeckia occidentalis*. *Can. J. Bot.*, 69, 2806-2808.
- Floret, C., 1981. Effects of protection on steppe vegetation in the mediterranean arid zone of southern Tunisia. *Vegetatio*, 46, 117-129.
- Floret, C., Pontanier, R., 1982. L'aridité en Tunisie présaharienne. Climat, sol, végétation et aménagement. *Travaux et documents de l'ORSTOM* 150, Paris, 544p.
- Floret, P., Le Floch E., Pontanier R., Romane, F., 1978. Modèle écologique régional en vue de la planification et de l'aménagement agro-pastoral des régions arides. Application à la région de Zougrata. Institut des Régions Arides – Médenine, Dir. Ress. Eau et Sols Tunis, CEPE/CNRS Montpellier et ORSTOM – Paris, 74 p.
- Floret, P., Mtimet, A., Pontanier, R., 1989. Régime hydrique et sensibilité à l'érosion de systèmes écologiques de la zone aride (Tunisie). *Cahier ORSTOM*, série Pédologie, XXV, 53-69.
- Forey, E., Touzard, B., Michalet, R., 2010. Does disturbance drive the collapse of biotic interactions at the severe end of a diversity-biomass gradient? *Plant Ecology*, 206, 287-295.
- Fournier A., Planchon, O., 1998. Link of vegetation with soil at a few metre-scale: herbaceous floristic composition and infiltrability in a Sudanian fallow-land. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology*, 19: 215-226.
- Franco, A.C., Nobel, P.S., 1989. Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. *Journal of Ecology* 77, 870-886.
- Franco-Pizana, J., Fulbright, T.E., Gardiner, D.T., 1995. Spatial relations between shrubs and *Prosopis glandulosa* canopies. *Journal of Vegetation Science* 6, 73-78.
- Franco-Pizana, J., Fulbright, T.E., Gardiner, D.T., Tipton, A.R., 1996. Shrub emergence and seedling growth in microenvironments created by *Prosopis glandulosa*. *Journal of Vegetation Science* 7, 257-264.

- Friedel, M.H., 1994. How spatial and temporal scale affect the perception of change in rangelands. *Rangeland* 16, 16-25.
- Friedman, J., 1987. Allelopathy in desert ecosystems. In 'Allelochemicals: Role in Agriculture and Forestry' (Eds G.R. Waller.) (A. C. S. Symposium Series 330. American Chemical Society, Washington, DC.)
- Gardner, R.H., Hargrove, W.W., Turner, M.G., Romme, W.H., 1996. Climate change, disturbances and landscape dynamics. In: Walker B.H. & Steffen W.L. (Eds), *Global Change and Terrestrial Ecosystems*. Cambridge University Press, Cambridge, MA, USA, pp. 149-172.
- Gasque, M., García-Fayos, P., 2004. Interaction between *Stipa tenacissima* and *Pinus halepensis*: consequences for reforestation and the dynamics of grass steppes in semi-arid Mediterranean areas. *Forest Ecology and Management*, 189, 251-261.
- Gedda, A.E., 2003. Rangeland evaluation in relation to pastoralist's perceptions in the Middle Awash Valley of Ethiopia. Ph.D. Thesis, University of the Free State, Bloemfontein, South Africa, 297pp.
- Georgiadis, N.J., 1989. Microhabitat variation in an African savanna: effects of woody cover and herbivores in Kenya. *Journal of Tropical Ecology* 5, 93-108.
- Gibson, N., Kirkpatrick, J.B., 1989. Effects of the cessation of grazing on the grasslands and grassy woodlands of the Central Plateau, Tasmania. *Australian Journal of Botany* 37, 55-63.
- Gilad, E., von Hardenberg, J., Provenzale, A., Shachak, M., Meron, E., 2007. A mathematical model of plants as ecosystem engineers. *Journal of Theoretical Biology* 244, 680-691.
- Gillet, H., 1981. Girafe et *Acacia*. Une heureuse association. *Le courrier de la Nature*, 71, 15-21.
- Goldberg, D.E., Barton, A.M., 1992. Patterns and consequences of interspecific competition in natural communities: a review of field experiments with plants. *American Naturalist*, 139, 771-801.
- Gómez-Aparicio, L., 2009. The role of plant interactions in the restoration of degraded ecosystems: a meta-analysis across life-forms and ecosystems. *Journal of Ecology* 97, 1202-1214.
- Gómez-Aparicio, L., Zamora, R., Gómez, J.M., Hódar, J.A., Castro, J., Baraza, E., 2004. Applying plant positive interactions to reforestation of Mediterranean mountains: a meta-analysis of the use of shrubs as nurse plants. *Ecological Applications*, 14, 1128-1138.
- Gonzalez, L., X.C. Souto & M.J. Reigosa, 1995.- Allelopathic effects of *Acacia melanoxylon* R.Br. phylloids during their decomposition. *Forest Ecol. Manag.*, 77, 53-63.
- Gough L., Grace J.B., 1998. Herbivore effects on plant species density at varying productivity levels. *Ecology*, 79, 1586-1594.
- Graham, S., Wilson, B.R., Reid, N., Jones, H., 2004. Scattered paddock trees, litter chemistry, and surface soil properties in pastures of the New England Tablelands, New South Wales. *Australian Journal of Soil Research* 42, 905-912.
- Greenlee, J.T., Callaway, R.M., 1996. Abiotic stress and the relative importance of interference and facilitation in montane bunchgrass communities in Western Montana. *The American Naturalist* 148, 386-396.
- Greuter, W., Burdet, H.M., Long G., 1984. Med-Checklist: a critical inventory of vascular plants of the circum-Mediterranean countries (Vol. I, 430p; Vol. III, 542 p ; & Vol. IV 586p) Conservatoire et Jardin botaniques, Ville de Genève, Geneva, Switzerland.
- Grime, J.P., 1974. Vegetation classification by reference to strategy. *Nature* 250:26-30.
- Grime, J.P., 1979. *Plant Strategies and Vegetation Processes*. Wiley, Chichester, UK.
- Grime, J.P., 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*, 86, 902-910.
- Gross, N., Le Bagousse, P.Y., Liancourt, P., Urcelay, C., Catherine, R., Lavorel, S., 2010. Trait-mediated effect of arbuscular mycorrhiza on the competitive effect and response of a monopolistic species. *Functional Ecology* (in press).
- Gross, N., Robson, T.M., Lavorel, S., Albert, C., Le Bagousse-Pinguet, Y. & Guillemin, R., 2008. Plant response traits mediate the effects of subalpine grasslands on soil moisture. *New Phytologist*, 180, 652-662.
- Grouzis, M., Sicot, M., 1980. A method for phenological study of Browse population in the Sahel : the influence of some ecological factors. In le Houérou H.N. (Eds) *Browse in Africa*, Adis-Abeba, ILCA : 233-240.
- Grouzis, M., Albergel, J., 1986. Du risque climatique à la contrainte écologique: incidence de la sécheresse sur les productions végétales et le milieu au Burkina Faso. In: Elden, M., Milleville, P. (Eds.), *Le risque en Agriculture*. Coll. A Travers Champs, ORSTOM, Paris, pp. 243-254.
- Grouzis, M., 1988. Structure, productivité et dynamique des systèmes écologiques sahéliens (Mare d'Oursi, Burkina Faso). Paris, ORSTOM, Coll. Etudes et Thèses, 336p.
- Grouzis, M., 1991. Réhabilitation des terres dégradées au nord et au sud du Sahara. Utilisation des légumineuses pérennes et des micro-organismes associés pour l'établissement des formations pluristrates. Contrat Union européenne STD3, TS3*TT92-0047, Dakar, ORSTOM, 80 p.
- Grouzis, M., 1992. Germination et établissement des plantes annuelles sahéliennes. In : *L'aridité, une contrainte au développement*. Editions ORSTOM, Paris, 267-282.

- Grouzis, M., Akpo, L.E., 1993. Tree and grass interactions in Sahelian zone (Ferlo, Senegal). International Conference on Desert Development, Mexico City, July 25-30, 20p.
- Grouzis, M., Akpo, L.E., 1997. Influence of tree cover of herbaceous above-and below-ground phytomass in the Sahelian zone of Senegal. *Journal of Arid Environments*, 35, 285-296.
- Gueye, M., Ndoye, I., 2003. Le potentiel fixateur d'azote d'*Acacia raddiana* comparé à celui d' *Acacia senegal*, *Acacia seyal* et *Faidherbia albia*. In: Grouzis, M., Le Floch, E., (Eds.), Un arbre au désert, *Acacia raddiana*. IRD Editions, 201-227.
- Guinet, P., Vassal, J., 1978. Hypothesis on the differentiation of the major groups in the genus *Acacia* (Leguminosae). *Kew Bulletin* 32(3): 509B527.
- Gulzar, S., Khan, M.A., 2001. Seed germination of a halophytic grass *Aeluropus lagopoides*. *Annals of Botany*, 87, 319-324.
- Gupta, J.P., Aggarwal, R.K., Raiky, N.P., 1981. Soil erosion by wind from bare sandy plain in western Rajasthan. *Indian Journal of Arid Environments*, 4, 15-20.
- Gutman M, Seligman N.G, 1979. Grazing Management of Mediterranean Foot-hill Range in the Upper Jordan River Valley. *Journal of Range Management*, 32(2), 86-92.
- Gutman M., 1978. Primary production of transitional Mediterranean steppe. In Proc.7th/ntn Rangeland Congr., Denver, CO., USA, pp. 225-228.
- Gutterman, Y., 2002. Survival strategies of annual desert plants: Adaptation of desert organism. Berlin, Heidelberg, New York, Springer, 348pp.
- Hadar, L., Noy-Meir, I., Perevolotsky, A., 1999. The effect of shrub clearing and grazing on the composition of a Mediterranean plant community: functional groups versus species, *Journal of Vegetation Science* 10, 673-682.
- Hagos, M.G., Smit, G.N., 2005. Soil enrichment by *Acacia mellifera* subsp. *detinens* on nutrient poor sandy soil in a semi-arid southern Africa savanna. *Journal of Arid Environments* 61, 47-59.
- Halevy, G., 1974. Effets of gazelles and seed beetles (*Bruchidae*) on germination and establishment of *Acacia* species. *Israel Journal of Botany* 23, 120-126.
- Halevy, G., Orshan, C., 1972. Ecological studies of *Acacia raddiana*, *Acacia tortilis* and *Acacia gerardii* ssp. *negavensis*. *Israel Journal of Botany* 21, 197-208.
- Hanafi, A., Jauffret, S., 2008. Are long term vegetation dynamics useful in monitoring and assessing desertification processes in the arid steppe, southern Tunisia. *Journal of Arid Environments*, 72, 557-572.
- Haro, G.O., Oba, G., 1993. Dynamics of *Acacia tortilis* litter in the Turkwel River floodplain woodlands, Kenya, *African Journal of Ecology* 31, 200 – 209.
- Hassan, H.M., Hutchinson, C., 1992. Natural Resource and Environmental Information for Decision Making. The World Bank, New York.
- Hatton, J.C., Smart, N.O.E., 1984. The effect of long-term exclusion of large herbivores on soil nutrient status in Murchison Falls National Park, Uganda. *African Journal of Ecology* 22, 23-30.
- Hedges, L.V., Gurevitch, J., Curtis, P.S., 1999, The meta-analysis of response ratios in experimental ecology. *Ecology* 80, 1150-1156.
- Herrera, C.M., 1985. Determinants of plant-animal coevolution: the case of mutualistic dispersal of seeds by vertebrates. *Oikos*, 44, 132-141.
- Hoffmann, M.T., Cowling, R.M., Douie, C., Pierce, S.M., 1989. Seed predation and germination of *Acacia erioloba* in the Kuiseb River Valley, Namib Desert. *South Afr. J. Bot.*, 5, 103-106.
- Hogberg, P., 1986. Nitrogen-fixation and nutrient relations in savanna woodland trees (Tanzania). *Journal of Applied Ecology* 23, 675-688.
- Hogberg, P., Kvarnstrom, M., 1982. Nitrogen fixation by the woody legume *Leucaena leucocephala* in Tanzania. *Plant and Soil* 66, 21-28.
- Holmgren, M., Scheffer, M., Huston, M.A., 1997. The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology*, 78: 1966-1975.
- Horton, J.L., Hart, S.C., 1998. Hydraulic lift: a potentially important ecosystem process. *Trends in Ecology & Evolution*, 13: 232-235.
- Hubbell, S.P., Foster, R.B., O'Brien, S.T., Harms, K.E., Condit, R., Wechsler, B., Wright, S. J., de Lao, S.L., 1999. Light cap-disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a neotropical forest. *Science* 283, 544-557.
- Hughes, L., 2003. Climate change and Australia: Trends, projections and impacts. *Austral Ecology* 28 (4), 423-443.
- Hunter A., Aarssen L., 1988. Plants helping plants. *BioScience*, 38, 34-40.
- Igboanugo, A.B.I., 1988. Effect of some *Eucalyptus* on yield of *Vigna unguiculata* L. Walp., *Zea mays* L. and *Sorghum bicolor* L. *Agr. Ecosyst. Environ.*, 24, 453-458.

- Inderjit, Duke, S.O., 2003. Ecophysiological aspects of allelopathy. *Planta* 217, 529-539.
- Issoufou M., Ouled Belgacem A., Ferchichi A., Tarhouni M. & Ferjani E. (2004b) Fencing grazing land and GIS, tools for the rangeland long-term management: the observatory of Haddej-Bouhedma case study. *Revue des régions arides* N° ISSN0330-7956, 605-610.
- Jackson, M.L., 1958. Soil Chemical Analysis. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, NJ.
- Janzen, D.H., 1969. Seed-eaters versus seed size, number, toxicity and dispersal. *Evolution*, 23, 1-27.
- Jauffret, S., 2001. Validation et comparaison de divers indicateurs des changements à long terme dans les écosystèmes méditerranéens arides: application au suivi de la désertification dans le sud tunisien. Thèse de Doctorat, Université de droit, d'économie et des sciences d'Aix-Marseille, 360 pages
- Jauffret, S., Lavorel, S., 2003. Are plant functional types relevant to describe degradation in arid, southern Tunisian steppes? *Journal of Vegetation Science* 14, 399-408.
- Jauffret, S., Visser, M., 2003. Assigning life history traits to plant species to better qualify arid land degradation in Presaharian Tunisia. *Journal of Arid Environments*, 55, 1-28.
- Jayakumar, M., Manikandan, M., 2005. Allelopathic potential of *Acacia leucopholea* groundnut and sorghum. Fourth World Congress on Allelopathy. Charles Sturt University, Wagga Wagga, NSW, Australia.
- Jeddi, K., Chaieb, M., 2008. The effect of *Stipa tenacissima* tussocks on some soil surface properties under arid bioclimate in the southern Tunisia. *Acta Botanica Gallica* (in press).
- Jeddi, K., Cortina, J., Chaieb, M., 2010. *Acacia salicina*, *Pinus halepensis* and *Eucalyptus occidentalis* improve soil surface conditions in southern Tunisia. *Journal of Arid Environments* 31, 153-170.
- Joffre, R., Rambal, S., 1993, How trees cover influences the water balance of Mediterranean rangelands. *Ecology*, 74, 570-582.
- Joffre, R., Vacher, J., De Los Lianos, C., Long, G., 1988. The dehesa: an agrosilvopastoral system of the Mediterranean region with special reference to the Sierra Morena of Spain. *Agroforestry Systems* 6, 71-96.
- Jones, C.G., Lawton, J.H., Shachak, M., 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos*, 69, 373-386.
- Jordan, C.L. & M.R. Haferkamp, 1989. Temperature responses and calculated heat units for germination of several range grasses and shrubs. *J. Range Manage.*, 42, 41-45.
- Kassas, M., 1970. Desertification versus potential for recovery in circumsaharan territories, *In: Dregyne, H.* (ed.), *Arid Lands in Transition*, 13: 123-42. American Association for Advancement of Science, Washington D.C
- Katembe, W.J., I.A. Ungar & J. Mitchell, 1998. Effect of salinity on germination and seedling growth of two *Atriplex* species (*Chenopodiaceae*). *Annals of Botany*, 82, 167-175.
- Keane R.E., Finney, M.A. 2003. The simulation design for modeling landscape fire, climate, ecosystem dynamics. *In: Swetnam, T.W. Fire and Climatic Change in Temperate Ecosystems of the Western Americas.* Springer Verlag, New York, USA, pp. 32-68.
- Keane, R.E., Parsons, R., Hessburg, P. 2002. Estimating historical range and variation of landscape patch dynamics: limitations of the simulation approach. *Ecological Modeling* 151, 29-49.
- Kéfi, S., Alados, C.L., Chaves, R.C.G., Pueyo, Y., Rietkerk, M., 2010. Is the patch size distribution of vegetation a suitable indicator of desertification processes?: Comment. *Ecology* (in press).
- Kellman, M., 1979. Soil enrichment by neo-tropical savanna trees. *Journal of Ecology*, 67: 565-577.
- Kennard, D.G., Walker, B.H., 1973. Relationship between tree canopy cover and *Panicum maximum* in the vicinity of Fort Victoria. *Rhodesia Journal of Agricultural Research* 11, 145-153.
- Kenneni, L., Van Der Maarel, E., 1990. Population ecology of *Acacia tortilis* in the semi-arid region of the Sudan. *Journal of Vegetation Sciences* 1, 419-424.
- Kessler, J.J., Breman, H. 1991. The potential of agroforestry to increase primary production in the Sahelian and Sudanian zones of West Africa. *Agroforestry Systems* , 13, 41-62.
- Khajeh-Hosseini, M., A.A. Powell & I.J. Bingham, 2003.- The interaction between salinity stress and seed vigour during germination of soybean seeds. *Seeds Sciences Technology*, 31, 715-725.
- Khalique, A., Sheikh, M.I., 1985. Windbreak studies in Pakistan. *In: Report Manuscript on Seminar Int. on Shelterbelt in Tunis*, pp. 130-148, Tunisie. IDRC – MR 115 e.f.
- Khan, M., Ungar, I.A., 2001. Alleviation of salinity stress and the response to temperature in two seed morphs of *Halopyrum mucronatum* (*Poaceae*). *Australian Journal of Botany*, 49, 777-783.
- Khan, M.A., B. Gul & D.J. Weber, 2001. Seed germination characteristics of *Halogeton glomeratus*. *Canadian Journal of Botany*, 79, 1189-1194.
- Kidd, C.V., Pimentel, D., 1992. Integrated resource management. *In: Agroforestry for Development.* Academic Press, San Diego, USA, 233p.
- Kil, B.S., Yun, K.W., 1992. Allelopathic effects of water extracts of *Artemisia princeps* var. *orientalis* on selected plant species. *J. Chem. Ecol.*, 18, 39-51.
- Knipe, O.D., 1968. Effects of moisture stress on germination of alkali sacaton, galleta, and blue grama. *J. Range Manage.*, 21, 3-4.

- Knoop, W.T., Walker, B.H., 1985. Interactions of woody and herbaceous vegetation in a southern African savanna. *Journal of Ecology* 73, 235-253.
- Kooten, C., Shaikh, S.L., Suchanek, P., 2002. Mitigating climate change by planting trees: the transaction costs trap. *Land Economics* 78, 559-572.
- Lamprey, H.F., 1981. IPAL woodland ecology program: summarized account, IPAL Technical Report No. A-5, 280-318. Unesco, Nairobi.
- Lamprey, H.F., Halevy, G., Makacha, S., 1974. Interactions between Acacia, bruchid seed beetles and large herbivores. *East African Wildlife Journal* 12, 81-85.
- Larcher, W., 2000. Temperature stress and survival ability of Mediterranean sclerophyllous plants. *Plant Biosystems* 134, 279-295.
- Larwanou, M., Saadou, M., 2004. Biodiversity of ligneous species in semi-arid to arid zones of southwestern Niger according to anthropogenic and natural factors. *Agriculture, Ecosystems and Environments* 105, 267-271.
- Lavauden, L., 1927a. Les forêts du Sahara. *Revue Eaux et Forêts*, 65 (6), 265-277.
- Lavauden, L., 1927b. Les forêts du Sahara. *Revue Eaux et Forêts*, 65 (7), 329-341.
- Lavauden, L., 1927c. Les forêts du Sahara. *Revue Eaux Tunisiennes*, 33 (168), 68-94.
- Le Floc'h, E., 1993. Biodiversité et gestion des ressources pastorales. CEFÉ/CNRS. Montpellier, France, 248p.
- Le Floc'h, E., Floret, C., 1972. Désertification, dégradation et régénération de la végétation pastorale dans la Tunisie Présaharienne.
- Le Floc'h, E., Neffati, M., Chaieb, M., Floret, C., Pontanier, R., 1999. Rehabilitation Experiment at Menzel Habib, Southern Tunisia. *Arid Soil Research and Rehabilitation*, 13, 357-368.
- Le Floc'h, E., Neffati, M., Chaieb, M., Pontanier, R., 1995. Un essai de réhabilitation en zone aride. Le cas de Menzel Habib (Tunisie), pp. 139-160, in R. Pontanier, (eds.), *L'Homme peut-il refaire ce qu'il a défait?* John Libbey Eurotext, Paris.
- Le Houérou H.N., 1959. Recherches écologiques et floristiques sur la végétation de la Tunisie méridionale. Seconde Partie : La flore. Université d'Alger, Institut de recherches sahariennes. 281p.
- Le Houérou H.N., 1969. La végétation de la Tunisie steppique. *Ann. INRAT Tunis* 42, 624p. + annexes et carte au 1/500 000 en couleurs.
- Le Houérou H.N., 1992. Relations entre variabilité des précipitations et celle des productions primaire et secondaire en zone aride. L'aridité, une contrainte au développement. Editions ORSTOM, Paris, 197-220.
- Le Houérou H.N., 1995. Bioclimatologie et biogéographie des steppes arides du Nord de l'Afrique. Diversité biologique, développement durable et désertisation. *CIHEAM Options Méditerranéennes*, Montpellier, France, 396p.
- Le Houérou, H.N., 1980a. Browse in northern Africa. In: Le Houérou (Editor), *Browse in Africa*, ILCA, Addis Abeba, pp. 55-82.
- Le Houérou, H.N., 1980b. The role of browse in the Sahelian and Sudanian zones. In: Le Houérou (Editor), *Browse in Africa*, ILCA, Addis Abeba, pp. 83-100.
- Le Houérou, H.N., 1981. Long term dynamic in mid-land vegetation and ecosystem of North Africa. IBP. Synthesis, Cambridge Univ. PRESS. Goodall, Evneri and Nory Meir, eds: 357-384.
- Le Houérou, H.N., 1984. Rain use efficiency: a unifying concept in arid-land ecology, *Journal of Arid Environments* 7, 213-247.
- Le Houérou, H.N., 1992. Relations entre variabilité des précipitations et celle des productions primaire et secondaire en zone aride. L'aridité, une contrainte au développement. Editions ORSTOM, Paris, 197-220.
- Le Houérou, H.N., 1993. « Environmental aspects of fodder trees and shrubs plantation in the mediterranean basin ». In Papanastasis V., eds. : *Fodder trees and shrubs in the Mediterranean Production Systems: objectives and expected results of the EC research contract*, Brussels, Commission of the European Communities, EUR 14459, v-205, 11-34 .
- Le Houérou, H.N., 1995. Considérations biogéographiques sur les steppes arides du nord de l'Afrique. *Sécheresse*, 6, 167-182.
- Le Houérou, H.N., 2001. Biogeography of the arid steppeland north of the Sahara. *Journal of Arid Environments*, 48, 103-128.
- Le Houérou, H.N., Gillet, H., 1986. Conservation versus desertification in African Arid lands. In: M.E. Soule, (eds.), *Conservation Biology: the Science of Scarcity and Diversity*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, pp. 1-20. ISBN: 0-8789-3795-1.
- Le Houérou, H.N., Le Floc'h E., 1995. Flore et dynamique à long terme de la végétation en Tunisie centrale et méridionale. In *Essai de synthèse sur la végétation et la phyto-écologie tunisiennes*, Programme Flore et végétation tunisiennes, Volumes 5 et 6, 355-388.
- Le Houérou, H.N., Pontanier, R., 1987. Les plantations sylvo-pastorales dans la zone aride de Tunisie. Notes techniques, MAB 18. UNESCO, Paris, 81 p.

- Le Houérou, H.N., Popov, G.F., 1981. An ecoclimatic classification of intertropical Africa. Rome, FAO, Plant Production and Protection Paper, n° 31, 40p.
- Lefebvre, H., 1889. Exposition Universelle de 1889. Notice sur les Forêts de Tunisie et catalogue raisonné des collections exposées par le service des forêts. Tunis, Direction des Forêts, Imprimerie Française B. Borrel, 230 p.
- Liancourt, P., Callaway, R.M., Michalet, R., 2005. Stress tolerance and competitive-response ability determine the outcome of biotic interactions. *Ecology*, 86, 1611-1618.
- Linsdstrom, M.J., Papendick, R.I., Koehler, F.E., 1976. A model to predict winter wheat emergence as affected by soil temperature, water potential, and seed depth of planting. *Agronomy Journal*, 68, 137-141.
- Lloret, F., Medail, F., Brundu, G., Camarda, I., Moragues, E., Rita, J., Lambdon, P., Hulme, P.E., 2005. Species attributes and a invasion success by alien plants on Mediterranean islands. *Journal of Ecology* 93, 512-520.
- Long, R., 1954. Contribution à l'étude de la végétation de la Tunisie centrale. Annales de service botanique et agronomique de Tunisie 27 (1), 308 p.
- Lortie, C.J., Callaway, R.M., 2006. Re-analysis of meta-analysis: support for the stress-gradient hypothesis. *Journal of Ecology*, 94, 7-16
- Lubchenco J., Olson A.M., Brutaker L.B., Carpenter S.R., Holland M.M., Hubell S.P., Levin S.A., Macmahon J.A., Matson P.A., Melillo J.M., Mooney H.A., Peterson J.H., Pulliam H.R., Real L.A., Regal P.J. & Risser P.G. (1991) The sustainable biosphere initiative: an ecological research agenda. *Ecology*, 72, 371-412.
- Ludwig, F., Dawson, T.E., Prins, H.H.T., Berendse F., De Kroon, H., 2004. Below-ground competition between trees and grasses may overwhelm the facilitative effects of hydraulic lift. *Ecology Letters* 7, 623-631.
- Luoga, E.J., Wilkowski, E.T.F., Balkwill, K., 2004. Regeneration by coppicing (resprouting) of miombo (African savanna) trees in relation to land use. *Forest Ecology and Management* 189, 23-35.
- Mac Arthur, R.H., Wilson, E.O., 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Maestre, F.T., Bautista, S., Cortina, J., 2003. Positive, negative, and net effects in grass-shrubs interactions in Mediterranean semiarid grasslands. *Ecology*, 84, 3186-3187.
- Maestre, F.T., Bautista, S., Cortina, J., Bellot, J., 2001. Potential of using facilitation by grasses to establish shrubs on a semiarid degraded steppe. *Ecological Applications*, 11, 1641-1655.
- Maestre, F.T., Callaway, R.M., Valladares, F., Lortie, C.J., 2009. Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. *Journal of Ecology*, 97, 199-205.
- Maestre, F.T., Cortina, J., 2004. Insights into ecosystem composition and function in a sequence of degraded semiarid steppes. *Restoration Ecology*, 12, 494-502.
- Maestre, F.T., Cortina, J., Bautista, S., Bellot, J., 2003. Does *Pinus halepensis* facilitate the establishment of shrubs in Mediterranean semi-arid afforestations? *Forest Ecology and Management*, 176, 147-160.
- Maestre, F.T., Valladares F., Reynolds, J.F. 2005. Is the change of plant-plant interactions with abiotic stress predictable? A meta-analysis of field results in arid environments. *Journal of Ecology*. 93, 748-757.
- Maestre, F.T., Valladares F., Reynolds, J.F., 2006. The stress-gradient hypothesis does not fit all relationships between plant-plant interactions and abiotic stress: further insights from arid environments. *Journal of Ecology*. 94, 17-22.
- Mahdi, L., Bell, C.J., Ryan, J., 1998. Establishment and yield of wheat (*Triticum turgidum* L.) after early sowing at various depths in a semi-arid Mediterranean environment. *Field Crop Research* 58, 187-196.
- Maignien, R., 1965. Carte pédologique du Sénégal au 1/1 000 000ème + notice explicative, ORSTOM, Dakar.
- Mainguet, M., 1990. La désertification: une crise autant socio-économique que climatique. *Sècheresse*, 3, 187-195.
- Maljanen, M., Hytönen, J., Martikainen, P.J., 2001. Fluxes of N₂O, CH₄ and CO₂ on afforested boreal agricultural soils. *Plant and Soil* 231, 113-121.
- Manley, W.A., Hart, R.H., Samuel, M.J., Smith, M.A., Waggoner, J.W., Manley, J.T., 1997. Vegetation, cattle, and economic responses to grazing strategies and pressures. *Journal of Range management*, 50, 636-642.
- Markham, J.H., Chanway, C.P., 1996. Measuring plant neighbour effects. *Functional Ecology*, 10, 548-549.
- Masamba, C., 1994. Presowing seed treatments on four African *Acacia* species: appropriate technology for use in forestry for rural development. *Forest Ecology and Management*, 64, 105-109.
- Mata, J., Bermejo, L.A., Delgado, J.V., Camacho, A., Flores, M.P., 2000. Livestock use research in Canary protected areas. *Methodology Archivos de Zootecnia*. 49, 275-284.
- Mattson, M.J., 1971. Relationship between cone crop size and cone damage by insects in red seed production areas. *Can. Entomo.*, 103, 617-621.

- May, F.E. & J.E. Ash, 1990. An assessment of the allelopathic potential of *Eucalyptus*. *Australian Journal of Botany*, 38, 245-254.
- Mc Naughton, S.J., 1983. Compensatory plant growth as a response to herbivory. *Oikos*, 40, 329-336.
- McNaughton, S.J., 1984. Grazing lawns: Animals in herds, plant form, and coevolution. *American Naturalist* 12, 863-886.
- Mekuria, A., Demel, T., Mats, O., 1999. Soil seed flora, germination and regeneration pattern of woody species in an *Acacia* woodland of the Rift Valley in Ethiopia. *Journal of Arid Environments*, 43, 411-435.
- Michalet, R., 2006. Is facilitation in arid environments the result of direct or complex interaction? *Commentary. New Phytologist* 169, 3-6
- Michalet, R., 2007. Highlighting the multiple drivers of change in interactions along stress gradients? *New Phytologist*, 173, 3-6.
- Michalet, R., Brooker, R.W., Cavieres, L.A., Kikvidze, Z., Lortie, C.J., Pugnaire, F.I., Valiente-Banuet, A., Callaway, R.M., 2006. Do biotic interactions shape both sides of the humped-back model of species richness in plant communities? *Ecology Letters* 9, 767-773.
- Miller, M.F., 1996. *Acacia* seed predation by bruchids in an African savanna ecosystem. *J. Appl. Ecol.*, 33, 1137-1144.
- Mills, L.S., Soule, M.E., Doak, D.F., 1993. The keystone species concept in ecology and conservation. *BioScience* 43, 219-225.
- Monk, C.D., Cabrielson, J.F.C., 1985. Effects of shade, litter and root competition on old-field vegetation in South Carolina. *Bulletin du Jardin botanique de l'État a Bruxelles* 112, 383-392.
- Moyo, C.S., Campbell, B.M., 1998. Grass species composition, yield and quality under and outside tree crowns in a semiarid rangeland in southwestern Zimbabwe. *African Journal of Range and Forage Science* 15, 23-34.
- Munzbergova, Z., Ward, D., 2002. *Acacia* trees as keystone species in the Negev desert ecosystems. *Journal of Vegetation Science*, 13, 227-236.
- Murphy, J., Riley, J.P., 1962. A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. *Anal. Chim. Acta* 27: 31-39.
- Mwalyosi, R.B.B., 1990. The dynamic ecology of *Acacia tortilis* woodland in Lake Manyara National Park, Tanzania. *African Journal of Ecology* 28, 189-199.
- Nair, P.K.R., 1984. Soil Productivity Aspects of Agro Forestry, International Council for Research in Agroforestry, Namibia.
- Nakafeero, A.L., Reed, M.S., Moleele, N.M., 2007. Allelopathic potential of five agroforestry trees, Botswana. *African Journal of Ecology*, 45, 590-593.
- Navarro, L., Guitián, J., 2003. Seed germination and seedling survival of two threatened endemic species of the northwest Iberian Peninsula. *Biological Conservation*, 109, 313-320.
- Ne'eman, G., Henig-Sever, E., Eshel, A., 2002. Regulation of the germination of *Rhus coriaria*, a post-fire pioneer, by heat, ash, pH, water potential and ethylene. *Physiol. Plant.*, 106, 47-52.
- Neffati, M., 1994. Caractérisation morphologique de certaines espèces végétales nord-africaines. Implications pour l'amélioration pastorale. Ph.D.thesis, Ghent University Belgium.
- Neffati, M., Akrimi, N., Le Floc'h, E., 1993. L'étude des conditions de germination des espèces, une nécessité pour le succès des travaux de réhabilitation. *Ecologia Mediterranea.*, 19, 39-47.
- Nelson, D.W., Sommers, L.E., 1982. Total carbon, organic carbon, and organic matter. In 'Methods of Soil Analysis.' (Eds A.L. Page.) (American Society of Agronomy, Soil Science Society of America, Madison, Wis.)
- Noble, A.D., Little, I.P., Randall, P.J., 1999. The influence of *Pinus radiata*, *Quercus suber* and improved pasture on soil chemical properties. *Australian Journal of Soil Research* 7, 509-526.
- Noe, G.B., Zedler, J.B., 2000. Different effects of four abiotic factors on the germination of salt marsh annuals. *Am. J. Bot.*, 87, 1679-1692.
- Nongonierma A. 1977a. Contribution à l'étude biosystématique du genre *Acacia* Miller en Afrique occidentale. III. Edaphologie. Bull. de l'I.F.A.N., sér. A., (39) 1: 23-74 .
- Nongonierma, A., 1977b. Contribution à l'étude biosystématique du genre *Acacia* Miller en Afrique occidentale. IV. Distribution climatique des différents taxa. Bull. de l'I.F.A.N., sér. A., (39) 2: 318-339
- Noor, M., U. Salam & M.A. Khan, 1995. Allelopathic effects of *Prosopis juliflora* Swartz. *Journal of Arid Environments*, 31, 83-90.
- Norton-Griffiths, M., 1988. Aerial point sampling for landuse surveys. *Journal of Biogeography* 15, 149-156.
- Noumi, Z., Ouled Dhaou, S., Abdallah, F., Touzard, B., Chaieb, M., 2010. *Acacia tortilis* subsp. *raddiana* in the North african arid zone: the obstacles to natural regeneration. *Acta Botanica Gallica*, 157 (2), 231-240.

- Noumi, Z., Touzard, B., Michalet, R. & Chaieb, M., 2010. The effects of browsing on the structure of *Acacia tortilis* (Forssk) Hayne ssp. *raddiana* (Savi) Brenan along a gradient of water availability in arid zones of Tunisia. *Journal of Arid Environments*, 74, 625-631.
- Noy-Meir, I., 1973. Desert ecosystems: environment and producers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4, 25-51.
- O'Leary, G.J., Connor, D.J., 1997. Stubble retention and tillage in a semi-arid environment: 1. Soil water accumulation during fallow. *Field Crop and Research* 52, 209-219.
- Oberbauer, S., Miller, P.C., 1982. Effect of water potential on seed germination. *Holarct. Ecol.*, 5, 218-220.
- Ofori, F., Stern, W.R., 1987. Cereal-legume intercropping systems. *Adv. Agron.* 41, 41-90.
- Olsen, S.R., Sommers, L.E., 1982. Phosphorus. In 'Methods of Soil Analysis.' (Eds A.L. Page.) pp. 403-430. (American Society of Agronomy, Soil Science Society of America, Madison, Wis.)
- Omar, S.A., 1990. Dynamique of range plants following 10 years of protection in arid rangelands of Kuwait. *Journal of Arid Environments*, 21, 99-111.
- Ong, C.K., Leakey, R.R.B., 1999. Why tree crop interactions in agroforestry appear at odds with tree-grass interactions in tropical savannahs. *Agroforestry Systems* 45, 109-129.
- Ong, C.K., Odongo, J.C.W., Marshall, F., Black, C.R., 1992. Water use of agroforestry systems in semi-arid India. In: Calder, I.R., Hall, R.L., Adlard, P.G. (Eds.), *Growth and Water Use of Plantations*. Wiley, Chichester, pp. 347-358.
- Ouled Belgacem, A., Neffati, M., Papanastasis, V.P., Chaieb, M., 2006. Effects of seed age and seeding depth on growth of *Stipa lagascae* R. & Sch. seedlings. *Journal of Arid Environments*, 65, 682-687.
- Ovalle, C., Avendano, J., 1987. Interactions de la strate ligneuse avec la strate herbacée dans les formations d'*Acacia caven* (Mol.) Hook. et Arn. Au Chili. In Influence de l'arbre sur la composition floristique, la production et la phénologie de la strate herbacée. *Acta Oecol., Oecologia Plantarum* 9, 2: 113-134.
- Padilla, F.M., Pugnaire, F.I., 2006. The role of nurse plants in the restoration of degraded environments. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 4, 196-202.
- Pages, J.P., Michalet, R., 2006. Contrasted responses of two understorey species to direct and indirect effects of a canopy gap. *Plant Ecology*, 187, 179-187.
- Palm, C.A., 1995. Contribution of agroforestry trees to nutrient requirements of intercropped plants. *Agroforestry Systems* 30, 105-124.
- Pant, R.E., Vayssieres, M.P., Greco, S.E., George, M.R., Adams, T.E., 1999. A qualitative spatial model of hardwood rangeland state-and-transition dynamics. *Journal of Range management* 52, 51-59.
- Papanastasis, V.P., Platis, P.D., Dini-Papanastasi, O., 1998. Effects of age and frequency of cutting on productivity of Mediterranean deciduous fodder tree and shrub plantations. *Forest Ecology and Management*, 110, 283-292.
- Parker, V.T., Muller, C.H., 1982. Vegetational and environmental changes beneath isolated live oak trees (*Quercus agrifolia*) in a California annual grassland. *The American Midland Naturalist* 107, 69-81.
- Pellew R.A.P., 1980. Production et consommation des fourrages ligneux d'*Acacia* pour la production des protéines. Colloque sur les fourrages ligneux en Afrique ILCA, Addis-Abeba : 223-231.
- Pellew, R.A., 1983. The impacts of elephant, giraffe, and fire upon the *Acacia tortilis* woodlands of the Serengeti. *African Journal of Ecology*, 21, 41-74.
- Pellissier, E., 1853. Description de la Régence de Tunis. Tunis, Bouslama, 2^{ème} édition, 455 p.
- Picon, L., 1983. Etude de l'influence de l'albédo du sol dans les phénomènes de désertification au Sahel à l'aide du modèle de circulation générale du L.M.D. Thèse 3^{ème} cycle, Univ. Paris VII, 77p.
- Picon-Cochard, C., Coll, L., Balandier, P., 2006. The role of below-ground competition during early stages of secondary succession: the case of 3-year-old Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) seedlings in an abandoned grassland. *Oecologia*, 148, 373-383.
- Plant, R.E., Vayssieres, M.P., Greco, S.E., George, M.R., Adams, T.E., 1999. A qualitative spatial model of hardwood rangeland state-and-transition dynamics. *Journal of Range management*, 52, 51-59.
- Priha, O., Lehto, T., Smolander, A., 1999. Mycorrhizae and C and N transformations in the rhizospheres of *Pinus sylvestris*, *Picea abies* and *Betula pendula* seedlings. *Plant and Soil* 206, 191-204.
- Pugnaire, F., Armas, C., Valladares, F., 2004. Soil as a mediator in plant-plant interactions in a semi-arid community. *Journal of Vegetation Science* 15, 85-92.
- Pugnaire, F.I. and Luque, M.T., 2001. Changes in plant interactions along a gradient of environmental stress. *Oikos*, 93, 42-49.
- Puri, S., Singh, S., Kumar, A., 1993. Growth and productivity of crops in association with an *Acacia nilotica* tree belt. *Journal of Arid Environments* 27, 37-48.
- Quezel, P. 1963. Les peuplements d'*Acacia* au Sahara nord-occidental. Etude phytosociologique. *Trav. Inst. Rech. Sah.*, 20, 80-120.
- Quezel, P., Santa, S., 1963. Nouvelle flore de l'Algérie et des régions désertiques méridionales. Paris, CNRS, vol. I, 566 p.

- R Development Core Team, 2005. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- Rabotnov, T.A., 1974. On the allelopathy in the phytocenoses. *Izv. Akad. Nauk SSSR Ser. Biol.* 6, 811-820, in Polish with English abstract.
- Raffaele, E., Vebelen, T.T., 1998. Facilitation by nurse shrubs of resprouting behavior in a post-fire shrubland in northern Patagonia; Argentina. *Journal of Vegetation Science* 9, 693-698.
- Rafiqul Hoque, A.T.M., Ahmed, R., Uddin, M.B., Hossain, M.K., 2003. Allelopathic effect of different concentration of water extracts of *Acacia auriculiformis* leaf on some initial growth parameters of five common agricultural crops. *Pakistan Journal of Agronomy*, 2, 92-100.
- Rao, M.R., Nair, P.K.R., Ong, C.K., 1998. Biophysical interactions in tropical agroforestry systems. *Agroforest. Syst.* 38, 3-50.
- Reid, R.S., Ellis, J.E., 1995. Impacts of pastoralists on woodlands in south Turkana Kenya: livestock-mediated tree recruitment. *Ecological Applications* 5, 978-992.
- Reigosa, M.J., Casal, J.F., Carballeira, A., 1984. Efectos alelopáticos de *Acacia dealbata* Link durante su floración. *Stud. Oecol.* 5, 135-150.
- Rerkasem, K., Rerkasem, B., 1988. Yields and nitrogen nutrition of intercropped maize (*Zea mays* L.) and rice bean (*Vigna umbellata* (Thumb.) Ohwi and Onashi). *Plant Soil* 108, 151-162.
- Rhoades, C.C., 1997. Single-tree influences on soil properties in agroforestry: lessons from natural forest and savanna ecosystems. *Agroforestry Systems* 35, 71-94.
- Rhoner, C., Ward, D., 1999. Large mammalian herbivores and the conservation of arid *Acacia* stands in the Middle East. *Conservation Biology*, 13, 1162-1171.
- Rice, L.E., 1984. *Allelopathy*. 2nd Ed. New York: Academic Publishers. 424 p.
- Rice, R., Westoby, M., 1978. Vegetative responses of some Great Bassin shrub communities protected against jackrabbits or domestic stock. *Journal of Range management*, 31, 28-34.
- Rohner, C., Ward, D., 1997. Chemical and mechanical defense against herbivory in two sympatric species of desert *Acacia*. *Journal of Vegetation Science* 8, 717-726.
- Ronnenberg, K., Wesche, K., Pietsch, M., Hensen, I., 2007. Seed germination of five mountain steppe species of Central Asia. *Journal of Arid Environments*, 71, 404-410.
- Ross, J.H., 1981. An analysis of African *Acacia* species: their distribution, possible origins and relationships. *Bothalia* 13, 389-413.
- Roundy, B.A., 1985. Emergence and Establishment of Basin wildrye and tall wheatgrass in relation to moisture and salinity. *Journal of Range Management*, 44, 126-131.
- Rubanza, C.D.K., M.N. Shem, R. Otsyina, S.S. Bakengesa, T. Ichinohe & T. Fujihara, 2005. Polyphenolics and tannins effect on in vitro digestibility of selected *Acacia* species leaves. *Animal Feed Sciences and Technology*, 119, 129-142.
- Saccone, P., Delzon, S., Pages, J.P., Brun, J.J., Michalet, R., 2009. The role of biotic interactions in altering tree seedling responses to an extreme climatic event. *Journal of Vegetation Science*, 20, 403-414.
- Sanchez, P., 1995. Science in agroforestry. *Agroforestry Systems* 30, 5-55.
- Sanford, W.W., Usman, S., Obot, E.O., Isichei, A.O., Wari, M., 1982. Relationship of woody plants to herbaceous production in Nigerian savanna. *Tropical Agriculture*, 59 4:315-318.
- Schenk H.J., Callaway R., Mahall B.E., 1999. Spatial root segregation: are plants territorial? *Advances in Ecological Research*, 28: 145-180.
- Schenk, H.J., and Mahall, B.E., 2002. Positive and negative plant interactions contribute to a north-south-patterned association between two desert shrub species. *Oecologia* 132, 402-410.
- Schenk, H.J., Callaway, R.M., and Mahall, B.E., 1999. Spatial root segregation: Are plants territorial? *Advances in Ecological Research* 28, 145-180.
- Schlesinger, W.H., Reynolds, J.F., Cunningham, G.L., Huenneke, L.F., Jarrell, W.M., Virginia, R.A., Whitford, W.G., 1990. Biological feedbacks in global desertification. *Science*, 247: 1043-1048.
- Scholes, R.J., Walker, B.H., 1993. An African savanna. Synthesis of the Nylsvley Study. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.
- Seligman, N.G., Perevolotsky, A., 1994. Has intensive grazing by domestic livestock degraded the old world Mediterranean rangelands? In Plant-animal interactions in Mediterranean ecosystems. Arianoutsou M., Groves R.S. (Eds). Kluwer Academic Publishers: Dordrecht, The Netherlands, pp. 93-103.
- Shaukat, S.S., Munir, N., Siddiqui, I.A., 2003. Allelopathic Responses of *Conyza canadensis* (L.) Cronquist: A Cosmopolitan Weed. *Asian J. Plant Sci.*, 2, 1034-1039.
- Shayo, C.M., Uden, P., 1999. Nutritional uniformity on neutral detergent solubles in some tropical browse leaf and pod diets. *Animal Feed Sciences and Technology*, 82, 63-73.
- Shroyer, J.P., Ryan, J., Abdel Monem, M., El Mourid, M., 1990. Production of fall-planted cereals in Morocco and technology for its improvement. *J. Agron. Educ.* 19, 32-40.

- Skarpe, C., 1990. Shrub layer dynamics under different behaviors density in arid savannas, Botswana. *Journal of Applied Ecology* 27, 873-885.
- Smit, G.N., 2004. An approach to tree thinning to structure southern African savannas for long term restoration from bush encroachment. *Journal of Environmental Management* 71, 179-191.
- Smit, G.N., Swart, J.S., 1994. The influence of leguminous and non-leguminous woody plants on the herbaceous layer and soil under varying competition regimes in Mixed Bushveld. *African Journal of Range and Forage Science* 11, 27-33.
- Snyder, K.A., Tartowski, S.L., 2006. Multi-scale temporal variation in water availability: Implications for vegetation dynamics in arid and semi-arid ecosystems *Journal of Arid Environments*. 65 (2), 219-234.
- Song, J.I.E., G.U. Feng, C.Tian & F.Zhang, 2005.- Strategies for adaptation of *Suaeda physophora*, *Haloxylon ammodendron* and *Haloxylon persicum* to a saline environment during seed germination stage. *Annals of Botany* 96, 399-405.
- Specht, R.L., Moll, E.J., Pressinger, F., Sommerville, J., 1983. Moisture regime and nutrient control of seasonal growth in Mediterranean ecosystems. In : Kruger, F.J., Mitchell, D.T., Jarvis, J.U.M. (eds.) Mediterranean type ecosystems. The role of nutrients, pp. 120-132. Springer-Verlag, Berlin, DE.
- Stapples, R.R., Hornby, H.E., Hornby, R.M., 1942. A study of the comparative effects of goats and cattle on a mixed grass bush pasture. *East African Agricultural and Forestry Journal* 8, 62-70.
- Sterner, R.W., 1989. Resource competition during seasonal succession toward dominance by
- Sthultz, C.M., Gehring, C.A., Whitham, T.G., 2007. Shifts from competition to facilitation between a foundation tree and a pioneer shrub across spatial and temporal scales in a semi-arid woodland. *New Phytologist*, 173, 135-145.
- Stuart-Hill, G.C., Tainton, N.M., Barnard, H.J., 1987. The influence of *Acacia karroo* tree on grass production in its vicinity. *African Journal of Range and Forage Science* 4, 83-88.
- Sundramoorthy, S., Kalra, A., 1991. Allelopathic potential of *Acacia tortilis* plantation in Indian desert. *Annals of Arid Zone*, 30, 259-266.
- Suzan, H., Nabham, G.P., Patten, D.T., 1996. The importance of *Olneya tesota* as a nurse plant in the Sonoran Desert. *Journal of Vegetation Science* 7, 635-644.
- Swartzman, G.L., Kaluzny, S.P., 1987. Simulation model evaluation. Macmillan, New York, USA.
- Tansley, A.G., 1917. On competition between *Galium saxatile* L. and *Galium sylvestre* Poll. on different types of soil. *Journal of Ecology*, 5, 173-179.
- Tansley, A.G., 1935. The use and abuse of vegetational terms and concepts. *Ecology*, 16, 284-307.
- Taylor, C.A., Gana J.N.E., Brooks T.D., 1993a. Grazing systems on the Edwards Plateau of Texas: Are they worth the trouble? I. soil and vegetation response. *Rangelands*, 15, 53-57.
- Taylor, C.A., Gana, J.N.E., Brooks, T.D., 1993b. Grazing systems on the Edwards Plateau of Texas: Are they worth the trouble? II. Livestock response. *Rangelands*, 15, 57-60.
- Taylor, D.R., Aarssen, L.W., Loehle, C., 1990. On the relationship between r/k selection and environmental carrying capacity: a new habitat template for plant life-history strategies. *Oikos*, 58, 239-250.
- Thanos, C.A., Kadis, C.C., Skarou, F., 1995. Ecophysiology of germination in the aromatic plants thyme, savory and oregano (Labiatae). *Seed Sciences Research*, 5, 161-170.
- Thanos, C.A., Skordillis, A., 1987. The effects of light, temperature and osmotic stress on the germination of *Pinus halepensis* and *P. brutia* seeds. *Seeds Sciences and Technology*, 15, 163-174.
- Thapa, R., 2003. Agroforestry can reverse land degradation in Nepal. *Appropriate Technology* 30, 40-41.
- Thioulouse, J., Chessel, D., Dolédec, S., Olivier, J.M., 1997. ADE 4: a multivariate analysis and graphical display software. *Statistics and Computing* 7, 75-83.
- Thomas, G.F., 2001. Man-made forestation in Uruguay: study of changed landscape. *Journal of Forecasting* 99, 35-39.
- Tiedemann, A.R., Klemmedson, J.O., 1977. Effect of mesquite trees on vegetation and soils in the desert grasslands. *Journal of Range and Management* 26, 27-29.
- Tielbörger, K., Kadmon, R., 2000. Temporal environmental variation tips the balance between facilitation and interference in desert plants. *Ecology*, 81, 1544-1553.
- Tietema, A., Warmerdam, B., Lenting, E., Riemer, L., 1992. Abiotic factors regulating nitrogen transformations in the organic layer of acid forest soils: moisture and pH. *Plant and Soil* 147, 69-78.
- Tilman, D., 1985. The resource ratio hypothesis of succession. *American Naturalist*, 125, 827-852.
- Tilman, D., 1990. Constraints and trade offs: Towards a predictive theory of competition and succession. *Oikos*, 58, 3-15.
- Tlig, T., Gorai, M., Mohamed, N., 2008. Germination responses of *Diploaxis harra* to temperature and salinity. *Flora*, 203, 421-428.
- Tobe, K., Zhang, L., Omasa, R., 1999. Effects of NaCl on seed germination of five non halophytic species from Chinese desert environment. *Seeds Sciences and Technology*, 27, 851-863.

- Tobe, K., Zhang, L., Omasa, R., 2000. Seed germination and radicle growth of a halophyte, *Kalidium capsicum* (Chenopodiaceae). *Annals of Botany*, 85, 391-396.
- Tobe, K., Zhang, L., Qui, G.Y., Shimizu, H., Omasa, R., 2001. Characteristics of seed germination in five non halophytic Chinese desert shrub species. *Journal of Arid Environments*, 47, 191-201.
- Tréca, B., Tamba, S., Akpo, L.E., Grouzis, M., 1996. Importance de l'avifaune sur les apports en azote et en phosphore dans une savane sahélienne du nord Sénégal. *Rev. Ecol., (Terre Vie)* 51 : 259-373.
- Tsakona, M., Gekas, V., 2007. Desertification in Crete and the effect of global warming. *Statistics and Computing* 7, 75-83. Conference Information: 5th WSEAS International Conference on Environment, Ecosystems and Development, DEC 14-16, 2007 Puerto de la Cruz, SPAIN. Source: Environmental, Science, Ecosystems and Development. Book Series: Energy and Environmental Engineering Series Pages: 211-216
- Turner, R.M., Alcorn, S.M., Olin, G., Booth, J.A., 1966. The influence of shade, soil and water on saguaro seedling establishment. *Botanical Gazette* 127, 95-102.
- Tybirik, K., 1991. Regeneration of woody legumes in Sahel, AAU Report vol.27, Aarhus Univ. Press, Aarhus, Denmark, pp. 1-81.
- Ungar, I.A., 1982. Germination Ecology of Halophytes. In: D.N. Sen, & K.S. Rajpurohit (Eds.), *Contribution to the ecology of halophytes*, Junk, Hague, pp. 143-154.
- Valiente-Banuet, A., Ezcurra, E., 1991. Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetezo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacan Valley, Mexico. *Journal of Ecology*, 77, 961-971.
- Van Bremen, H., Kinyanjui, H.C.K., 1992. Soils of the Lodwar area (quarter degree sheets, 24, 25 and parts of 26, 38, 39 & 40): an inventory of soils, an evaluation of present land use and recommendation for future land use. Report (n°R17) of Kenya Soil Survey, Nairobi, Kenya.
- Van den Berg, L., 2002. The evaluation of a number of technologies for the restoration of degraded rangelands in selected arid and semi-arid regions of South Africa. MSc Thesis, Potchefstroom University for Christian Higher Education, Potchefstroom, South Africa.
- Van der Wal, R., Van Wijnen, H., Van Wieren, S., Beucher, O., Bos, D., 2000. On facilitation between herbivores: How Brent Geese profit from brown hares. *Ecology*, 81, 969-980.
- Vandenbeldt, R.Y., 1991. Rooting systems of western and southern African *Faidherbia albida* (del.) A. chev. (syn. *A. albida* Del.) - a comparative analysis with biogeographic implications. *Agroforestry systems* 14, 223-244.
- Vassal, J., 1972. Apport des recherches ontogéniques et séminologiques à l'étude morphologique, anatomique et phylogénique du genre *Acacia*. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, 108 (1-2): 125-247.
- Veenendaal, E.M., Shushu, D.D., Scurlock, J.M.O., 1993. Responses to shading of seedlings of savanna grasses with different C₄ photosynthetic pathways in Botswana. *Journal of Tropical Ecology* 9, 213-229.
- Vetaas, O.R., 1992. Micro-site effects of trees and shrubs in dry savannas. *Journal of Vegetation Science* 3: 337-344.
- Villagra, P.E., Defosse, G.E., del Valle, H.F., Tabeni, S., Rostagno, M., Cesca, E., Abraham, E., 2009. Land use and disturbance effects on the dynamics of natural ecosystems of the Monte Desert: Implications for their management. *Agroforestry systems* 73 (2), 202-211.
- Virginia, R.A., Delwiche, C.C., 1982. Natural ¹⁵N abundance of presumed N₂-fixing and non- N₂-fixing plants from selected ecosystems. *Oecologia* 54, 317-325.
- Walker, B.H., 1987. Determinants of tropical savannas. IBUS Monograph series n°3, IRL Press, Oxford. 155p.
- Walker, B.H., Noy-Meir, I., 1982. Aspects of the stability and resilience of savanna ecosystem. *Journal of tropical savannas*, 556-590.
- Wallkey, A., Black, I.A., 1934. An examination of the Degtjareff method for determining soil organic matter and a proposed modification of the chromic acid titration method. *Soil Sciences* 37, 29-38.
- Ward, D., Rhoner, C., 1999. Anthropogenic causes of high mortality and low recruitment in three *Acacia* tree taxa in the Negev desert Israel. *Biological Conservation*, 6, 877-893.
- Welden, C.W., Slauson, W.L., 1986. The intensity of competition versus its importance: an overlooked distinction and some implications. *The Quarterly Review of Biology*, 61, 23-44.
- Weltzin, J.F., Coughenour, M.B., 1990. Savanna trees influence on understory vegetation and soil nutrients in northwestern Kenya. *Journal Vegetation Science* 1: 325-334.
- White, J., Harper, J.L., 1970. Correlated changes in plant sizes and number in plant populations. *Journal of Ecology*, 58: 467-485.
- Whitford, W.G., 2002. Landforms, geomorphology, and vegetation. *Ecology of Desert Systems*. Cambridge University Press.
- Whitford, W.G., Reynolds, J.F., Cunningham, G.L., 1987. How desertification affects nitrogen limitation of primary production on Chihuahuan desert watersheds. In 'Proceedings of the Symposium on Strategies

- for Classification and Management of Natural Vegetation for Food Production in Arid Zones'. (Eds W. Moir and E.A. Aldon.) (U.S. Forest Service, Denever, Colorado.)
- Whitham, T.G., Young, W.P., Martinsen, G.D., Gehring, C.A., Schweitzer J.A., Shuster, S.M., Wimp, G.M., Fischer, D.G., Bailey J.K., Lindroth, R.L., Woolbright, S., Kus, C., 2003. Community and ecosystem genetics: A consequence of extended phenotype. *Ecology*, 84 (3), 559-573.
- Wiegand, K., Jeltsch, F., Ward, D., 1999. Analysis of the population dynamics of *Acacia* trees in the Negev desert, Israel with a spatially-explicit computer simulation model. *Ecology Modelling*, 117, 203-224.
- Wiegand, K., Ward, D., Thulke, H.H., Jeltsch, F., 2000. From snapshot information to long-term population dynamics of *Acacias* by a simulation model. *Plant Ecology* 150, 97-114.
- Wijkman, J.V., Timberlake, L.V., 1990. Natural Disasters Acts of God or Acts of Man? Earthscan, London, 154 p.
- Wiley, R.W., 1979. Intercropping its importance and research needs. Part I. Competition and yield advantage. *Field Crop. Abstr.* 32, 1-10.
- Williams, T.A., Evans, D.R., Rhodes, I., Abberton, M.T., 2003. Long-term performance of white clover varieties grown with perennial ryegrass under rotational grazing by sheep with different nitrogen applications. *Journal of Agriculture Science*, 140, 151-159.
- Willms, W., Acharya, S., Rode, L., 1995. Feasibility of using cattle to disperse cicer milkvetch (*Astragalus cicer* L.) seed in pastures. *Canadian Journal of Animal Science*, 75, 173-175.
- Wilson E.O., 1988. Biodiversity. National Academy Press, Washington, D.C., USA.
- Wilson, S.D., Keddy, P.A., 1986. Measuring diffuse competition along an environmental gradient: results from a shoreline plant community. *American Naturalist*, 127, 862-869.
- Wilson, T.B., Witkowski, E.T.F., 1998. Water requirements for germination and early seedling establishment in four African savanna woody plant species. *Journal of Arid Environments*, 38, 541-550.
- York, A., 1994. The long-term effects of fire on forest ant communities: management implications for the conservation of biodiversity. *Memoirs of the Queensland Museum* 36, 229-239.
- Young, A., 1989. Agroforestry for Soil Conservation, International Council for Research in Agroforestry, Nairobi.
- Young, T.P., Petersen, D.A., Clary, J.J., 2005. The ecology of restoration: historical links, emerging issues and unexplored realms. *Ecology Letters*, 8, 662-673.
- Zââfourî, M.S., 1993. Contraintes du milieu et réponses de quelques espèces arbustives exotiques introduites en Tunisie présaharienne. Thèse Doc. Ecol. Univ. Aix Marseille III, 200p.
- Zââfourî, M.S., 1996. La forêt steppe à *Acacia tortilis* subsp. *raddiana* de la Tunisie aride, dynamique et évolution. *Revue des Régions Arides*, numéro spécial, 203-224.
- Zeng N., Neelin, J.D., Lau, K.M., Tucker, C.J., 1999. Enhancement of interdecadal climate variability in the Sahel by vegetation interaction. *Science*, 286: 1537-1540.
- Zohary, M., 1972. Flora Palestina vol. 2. Jerusalem: *Israel Academy of Sciences and Humanities*.

ANNEXES

THE STATUS OF ASTERACEAE IN THE ARID AND SAHARAN FLORA OF NORTH AFRICAN REGION: CASE OF TUNISIA

ZOUHEIR NOUMI*, SAAD OULED DHAOU, SALMA DERBEL AND MOHAMED CHAIEB

Department of Biology, U.R. Biology & Ecophysiology of Plants, Science Faculty of Sfax Tunisia 3018, BP 802.

Abstract

In North Africa, mainly in Tunisia, the family of Asteraceae is largely represented by a number of species, since in the center and in the south of the country, the number of species is more than 172 species with 13.5% of the whole of the flora of Phanerogames in the center and the south of country. This study consists of an analysis of the botanical importance of the Asteraceae family in the southern Tunisia flora, in particular its generic composition, the biological types and the phytochoric status, which characterize this flora. The analysis shows that the Therophytes are the most abundant in Tunisia. On the other hand, the Geophytes are represented within the family of Asteraceae. The relation between Asteraceae present in Tunisia and their phytogeographical origin shows that the origin of the totality of the species is the Mediterranean circumference region.

The taxons with North African origin are on the other hand slightly represented. Moreover, in spite of the abundance of the species within the family of Asteraceae, 10 genera most representative of Asteraceae are inventoried in the south of Tunisia. The genus *Centaurea* includes only 8% of the Asteraceae present in the South of Tunisia, followed by the genera of *Atractylis* and *Senecio* with 5% of species. The *Launaea* and *Chrysanthemum* genus add up each one 4% of the species located in the zone of study. Lastly, the genus of *Ormenis*, *Calendula*, *Onopordum*, *Crepis* and *Leontodon* are the least rich of all taxon, with approximately 2% of species.

Introduction

The flowering plants or angiosperms (Angiospermae or Magnoliophyta) are the most widespread group of land plants. There are about 445 families, 12 000 genera and 300 000 species (Thorne, 2002; Scotlannd & Wortley, 2003;). Asteraceae is probably the largest family of flowering plants, with its approximately 1 620 genera and more than 23 600 species, growing from sea-level to the highest mountain peak (Stevens, 2001). This family is distributed worldwide except for Antarctica but is especially diverse in the tropical and subtropical regions of North America, the Andes, eastern Brazil, Australia, southern Africa, the Mediterranean region, central Asia, and southwestern China (Rahman *et al.*, 2008). The majority of Asteraceae species are herbaceous, yet an important component of the family is constituted by shrubs or even trees occurring primarily in the tropical regions of North and South America, Africa and Madagascar and on isolated islands in the Atlantic and Pacific Oceans . As for the remainder of the countries of the world, Asteraceae occupy a privileged place within the Flora of Tunisia, with at the present time approximately 2250 species of Angiospermae (Cuénod *et al.*, 1954; Pottier-Alapetite, 1979, 1981). Indeed, considering Mediterranean bioclimatic classification (Emberger, 1955), Tunisia whose surface does not exceed 164.103 km² and approximately the 3/5 of its territory is marked by the climatic aridity. In this context, the arid and saharan stages alone occupy a surface of 94.103 km² (Le Houérou, 1959, 1969). This portion of the territory contains approximately 1300 vegetable species (Le Houérou, 1995).

*Corresponding author E-mail: zouhaiern@yahoo.fr

The family of Asteraceae is the most represented in a number of taxa, since in the center and the south of Tunisia the number of species inventoried is more than 172 species, that is to say approximately 13.5% of the whole of the flora of Phanerogames in the center and the south of country. All these species result from a long process of relatively old evolution and antropisation. The majority of these species are well adapted to their ecological context, marked by the climatic and edaphic aridity (Floret & Pontanier, 1984). The majority of Asteraceae met under arid and saharan bioclimate of Tunisia, are characterized by the pillosity and the spinescence of the aboveground phytomass and the reduction of the leaf area index. Thus underlines variability on the level of the generic composition of this flora. The number of species in each genus, and the number of genus per family thus remain variable.

In this work, we are giving an outline of the place which the Asteraceae within the flora of arid Tunisia occupy. It is a synthesis carried out on the basis of floristic document relating to this part of the Tunisian territory.

Material and Methods

This study consists of an analysis of the botanical importance in the flora of the Asteraceae family in arid and saharan region of Tunisia (Fig. 1). Its objective is to see the generic composition of these Asteraceae, their biological status (Raunkiaer, 1937), as well as the phytochorics elements which characterize this flora. This analysis is carried out on the basis of the documentation available that is to say in the whole of Tunisia and the North Africa. The results will give information about to the possible measures to take for the protection of the present species and the use of protection operations of the biodiversity as well as the improvement of ecological balance under arid bioclimate.

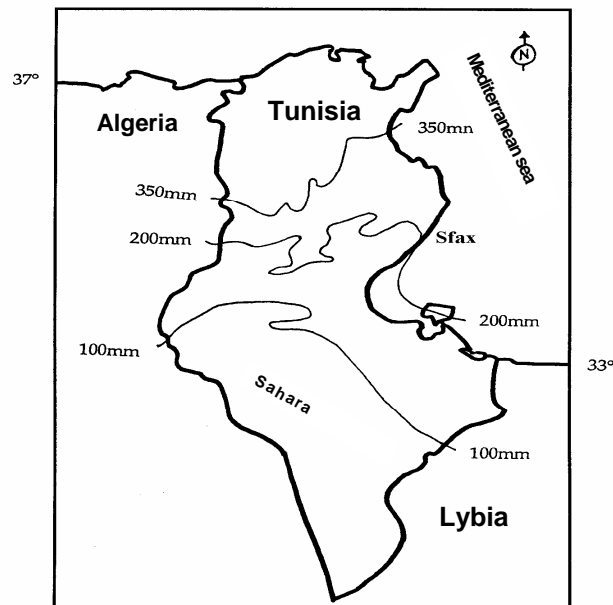


Fig. 1. Geographical context of study

Results and Discussion

According to Fig. 2, Asteraceae are cosmopolitan representing the largest family of flowering plants, with approximately 7.86% of total flowering flora in the world (Stevens, 2001). On the other hand, Le Houérou (2001) showed that Asteraceae represents 15% in the North African steppic flora, which is the largest family, in terms of number of species with 352 species compared to others families such as Fabaceae (12%), Poaceae (11%), Brassicaceae (7%) and Caryophyllaceae (5%) (Fig. 3).

According to Fig. 4, we note that in the Asteraceae family, the Therophytes are most abundant in Tunisia, with a rate of approximately 75%. On the other hand, the Chamephytes and the Hemicryptophytes appear with the same floristic importance with an overall rate of 10%. The Geophytes are finally represented within the family of Asteraceae with a rate of 2%. The analysis of these values reveals that the flora of Asteraceae in Tunisia is mainly represented by the annual species, which under arid and saharan bioclimate, present a very short life cycle, not exceeding a few weeks such as *Senecio gallicus*. The growth and the development of these species are generally observed during the winter and spring seasons, times when the soil water storage is significant (Floret & Pontanier, 1982). From the end of spring, there is the drying of the majority of Asteraceae and only Chamephytes and Hemicryptophytes continue to be observed in the natural environment in the south of Tunisia. It is the case of *Rhanterium suaveolens*, *Artemisia herba-alba*, *Artemisia campestris* and *Inula viscosa*. The estival drying of Asteraceae in Tunisia lets suppose that the majority of these species are characterized by a biochemical type of photosynthesis in C₃.

By its geographical localization, Tunisia is subject to the joint influence of the Mediterranean and the Saharan climates. This acts incontestably on the phytochoric relation of the vegetable species present in the territory considered. Indeed, the establishment of the relation between Asteraceae present in Tunisia and their phytogeographical origin (Fig. 5) shows that the totality of the species are from the Mediterranean circumference according to the following proportions: 33% of species are strictly Mediterranean, 20% are mediterraneo-steppic, 17% have a Maghreb origin such as *Atractylis* genus and 15% are of an Ibero-maghrebine origin like *Centaurea* genus. More of the 1/3 of the species has a Mediterranean phytogeographical origin. The species with no origin in Maghreb are on the other hand slightly represented, with respectively 15% of species of Saharo-Arabian origin and 5% of Euro-Siberian origin.

In spite of the abundance of the species within the family of Asteraceae, 10 genera most representative of Asteraceae are inventoried in the south of Tunisia. Finally, the *Centaurea* genus only includes 8% of the species present in the south of Tunisia, a follow-up by the genus of *Atractylis* and *Senecio* with 5% of the total inventoried species. The genera of *Launaea* and *Chrysanthemum* total each one of them 4% of the species located in the zone of study. The genera of *Caladanthus*, *Calendula*, *Onopordum*, *Crepis* and *Leontodon* are the least rich of all species, with approximately 2% of species of each one. The other Asteraceae genera met in the zone of study comprise only one species, with an average of 5 species per genus. Several species which should moreover be announced are characterized by the spinescence of their aboveground phytomass (case of *Onopordum espiniae* Coss. & Bonnet), which reduces their pastoral interest. On the other hand, the *Artemisia* species in particular *A. herba-alba* Asso is one of the most grazed species, at a point where it is threatened today of rarefaction in the Tunisian steppes.

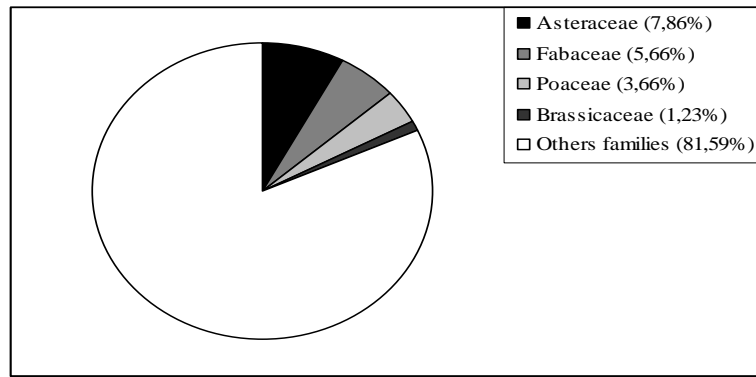


Fig. 2. Place of Asteraceae compared to others families in the world Angiospermae flora.

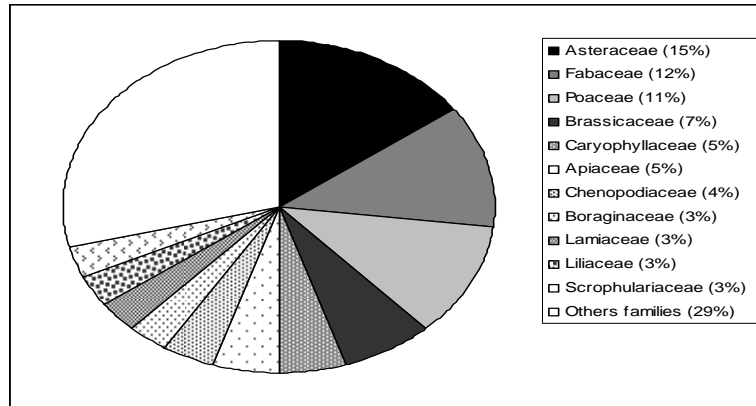


Fig. 3. Place of Asteraceae compared to others families in the North African steppic flora.

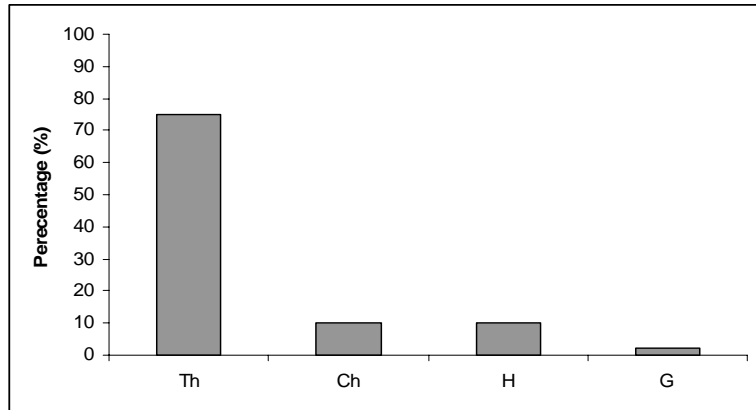


Fig. 4. Main biological types (sensus Raunkiaer, 1937) characterizing the family of Asteraceae in the south of Tunisian Flora.

(Ch: Chamephytes; H: Hemicryptophytes; Th: Therophytes; G: Geophytes).

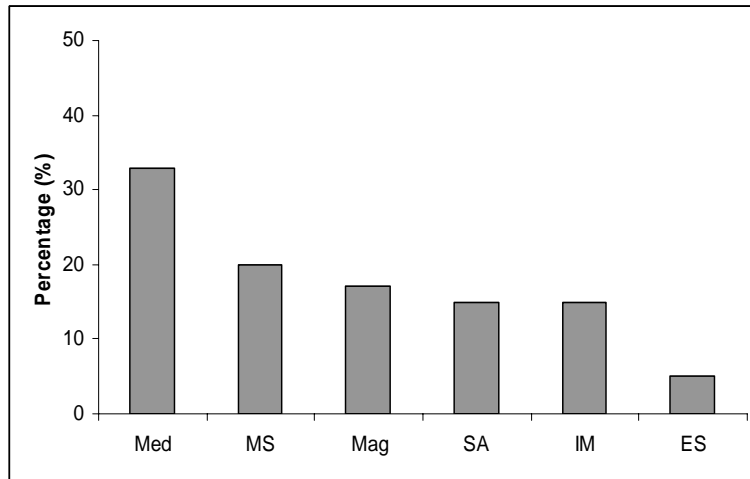


Fig. 5. Phytochoric elements of Asteraceae in Tunisia (Mag.: Maghrebian; MS: Mediterraneo-Steppic; SA: Saharo-Arabic; ES: Euro-Siberian; IM: Ibero-Maghrebian; Med.: Mediterranean).

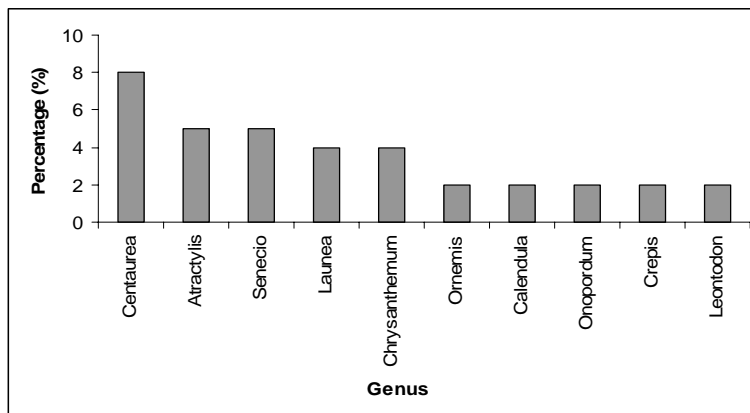


Fig. 6. Principal genera of the family of Asteraceae present in south of Tunisia.

The influences of Mediterranean and Saharan climates which reign in the south of Tunisia have a direct effect on the biology of the vegetable species. In this situation, although Asteraceae are most abundant in arid and Saharan regions of Tunisia, it is necessary to announce a low diversity of the biological types, with in particular the abundance of the annual species. These species categories occupy the medium during a weak period in the year, since their drying occurs in spring. Chamephytes like *Atractylis serratuloides* Sieber ex Cass., and *A. herba-alba* are very rare in arid zones of Tunisia. At the phytogeographical level, the family of Asteraceae is mainly made up of Mediterranean species, which constitute a common character with the remainder of the countries of the Mediterranean area.

The analysis of the generic structure of this family reveals that approximately 35% of the species are present in arid and saharan zones of Tunisia, and are divided only into 10

genera. Among these genera, *Centaurea* and *Atractylis* contain alone 13% of the species. The perennial genus, in particular the *Artemisia* is very poor in species, with only *A. campestris* and *A. herba-alba*. Lastly, no Phanerophyte or Nanophanerophyte species to the family of Asteraceae are present in Tunisia.

Acknowledgment

Thanks to the scientific committee of International Alliance of Compositae, for the comment on the manuscript. This work was financed by Tunisian Ministry of Higher Education and Scientific Research which is gratefully acknowledged.

References

- Cuénod, A., G. Pottier-Alapetite and A. Labbe. 1954. Flore analytique et synoptique de la Tunisie: cryptogames vasculaires, gymnospermes et monocotylédones. Off. De l'expérim. & de la Vulgarisation. *Agri. de Tunisie*, 287 p.
- Emberger, L. 1955. Une classification biologique des climats. Recueil des travaux de Laboratoire de Botanique. *Sér. Bot.*, 7 : 3-43.
- Floret, C. and R. Pontanier. 1982. L'aridité en Tunisie présaharienne, in, Travaux et documents de l'ORSTOM, 540 p.
- Floret, C. and R. Pontanier. 1984. Aridité climatique, aridité édaphique. *Bull. Soc. Bot.*, 131: 265-275.
- Le Houérou, H.N. 1959. Recherches écologiques et floristiques sur la végétation de la Tunisie méridionale. Mémoire No 6. Université d'Alger, Institut de recherches Sahariennes. 2 parties, 529 p.
- Le Houérou, H.N. 1969. La végétation de la Tunisie steppique (avec référence aux végétations analogues d'Algérie, de Libye et du Maroc). *Ann. Inst. Nat. Rech. Agron. Tunisie*, 42: 1- 624 et 1 carte couleur 1/500.000.
- Le Houérou, H.N. 1995. Bioclimatologie et biogéographie des steppes arides du Nord de l'Afrique, diversité biologique, développement durable et désertisation. *Opt. Médit.*, 10: 395 p.
- Le Houérou, H.N. 2001. Biogeography of the arid steppeland north of the Sahara. *J. Arid. Environ.*, 48: 103-128.
- Pottier-Alapetite, G. 1979. Flore de Tunisie. Angiospermes. Dicotylédones, Tome 1: apétales. Dialipétales. 651 p. Programme « Flore et végétation tunisienne ». édit. Tunis.
- Pottier-Alapetite, G. 1981. Flore de Tunisie. Angiospermes. Dicotylédones, Tome 2: Gamopétales, 529 p. Programme « Flore et végétation tunisienne ». édit. Tunis.
- Rahman, A.H.M.M., M.S. Alam, S.K. Khan, A. Ferdous, A.K.M. Rafiul Islam and M.M. Rahman. 2008. Taxonomic Studies on the Family Asteraceae (Compositae) of the Rajshahi Division. *Res. J. Agr. Biol. Sci.*, 4: 134-140.
- Raunkiaer, C. 1937. *Plants life forms*, Calendon, Oxford. 104 p.
- Scotland, R.W. and A.H. Wortely. 2003. How many species of seed plants are there? *Taxon*, 52: 101-104.
- Stevens, P.F. 2001. Angiosperm Phylogeny Website. Version 8, June 2007 [and more or less continuously updated since]. <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>. (Accessed March 27, 2008).
- Thorne, R.F. 2002. How many species of seed plants are there? *Taxon*, 51: 511-522.

(Received for publication 26 February 2009)

Animal biology and pathology / Biologie et pathologie animales

Life cycle of the coleopter *Bruchidius raddiana* and the seed predation of the *Acacia tortilis* Subsp. *raddiana* in Tunisia

Salma Derbel^a, Zouhaier Noumi^a, Klaus Werner Anton^b, Mohamed Chaieb^{a,*}

^a Department of Biology, Science Faculty of Sfax, BP 802, 3018 Sfax, Tunisia

^b Grünewaldstraße 13, 79312 Emmendingen, Germany

Received 15 May 2006; accepted after revision 29 August 2006

Available online 9 January 2007

Presented by Pierre Buser

Abstract

Seeds of *Acacia tortilis* (Forsskal) Hayne ssp. *raddiana* (Save) Brenan, a savannah tree of great potential for forestry and an excellent browse for game and livestock, is heavily infested by the bruchid beetle *Bruchidius raddiana* Anton & Delobel. The development from egg to beetle, and the various development stages were investigated using Scanning Electron Microscopy (SEM). The adult *B. raddiana* lays eggs on the green pod in the autumn. The first instar larva hatches from five to seven weeks and develops outside the host seed. From the second instar onwards development took place inside the host seed. Pupation takes about three weeks, late in the summer. The beetle of *B. raddiana* is univoltine and the newly emerged adult makes an exit hole to leave the seed. During the development from first instar larva to imago, all embryonic tissue is destroyed. This results in a weakness of its soil seed stock, which reduces the possibilities of natural regeneration of the species. **To cite this article:** S. Derbel et al., *C. R. Biologies 330* (2007).

© 2006 Académie des sciences. Published by Elsevier Masson SAS. All rights reserved.

Résumé

Cycle biologique de *Bruchidius raddiana* (Coléoptère : Bruchidae) et prédation des semences d'*Acacia tortilis* Subsp. *raddiana* en Tunisie. Les graines d'*Acacia tortilis* (Forsskal) Hayne ssp. *raddiana* (Save) Brenan sont attaquées par les bruches. Il en résulte un affaiblissement du stock de semences du sol, ce qui réduit les possibilités de régénération naturelle de l'espèce. L'identification de ce séminivore a été réalisée pour la première fois. Il s'agit de *Bruchidius raddiana* Anton & Delobel. Ce coléoptère n'a jusqu'ici fait l'objet d'aucune étude exhaustive et certaines particularités de sa biologie sont encore inconnues. Les différents stades larvaires ont été visualisés au microscope électronique à balayage. Il s'avère que le développement larvaire s'effectue en quatre stades et s'échelonne sur huit mois. Les divers échantillonnages ont permis de mettre en évidence une seule génération annuelle du ravageur. Ce *Bruchidius* est pourvu d'une aptitude colonisatrice et son cycle biologique est étroitement lié à celui de sa plante hôte. **Pour citer cet article :** S. Derbel et al., *C. R. Biologies 330* (2007).

© 2006 Académie des sciences. Published by Elsevier Masson SAS. All rights reserved.

Keywords: *Acacia tortilis raddiana*; *Bruchidius raddiana*; Bruchidae; Seed development; Plant–insect relationships; SEM

Mots-clés : *Acacia tortilis raddiana*; *Bruchidius raddiana*; Bruchidae; Développement des semences; Relations plante–insecte; MEB

* Corresponding author.

E-mail address: mohamed.chaieb@gnet.tn (M. Chaieb).

1. Introduction

Bruchids comprise a cosmopolitan family of chrysomeloid beetles, and their larvae develop in the seeds of plants, mainly legumes. Many species are of economic importance as pests of grain legumes, whilst others are of potential importance as natural enemies of invasive legumes such as *Acacias*.

Acacia species are socio-economically important. They are used for fence posts, firewood, as a livestock feed for tanning, and as an algicide and molluscicide [1,2]. *Acacia* is also valuable commercially [3] and medicinally [4]. Their particular value in arid zones lies in their extreme resistance to heat, drought, salinity and alkalinity, drifting sand, grazing and repeated cutting [5]. Owing to their socio-economical and commercial uses, *Acacia* trees are important re-afforestation species in Africa. Bruchid beetles constitute the major pests of *Acacia* seeds that can seriously hamper re-afforestation programs [6].

Bruchids initially attack fresh green *Acacia* pods on the tree; re-infestation following emergence may then occur on mature dry pods on the tree or ground [7,8]. Larvae of bruchid beetles may destroy large portions of the *Acacia* seeds, especially if conditions are beneficial for reinfestation, such as in seeds that are not dispersed [9]. Attack rates can reach 99% in Africa and 70% in central America [10]; although lower attack rates are usually reported [11]. The bruchid larvae develop inside seeds and can destroy 9–100% of the cotyledons [12]. Infested seeds are usually non-viable [11], although not exclusively so.

In the national park of Bou Hedma, *Acacia tortilis* (Forsskal) Hayne ssp. *raddiana* (Save) Brenan has undergone a progressive degradation owing to *Bruchidius* which poses a threat to its disappearance. To our knowledge, insects attacking the seeds are not yet identified and many particularities of its biology still unknown. The aim of this work was not only to identify this species and to determine its biological cycle, but also to appreciate the extent of its damage and to determine the rate of its infestation.

2. Materials and methods

2.1. Study area

Our investigations were carried out (from June 2001 to September 2002) in the Bou Hedma Natural park (34.39°N, 9.48°E), which follows the Saharian fringes of Tunisia. Nowadays, *Acacia tortilis* (Forsskal) Hayne ssp. *raddiana* (Save) Brenan, in following text named *A. raddiana*, is a species which exists only under the

form of relics in this Park. The study site is characterized by an arid bioclimate and described fluently as for its edapho-climatic characteristics [13]. The reserve receives a mean annual rainfall of 303 mm. Temperature varies from 32 to 36 °C in summer and from 4 to 7 °C in winter.

2.2. Development of *Acacia* seeds and life cycle of *Bruchidius*

Flowering phenology and seed development were noted. Samples of pods were collected and examined for trace of damage and presence of eggs, larvae or emergence hole.

After emergence of the adult bruchid, we dissected the seed and pod to determine the location of the pupal chamber. The path of the larva through the seed, the number of seeds fed upon, the point of entry through the pod and seed coat, were also examined. Weights of seeds and insects were performed on a torsion balance recording to 0.05 mg.

The males and females of *Bruchidius raddianae* Anton & Delobel were placed into oviposition chambers each filled with 50 three year old, uninfested seeds of *A. raddiana*. Each chamber was a glass jar of 3 cm diameter by 4.5 cm high. After 15 days, when eggs were produced, all adult beetles were removed and the jar was stored at 20 °C and 60% of relative humidity. Development of eggs was observed under a binocular microscope.

The jars were controlled on hatched and non-hatched eggs, dead first instar larvae and seeds with entrance hole. The observation of the detailed morphology of eggs, fourth instar larvae and adult beetles, was made using scanning electron microscopy (Philips XL 30).

2.3. Degree of infestation

The pods of *A. raddiana* were collected from the National Park of Bou Hedma below 10 trees selected randomly. Pods of each tree were pooled. Seeds were removed and 350 seeds were examined for bruchids in order to establish differences in bruchid infestation between trees. Seeds predated by *B. raddianae* can be recognized by a round hole either with a diameter of less than 0.5 mm, as a sign of the first instar's entrance, or with a diameter of 1 to 3.5 mm, as sign of the adult beetle's departure.

The percentage of infestation is calculated of the following manner:

$$\% \text{ of infestation} = \left(\frac{\text{number of seed infested}}{\text{number of seed examined}} \right) \times 100$$

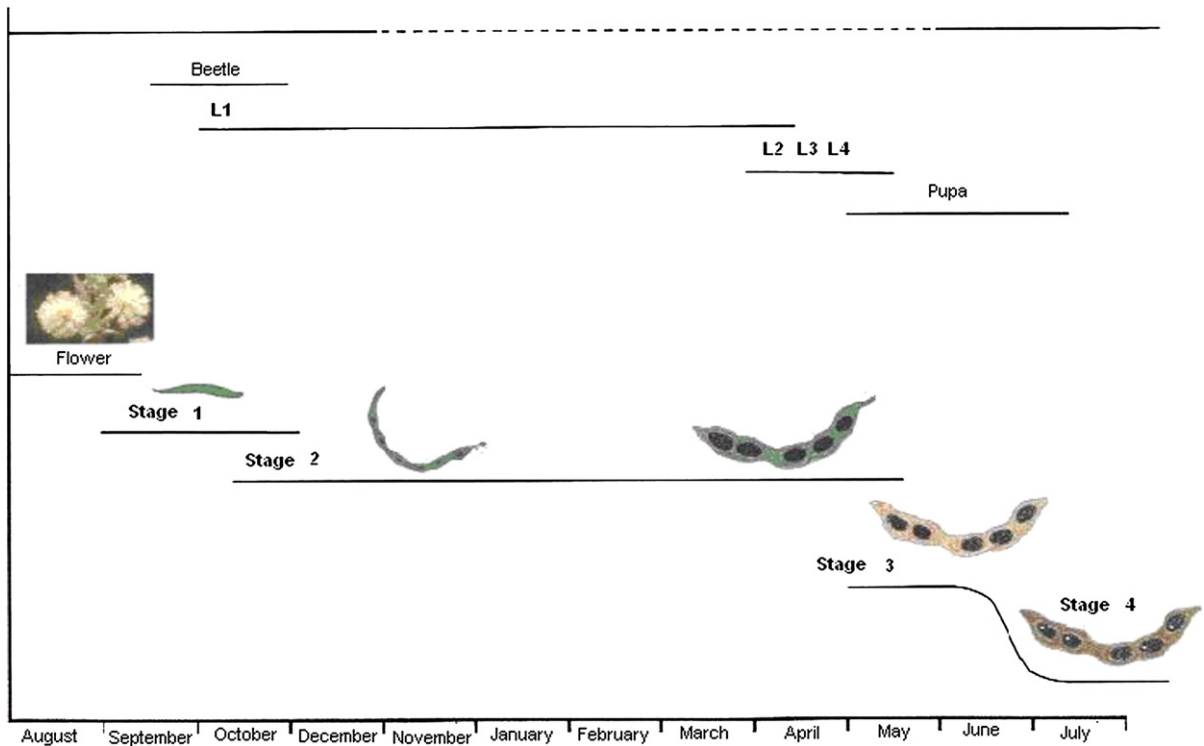


Fig. 1. Relation between cycle of *Bruchidius* and phenology of *Acacia*. L1, L2, L3 and L4: the four larvae stages of *B. raddianae*; Stage 1: green pods which seeds of which are not yet formed; Stage 2: green pods with visible seeds during growth; Stage 3: yellow pods with dehydrated pericarp; Stage 4: dry pods with mature seeds. (For interpretation of the references to colour in this figure legend, the reader is referred to the web version of this article.)

3. Results and discussion

3.1. *Bruchidius* identification

The species attacking seeds of *A. raddiana*, has been identified by one of us. It consists of *Bruchidius raddianae* Anton & Delobel 2003. It is a small-sized species with rather variable color of adults, from almost uniformly light yellowish to light reddish-brown with slightly darker and paler spots to distinctly chequered with blackish-brownish and whitish spots.

B. raddianae is distinguished from the closely related *B. centromaculatus* by having stronger remote eyes, weaker teeth at the base of elytra, complete shiny margin surrounding deep foveae of female pygidium, shorter median lobe [14]. The name refers to larval development in seeds of *Acacia tortilis* ssp *raddiana*. Other host plants mentioned by various authors include *A. ehrenbergiana*, *A. farnesiana*, *A. gerrardii*, *A. nilotica*, *A. Senegal*, *A. seyal* and *A. sieberiana*. This insect has not been, so far, the object of exhaustive survey, and some details of its biology are still unknown.

3.2. Development of *Acacia* seeds and life cycle of *Bruchidius*

The following description is dealing with *Acacia raddiana* and *Bruchidius raddianae*, as it is the most extensively examined interaction, but appears to be very typical of all combinations found in this survey. Fig. 1 is based on bulked information acquired during the period of study.

Flower buds develop in racemes for several months before flowering in August and September, with variation in peak flowering of up to several weeks between conspecific trees. Young soft pods are evident from early August. They enlarge considerably until April. Generally, *Bruchidae* species lay eggs on pods of defined phonological stages: dry pods as the case of *Acanthoscelides obtectus* (Say), green pods as the case of *Bruchus pisorum* [15]. As for the case of *Bruchidius atrolineatus* harmful to *Vigna unguiculata*, females lay eggs on green pods and then on dry pods [16]. In September, females of *B. raddianae* oviposit on the epicarp of green pods, seeds are not yet formed. Eggs are laid singly, on the surface of young pods (Fig. 2a). The egg

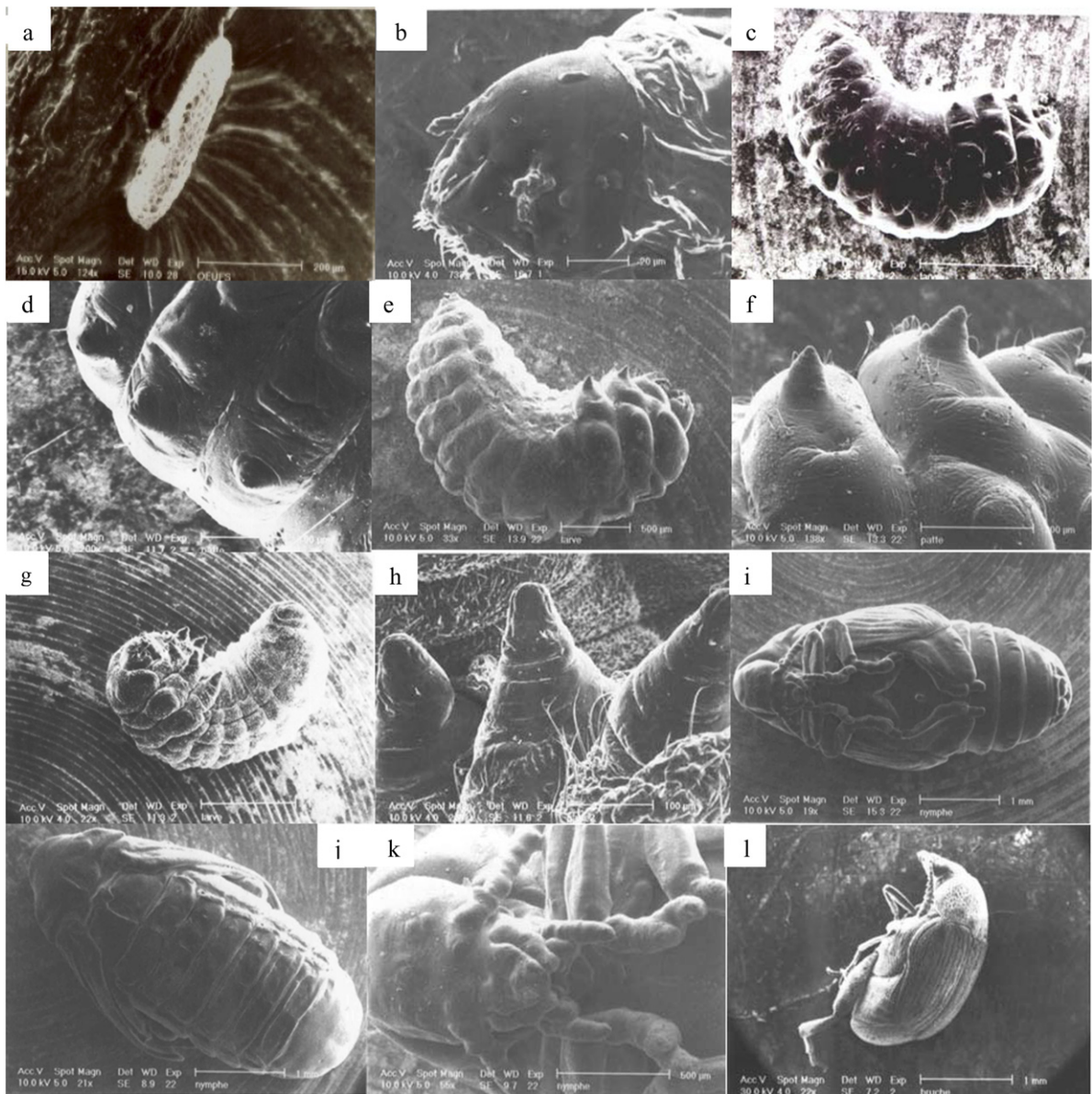


Fig. 2. (a) Egg of *Bruchidius raddianae* (bar = 200 μm). (b) First instar larva (bar = 20 μm). (c) Second instar larva (bar = 500 μm). (d) Locomotion bulges of second instar larva (bar = 50 μm). (e) Third instar larva (bar = 500 μm). (f) Locomotion bulges of third instar larva (bar = 200 μm). (g) Fourth instar larva (bar = 1 mm). (h) Locomotion bulges of fourth instar larva (bar = 100 μm). (i) Ventral face of the nymph (bar = 1 mm). (j) Dorsal face of the nymph (bar = 1 mm). (k) Head of the nymph (bar = 500 μm). (l) Beetle (bar = 1 mm).

had a mean dry mass of $8.6 \pm 3.5 \mu\text{g}$, with a water content of $50.1 \pm 6\%$ in the fresh egg. They enlarge considerably during October, with seeds swelling noticeably by the end of that month. First instar larvae ($800 \pm 1.5 \mu\text{m}$; $1.5 \mu\text{g}$) (Fig. 2b) have to fulfill several activities: cutting a hatching window out of the chorion, departure from the chorion and it attacks directly the partition of the pod. It takes 7 h thereabouts to cross this pod while letting adhere to its surface the cockle of the

egg empty and transparent, and digging a tunnel gallery in the cloth of the pod.

The growth and elongation of pods continues until the April to attain their sizes and their definitive structures. Finally, the first instar larva enters the seed. Each larva develops inside a single seed. The neonate larva molt while giving birth to the last three larval stadiums (L2: $1.5 \pm 0.5 \text{ mm}$, 1 mg (Fig. 2c and d); L3: $2.6 \pm 0.9 \text{ mm}$, 2.5 mg (Fig. 2e and f); L4: $2.9 \pm 0.3 \text{ mm}$,

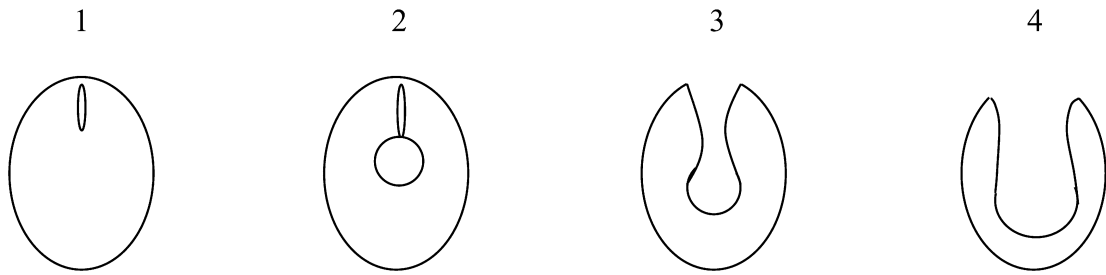


Fig. 3. Feeding pattern of larva of *Bruchidius raddianae* in seeds of *Acacia raddiana*. The testa of the seeds is removed for the demonstration of the damage. Stage 1 → first-instar larva, Stage 2 → second instar larva, Stage 3 → third instar larva, Stage 4 → fourth instar larva.

3 mg) (Fig. 2g and h). During May, pods become yellow with dehydrated pericarps. Before changing into the nymph, the larvae of the last stage go through a prenympal stage. Nymphosis occur into a hull. This lodge is prepared by the larvae at the end of its latest larval stage. This behaviour was also observed in the case of *Acanthoscelide obtectus* and *Bruchus pisorum*. Nymph (3.5 ± 0.3 mm, 5 mg) (Fig. 2i–k) changes into adult. The latter is soft with yellow color: After 5 days, it acquires its definitive aspect (Fig. 2l). From June, the seeds harden, pods become dry and the newly emerged adult of *B. raddianae* makes an exit hole. *Bruchidius raddianae* is univoltin species that is it has only one generation per year. The study of *Bruchidius raddianae* larvae stages in *Acacia* seeds allowed us to specify the temporal distribution of larvae as follows:

- larvae of the first stage L1 and that of the second stage L2 are totally absent in dry seeds;
- the third larvae stage can be observed in dry seeds but at low percentage;
- the fourth larvae stage L4 can be developed in dry seeds.

During development from egg to imago, the dry weight of the bruchid increase from 1.5 µg (first instar larva) to a mean of nearly 5 mg. The only food available to the larva is that of the embryo of *A. raddiana*. After the first instar larva has bored through the seed coat they start to feed in center of the embryo, i.e., in the great cotyledons by first creating a hole (Fig. 3). During the further development of the larvae, they attack the embryonic axis, destroying the plumula and the adaxial part of the radicle. As soon the main axis is nevermore have germination success, thus safeguarding the development of the larva.

3.3. Bruchid infestation between different trees

The infestation size of *A. raddiana* seeds by bruchids varies from one year to another according to the hu-

Table 1

The mean (±SE) percentage (%) of bruchid infested *A. raddiana* on different trees. 350 seeds of each trees were sampled

Tree	Mean (±SE) % seeds infested
1	43 ± 5.6
2	56 ± 7.3
3	78.2 ± 4.3
4	25.9 ± 13.3
5	69.7 ± 8.6
6	55.1 ± 10.8
7	85.6 ± 7.8
8	35.7 ± 15.4
9	79.9 ± 11.2
10	68.5 ± 9.3

midity, temperature and the rainfall [17,18]. In this current study, Bruchid infestation of seeds varies significantly between *A. raddiana* trees (one-way ANOVA, $F = 0.082$; $P < 0.999$, Table 1). The high rates of bruchid infestation (from 25.9 to 79.9%), may be attributed to the high density and condensation distribution of this species at the park.

Very high infestation rates have been found in other *Acacia* species for seeds, where reinfestation of the seeds occur, but the rates for seeds from fresh pods are generally lower [9,11]. Differences in bruchid infestation between trees has been widely reported [18–20]. This may relate to the size of the seed crop and tree density since the proportion of a seed crop destroyed and its size are often inversely related and infestation may be higher at low tree densities [21]. There may also be differences in seed protection against bruchids; for example, some trees of *Acacia raddiana* produce gum from their seed pods following the penetration of the first larva from egg mass; the immature seeds remain very small throughout the year and then abruptly grow to maturity just before being dispersed. Several species with swollen seed pods have developed a defense strategy against bruchids: thorn acacias flake off the surface of their pods, and this removes the eggs laid on that surface [22]. The seeds of *Cassia siamea* are

such that bruchids cannot mature in them [23]. Concerning *Bauhinia monandra*, there is a layer of material on the seed surface that swells when the pod opens and detaches the attached eggs [23]. In *Dehiscence* (*Leucaena*), fragmentation (*Mimosa*) or explosion (*Canavalia*) of pods, scatters the seeds to allow them to escape from larvae coming through the pod walls and from ovipositing females [24]. It is to be noted that inter tree variation in attack rate, and generalizations on infestation levels based on samples from one or a few trees may be grossly misleading, a conclusion in accord with Janzen data on bruchid infestation of *A. farnesiana* in Costa Rica.

Seed predation of *Acacia tortilis raddiana* in the national park of Bou Hedma raises a real problem which makes a threat to the presence of this species, not only in Tunisia, but also in Asia and sub-Saharan Africa, as reported by Anton et al. [14]. However, in Tunisia the presence of *Bruchidius raddianae* seems to be very dangerous, since our observations revealed the pod infestation from the beginning of its formation, where a majority of produced seeds were infested by this species. In addition, neonate larvae hollow out a gallery in pod tissues and reach the nearly seed. During its growth phase in the seed, the entire cotyledon is devoured. The seeds obtained are dangerously infested and germination is inhibited. Recent field observations (spring 2006) in the Bou Hedma Natural Park revealed: (i) a high tendency of seeds predation; and (ii) a low density of *A. raddiana* seedlings, thus supposing a high rate Bruchid infestation. Therefore, preventive measures have to be recommended (biological and integrated fight) in order to restrict seed predation and ensuring the germination within the Bou Hedma Park, considered, by UNESCO, as a biosphere reserve. In these conditions, seed germination increases species density in the park and contributes to the preservation of forest strata in this pre-Saharan ecosystem.

Acknowledgements

The authors are indebted to Professors Zouhaier Fakhfakh and Olfa for their able technical assistance at the SEM laboratory, Faculty of Sciences Sfax, Tunisia.

References

- [1] J. Timberlake, Handbook of Botswana Acacias, Ministry of Agriculture, Gaborone (Botswana), 1980.
- [2] S.M.H. Ayoub, L.K. Yankor, Field trials for the evaluation of the molluscicidal activity of *Acacia nilotica*, *Fitoterapia* 55 (1984) 305–307.
- [3] D.M.W. Anderson, Chemotaxonomic aspects of the chemistry of *Acacia* Gum exudates, *Kew Bull.* 32 (1978) 529–536.
- [4] L. Boulos, Medicinal Plants of North Africa, Reference Publications Inc. Algonac, Michigan, USA, 1983.
- [5] C.W. Fagg, J.L. Stewart, The value of *Acacia* and *Prosopis* in arid and semi-arid environments, *J. Arid Environ.* 27 (1994) 3–25.
- [6] S. Haoua, H. Mourier, Non-Poisonous Methods of Pest Control During Forest Seed Collection, Handling, Storage and Transfer, CNSF Ouagadougou, Burkina Faso, 1990.
- [7] B.J. Southgate, Univoltine and multivoltine cycles: their significance, in: V. Labeyrie (Ed.), *The Ecology of Bruchids Attacking Legumes (Pulses)*, Junk, The Hague, The Netherlands, 1981, pp. 17–22.
- [8] M.F. Miller, M. Coe, Is it advantageous for *Acacia* seeds to be eaten by ungulates?, *Oikos* 66 (1993) 364–368.
- [9] K. Tybirk, Regeneration of Woody Legumes in Sahel, in: AAU Report, vol. 27, Aarhus Univ. Press, Aarhus, Denmark, 1991, pp. 1–81.
- [10] D.H. Janzen, Specificity of seed-attacking beetles in a Costa Rican deciduous forest, *J. Ecol.* 68 (1980) 929–952.
- [11] M. Coe, C. Coe, Large herbivores, acacias trees and bruchid beetles, *S. Afr. J. Sci.* 83 (1987) 624–635.
- [12] W.H.O. Ernst, Nutritional aspects in the development of *Bruchidius sahlbergi* (Coleoptera ~ *Bruchidae*) in seeds of *Acacia erioloba*, *J. Insect Physiol.* 38 (11) (1992) 831–838.
- [13] M. Chaïeb, Influences de réserves hydriques du sol sur le comportement comparé de quelques espèces végétales de la zone aride tunisienne, thèse, université des sciences et techniques du Languedoc, Montpellier, 1989 (292 p.).
- [14] K.W. Anton, A. Delobel, African species of the *Bruchidius centromaculatus* group with eyed female pygidium (Coleoptera: Bruchidae: Bruchinae), *Genus* 14 (2) (2003) 159–190.
- [15] A.S. Balachowsky, in: *Entomologie appliquée à l'agriculture traitée*, Tome I, Masson et C^{ie} éditeurs, 1962, pp. 434–469.
- [16] J. Huignard, D. Rojas-Rousse, I. Alzouma, L'activité reproductrice de *Bruchidius atrolineatus* en zone sahélienne. Mise en évidence d'une diapause imaginale, *Insect Trop. Sci. Appl.* 5 (1) (1984) 41–63.
- [17] G. Halevy, Effects of gazelle and seed beetles on germination and establishment of *Acacia* species, *Isr. J. Bot.* 23 (1974) 120–126.
- [18] W.H.O. Ernst, J.E. Decelle, D.J. Tolsma, Predation of seeds of *Acacia tortilis* by insects, *Oikos* 54 (1989) 294–301.
- [19] M.T. Hoffmann, R.M. Cowling, C. Douie, S.M. Pierce, Seed predation and germination of *Acacia erioloba* in the Kuiseb River Valley, Namib Desert, *S. Afr. J. Bot.* 5 (1989) 103–106.
- [20] M.F. Miller, *Acacia* seed predation by bruchids in an African savanna ecosystem, *J. Appl. Ecol.* 33 (1996) 1137–1144.
- [21] M.J. Mattson, Relationship between cone crop size and cone damage by insects in red seed production areas, *Can. Entomol.* 103 (1971) 617–621.
- [22] D.H. Janzen, Seed-eaters versus seed size, number, toxicity and dispersal, *Evolution* 23 (1969) 1–27.
- [23] J.C. Bridwell, Notes on the Bruchidae and their parasites in the Hawaiian Islands, *Proc. Hawaii Entomol. Soc.* 3 (1918) 465–505.
- [24] R.A. Cushman, Notes on the host plants and parasites of some North American *Bruchidae*, *J. Econ. Entomol.* 4 (1911) 489–510.

The influence of *Acacia tortilis* (Forssk.) Subsp. *raddiana* (Savi) and livestock grazing on grass species composition, yield and soil nutrients in arid environments of South Tunisia

Fathia Abdallah^a, Zouhaier Noumi^a, Blaise Touzard^b, Azaiez Ouled Belgacem^c, Mohamed Neffati^c, Mohamed Chaieb^{a,*}

^aFaculté des Sciences, Laboratoire de Biologie et d'Ecophysiologie des végétaux en milieu aride, Université de Sfax, Sfax, Tunisia

^bLaboratoire Ecologie des Communautés, Université Bordeaux 1, UMR INRA 1202 BioGeCo, Avenue des Facultés, 33405 Talence, France

^cInstitut des Régions Arides Medenine, Tunisia

Received 3 November 2006; accepted 25 February 2007

Abstract

The objectives of the study, conducted during the 2003/2004 growing season in the National Park of Bou Hedma (South Tunisia), were to quantify the effects of the single-woody species *Acacia tortilis* subsp. *raddiana* on grass species composition, on total plant cover, on density of perennial species, on dry matter (DM) yield and on soil nutrients at lightly and heavily grazed sites. In each study site, two subhabitats were distinguished, i.e. under tree canopies and open grasslands. In the lightly grazed site, the nutrient status of soil (organic matter, total N, extractable P, K⁺, Ca²⁺, Na⁺, Mg²⁺) under *Acacia raddiana* canopy, was found to be significantly higher ($p < 0.05$) than under the open grassland. In the same way, total plant cover ($p < 0.05$), density of perennial species ($p < 0.01$) and DM yield ($p < 0.01$) were significantly higher under tree canopies in the lightly grazed site. Heavy grazing proved to exert a strong overriding effect over the positive influences of the woody plants. For most studied parameters, a non-significant difference was recorded between canopied and uncanopied subhabitats. Some palatable species were frequently found under trees. In the heavily grazed site, these species are being replaced by less desirable species. This emphasizes the importance of conservation stocking rates and proper pasture management.

© 2007 Elsevier GmbH. All rights reserved.

Keywords: Tree canopies; Open areas; Grass composition; Yield; Soil enrichment; Facilitation

1. Introduction

In arid and semi-arid zones, trees may have negative and positive effects on their immediate environment. The result of these interactions is the creation, under canopy, of a subhabitat that differs from the open grassland and exerts different influences on the herbaceous layer (Anderson et al., 2001; Belsky et al., 1989;

*Corresponding author. Tel.: +216 74 274 923;

fax: +216 74 274 437.

E-mail addresses: f.abdallah1@voila.fr (F. Abdallah), zouhaiern@yahoo.fr (Z. Noumi), b.touzard@ecologie.u-bordeaux1.fr (B. Touzard), Azaiez.Ouledbelgacem@ira.rnrt.tn (A.O. Belgacem), neffati.mohamed@ira.rnrt.tn (M. Neffati), mohamed.chaieb@gnet.tn (M. Chaieb).

Smit, 2004). The positive interactions, or facilitation, among plants have been shown to be important in many ecosystems around the world (Greenlee and Callaway, 1996). Trees have been shown to directly enhance the fitness of other plants by providing shade, to increase soil water storage, soil nutrients, and soil oxygen, or to shelter from harsh weather (Belsky et al., 1989; Mishra et al., 2003; Rhoades, 1996; Smit, 2004; Vetaas, 1992) and plants may indirectly enhance the fitness of other plants by protecting them from herbivores (Callaway and Tyler, 1999). In arid environments that are strongly swept by winds, the grasses growing under a woody cover are more protected from resulting negative mechanical effects, which can explain the higher herbaceous biomass under the shrubs compared to open grounds (Montana et al., 1991). Depending on their density, trees can also reduce erosion and reverse desertification (Young, 1989).

Acacia tortilis (Forssk.) subsp. *raddiana* (Savi) is the most important woody species in the pre-Saharan Tunisia zone. It represents the only spontaneous and forest tree persisting on the edge of the desert and it is considered as a “Keystone species” (Mills et al., 1993). The effect of *Acacia* trees on their physical, chemical, and biological environments is extensively studied in different ecosystems (Abule et al., 2005; Belsky et al.,

1993; Burke, 2006; Deans et al., 2003; Hagos et al., 2005). In the south of Tunisia, in spite of the importance assigned to the species, the role the tree can play on its environment, has not been studied yet.

The present work, carried out in a lightly and a heavily grazed site of southern Tunisia, has as objectives to know if *Acacia* trees have a positive or negative effect on (i) the floristic composition, (ii) total plant cover (%), (iii) dry matter (DM) yield (kg ha^{-1}), (iv) density of perennial species (number of plants m^{-2}), and on the other hand if this effect is the result of a modification of soil parameters (organic matter (OM), total nitrogen content, phosphorus and exchangeable cation variables such as Na^+ , K^+ , Mg^{2+} , Ca^{2+}).

2. Materials and methods

2.1. Study sites

The experiment was carried out in two sites located in and adjacent to Bou Hedma National Park (South of Tunisia, Fig. 1), differing in grazing intensity. The first site, situated inside the park, is submitted to light grazing; however, the second site, situated in the neighboring pastoral grazing land, is heavily grazed by

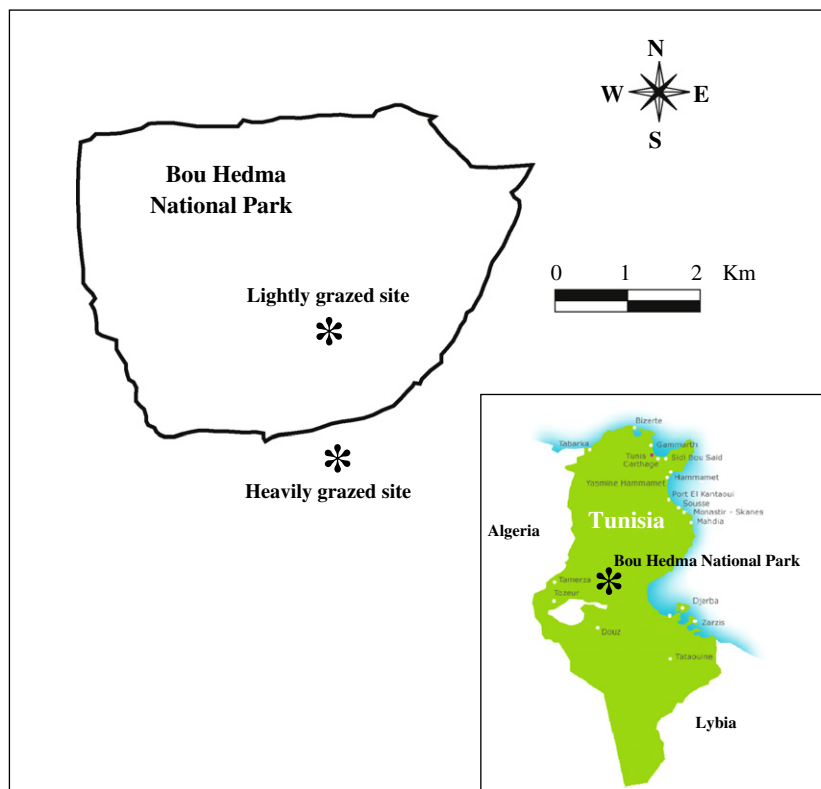


Fig. 1. Localization of the study sites inside and outside the Bou Hedma National Park (South Tunisia). The black line indicates the limits of the park.

sheep and goats. Bou Hedma National Park (34°39'N and 9°48'E), covering an area of 4569 ha, is characterized by an arid Mediterranean bioclimate with a moderate winter (Le Houerou, 1959). The mean annual rainfalls vary between 100 and 200 mm. The annual mean temperature is about 17.2 °C while the minimal and maximal monthly temperature means were, respectively, 3.8 °C (December and January) and 36.2 °C (July and August).

The soil of the experimental areas is composed of quaternary sandy deposits and covered by *A. tortilis* subsp. *Raddiana*, pseudo-savanna, in association with perennial grass species (*Cenchrus ciliaris*, *Digitaria commutata*) and two species of the genus *Hammada* (*Hammada schmittiana*, *Hammada scoparia*), which belong to Chenopodiaceae family.

Experiments were conducted at the beginning of the 2003–2004 growing season in late October. Within each site, two “subhabitats” were distinguished (Fig. 2). The first subhabitat was located under *Acacia raddiana* canopies (canopied subhabitat) and the second in the open area, between the tree canopies (uncanopied subhabitat = open area).

2.2. Climatic conditions during the investigation period

The total quantity of rainfall, recorded at Bou Hedma during the 2003/2004 growing seasons, was 218.4 mm (Table 1). Precipitations started with an important quantity during September (63.5 mm) and were well distributed in time. The received precipitations during fall (September–November) are vital for colonization of annual species and for the beginning of development of perennial species. According to Floret and Pontanier

(1982), only rains higher than 10 mm are efficient and beneficial for vegetation in arid areas.

2.3. Vegetation sampling

In the first study site, 24 (7.5 m long) transects were set up in the canopied subhabitat and four transects in the uncanopied subhabitat in order to measure the floristic composition, total plant cover and individual species cover using the quadrat point method (Daget and Poissonet, 1971). In the same way, 12 transects were placed under the tree canopies (with a mean crown diameter of about 9.16 ± 3.54 m) and two in the open area at the level of the second study site. The mean crown diameter was deducted from the longest length of the vertically projected canopy surface. Observations were made every 5 cm, for a total of 150 points along each transect to determine total plant cover (in%) and cover (in%) of each herbaceous species sampled.

The density of perennial species per square meter was determined within 28 quadrats of 7.5 m² area in the lightly grazed site (24 and 4, respectively, at the canopied and uncanopied subhabitat) and 14 in the heavily grazed site (12 and 2, respectively, at the canopied and uncanopied subhabitat). To assess the DM of above-ground parts of vegetation, we used the formula of Le Houérou (1987):

$$DM(\text{kg ha}^{-1}) = r * 43.1 \pm 3.6$$

$$\times (r : \text{perennial species cover in } \%)$$

2.4. Soil sampling

Under tree canopies, as well as in open areas, samples of soil were taken at six different depths: 0–20, 20–40,

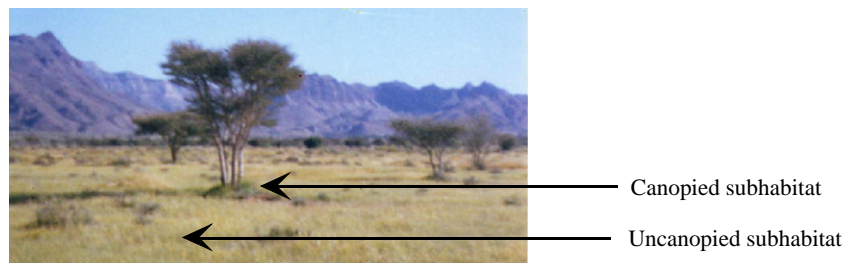


Fig. 2. Localization of canopied subhabitat and uncanopied subhabitat surrounding *Acacia raddiana*.

Table 1. Monthly rainfall (mm) recorded at Bou Hedma National Park during the experiment year (2003/2004)

S	O	N	D	J	F	M	A	M	J	J	A	Total	Rain days number/year
63.5	22.4	20.5	57.8	3	0	36.5	7	6.7	1	0	0	218.4	34

40–60, 60–80, 80–100 and 100–120 cm. A total of 12 samples in each site (6 under canopy, 6 open area) \times 2 sites = 24 samples were collected. The soil samples were kept in plastic bags, labeled, sealed and transported to the Medenine Institute of Arid Regions (Tunisia). Soils were air-dried and sieved with a sifter of 2 mm. For chemical analyses soil pH and electrical conductivity were determined (Saturated paw method, AFNOR, 1987) by pH meter and conductivity meter, respectively. Total nitrogen (N) (Kjeldahl method, Jackson, 1958), % of OM (Walkley-Black method, 1934), and phosphorus (calorimetric method, Murphy and Riley, 1962) were also determined. Potassium (K^+), calcium (Ca^{2+}), magnesium (Mg^{2+}) and sodium (Na^+) were determined by atomic absorption spectrometry (Atomic Absorption spectrophotometer 6800, Analytical Instruments Division Kyoto Japan, SHIMODZOU corporation, www.shimodzou.com).

2.5. Data analysis

All the data were subjected to analysis of variance (ANOVA) by using SPSS (10.0). The values of probability lower than 0.05 ($p < 0.05$) were regarded as statistically significant. Subhabitats (canopied or uncanopied subhabitat) corresponded to the independent variables whereas total plant cover, DM yield, density and soil nutrients corresponded to the dependent variables. No transformations were required to meet parametric assumptions for ANOVA.

3. Results

3.1. Total plant cover and dry matter (DM) yield

In the lightly grazed site, statistical analyses of total plant cover and DM yield produced a significant difference between the two subhabitats (Table 2). The highest mean of these parameters was recorded under *A. raddiana* canopies. However, a non-significant difference was found between the two subhabitats at the

heavily grazed site. The total plant cover and the DM yield values tended to be lower under tree canopy.

3.2. Perennial species density

Perennial species density was significantly affected by *A. raddiana* canopy and grazing intensity (Table 2). Density was appreciably constant in the heavily grazed site; there was no significant difference between the two subhabitats ($p > 0.05$). This difference was highly significant in the lightly grazed site ($p < 0.01$). In this site, the perennial species density was four times higher in the canopied subhabitat than in the uncanopied subhabitat.

3.3. Herbaceous species cover

Only species presenting a cover higher than of 1% are mentioned (Table 3). In the lightly grazed site, statistical analysis of the species cover produced significant differences ($p < 0.05$) for some grass species (*Eragrostis papposa*, *C. ciliaris*, *Cynodon dactylon*) and nitrophilous species (*Sisymbrium irio* and *Chenopodium album*). The highest cover of these species was recorded under the tree canopy. Their covers varied from 2% to 8.6% in the canopied subhabitat whereas it did not exceed 1.67% in the second subhabitat. Other forbs (*H. schmittiana* and *Senecio gallicus*) were significantly frequent in the open area ($p < 0.05$). *H. schmittiana* cover was of 1.5% under *A. raddiana* canopy; however, it was about 7% in the open area.

Outside the park, a non-significant difference was found between the two subhabitats for *Stipa capensis*, *Plantago ovata*, *Paronychia arabica*, *Stiagrostis pungens*, *Astragalus armarus* and *Lycium shawii*. Their cover varied between 1.17% and 4.33% in the canopied subhabitat and between 0% and 5.67% in the uncanopied subhabitat. In the heavily grazed site, a significant difference was recorded for *Asphodelus tenuifolius*, with the highest cover in the canopied subhabitat. In this site, *P. arabica* and *Scorzonera undulata* are more widespread in the uncanopied subhabitat.

Table 2. Variations of total plant cover (%), dry matter ($kg\ ha^{-1}$) and density of perennial species ($plants\ m^{-2}$) occurring under *Acacia raddiana* canopies and in open areas in (lightly grazed site) and outside (heavily grazed site) the Bou Hedma National Park

	Lightly grazed site			Heavily grazed site		
	Canopied subhabitat	Uncanopied subhabitat	Subhabitat effect	Canopied subhabitat	Uncanopied subhabitat	Subhabitat effect
Total plant cover (%)	64.7 \pm 8.33	53.67 \pm 3.3	*	13.28 \pm 1.46	16.33 \pm 4.24	NS
DM ($kg\ ha^{-1}$)	1546 \pm 836.6	641.1 \pm 44.43	**	514.8 \pm 232.6	646.5 \pm 101.8	NS
Density ($plants\ m^{-2}$)	35.23 \pm 3.67	8.48 \pm 2.60	**	6.87 \pm 1.91	5.30 \pm 1.48	NS

Significance: * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, NS: no significance.

Table 3. Variations of herbaceous species cover (%) occurring under *A. raddiana* canopies and in open areas in (lightly grazed site) and outside (heavily grazed site) the Bou Hedma National Park

Species	Lightly grazed site			Heavily grazed site		
	Canopied subhabitat	Uncanopied subhabitat	Subhabitat effect	Canopied subhabita	Uncanopied subhabitat	Subhabitat effect
<i>Phodelus tenuifolius</i>	0.05	0	NS	4.33	1.99	*
<i>Astragalus armatus</i>	0	0	NS	1.17	0.66	NS
<i>Cenchrus ciliaris</i>	8.6	0.67	**	0	0	NS
<i>Chenopodium album</i>	2.42	0	*	0	0	NS
<i>Cynodon dactylon</i>	2	0	*	0.29	0	NS
<i>Diplotaxis simplex</i>	8.67	13.67	NS	0.05	0.66	NS
<i>Emmenanthe sp. inosus</i>	0.22	1	NS	0.05	0	NS
<i>Eragrostis papposa</i>	3.48	1.67	*	0	0	NS
<i>Hammada schmittiana</i>	1.5	7.24	**	0.05	0	NS
<i>Lycium shawii</i>	0.5	0	NS	1.72	0	NS
<i>Malva aegyptiaca</i>	1.36	0.67	NS	0	0	NS
<i>Neurada procumbens</i>	0.58	0	NS	0.67	4.33	**
<i>Paronychia arabica</i>	15	10.67	NS	3.33	4.33	NS
<i>Plantago ovata</i>	7.7	15	NS	1.22	0.67	NS
<i>Scozonera undulata</i>	0	0	NS	0	1.33	NS
<i>Senecio gallicus</i>	0	1.67	**	0	0	NS
<i>Stipa capensis</i>	4.6	8.33	NS	2.5	5.67	NS
<i>Stipagrostis pungens</i>	0	0	NS	2	0.33	NS
<i>Symbrium irio</i>	9.28	0	**	0	0	NS

Significance: * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, NS: no significance.

3.4. Soil properties

The results of soil sampling are presented in Figs. 3–5. A significant difference was found between the OM content in the soil from the canopy area and open area ($p < 0.05$), with the highest OM content under the *A. raddiana* canopies. Mean OM of soil varied from $0.61\% \pm 0.46$ in the canopied area to $0.15\% \pm 0.13$ in the open area (Fig. 3a). However, in the heavily grazed site, a non-significant difference was recorded ($p > 0.05$).

Similar to OM, the N content was generally low. In the lightly grazed site, as well as in the heavily grazed site, a significant difference was found between the N content in the soil from canopy area and uncanopied area, with the N soil content higher under *A. raddiana* (Fig. 3b). The mean soil N varied between 0.13% and 0.28% in the first area and 0.06–0.22% in the second.

The extractable P content of the soil collected from the various subhabitats is presented in Fig. 3c. In both lightly and heavily grazed sites, though a statistically significant difference was found between canopied and uncanopied subhabitats ($p < 0.05$), the highest mean P content was recorded under canopy (33.09 ± 11.74 and $11.79 \pm 5.46 \text{ mg kg}^{-1}$, respectively, in the lightly and heavily grazed sites) and declined toward the open area (19.04 ± 9.29 and $3.58 \pm 2.08 \text{ mg kg}^{-1}$, respectively, in the lightly and heavily grazed sites).

The results of the exchangeable cation variables of the soils sampled from the two experimental sites showed higher values for the canopy subhabitat compared to the open area in all cases (Fig. 4). In both sites, a significant difference ($p < 0.05$) was found between the mean Ca^{2+} content in the soil from canopy area ($16.2 \pm 2.6 \text{ mg kg}^{-1}$ outside the park and $23.31 \pm 3.52 \text{ mg kg}^{-1}$ inside the park) and uncanopied area ($10.17 \pm 2.41 \text{ mg kg}^{-1}$ outside the park and $16.41 \pm 5.31 \text{ mg kg}^{-1}$ inside the park) (Fig. 4a).

In the lightly grazed site, a significant difference was found between the K^+ content in the soil from canopy area and uncanopied area ($p < 0.01$) (Fig. 4b). Mean K^+ contents recorded were, respectively, 21.51 ± 6.56 and $13.31 \pm 1.31 \text{ mg kg}^{-1}$. However, a non-significant difference was recorded in the heavily grazed site.

A significant difference was found between the Na^+ content in the soil from the canopy area and the open area (Fig. 4c). The mean Na^+ content is higher in the canopied subhabitat (14.81 ± 2.33 and $10.97 \pm 2.79 \text{ mg kg}^{-1}$, respectively, in the lightly and highly grazed site) than in the uncanopied subhabitat ($9.06 \pm 1.14 \text{ mg kg}^{-1}$ in the lightly grazed site and $5.97 \pm 4.36 \text{ mg kg}^{-1}$ highly grazed site).

In the lightly grazed site, a significant difference for the Mg^{2+} content of the soil collected from the canopied and uncanopied subhabitats was recorded (Fig. 4d). Mg^{2+} content was highest under tree canopy

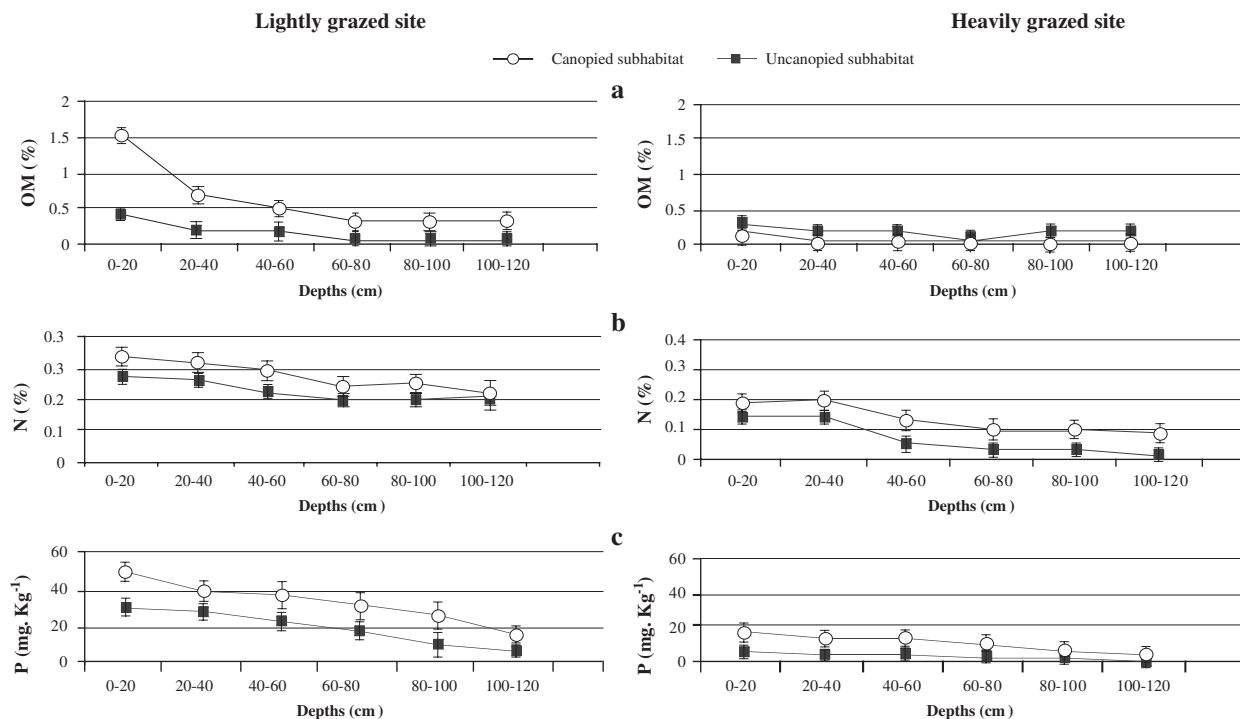


Fig. 3. Concentrations of organic matter (OM) (3a), total nitrogen (N) (3b), phosphorus (P) (3c) of soils occurring under *Acacia raddiana* canopies and open areas at six depths at different grazing intensity inside (lightly grazed site) and outside (heavily grazed site) the Bou Hedma National Park (South Tunisia).

($4.47 \pm 0.83 \text{ mg kg}^{-1}$) but only $2.77 \pm 1.17 \text{ mg kg}^{-1}$ in the second subhabitat. A non-significant difference was registered at the heavily grazed site.

The pH soil values were the highest under canopy (it is about 7.7) and decreased farther away (7.6), but none of the subhabitats differed significantly ($p > 0.05$) from each other (Fig. 5a). Electrical conductivity (Fig. 5b) was higher in the canopied subhabitat ($0.72 \pm 0.24 \text{ mS cm}^{-1}$ in the lightly grazed site and $0.62 \pm 0.24 \text{ mS cm}^{-1}$ in the highly grazed site) than in the uncanopied subhabitat (it varies from 0.63 ± 0.24 to $0.42 \pm 0.24 \text{ mS cm}^{-1}$), but a non-significant difference was found between the electrical conductivity of the soil from the canopy area and the uncanopied area.

4. Discussion

4.1. Tree and herbaceous dynamics

In accordance with Belsky et al. (1989), Vetaas (1992), and Belsky et al. (1993); the main results of this study show that, inside the National Park of Bou Hedma, total plant cover and the DM were higher under tree canopy. The increase recorded for these two parameters can be allotted to the high soil fertility under the *A. raddiana* canopy. In arid zones, which are greatly swept by winds, trees enable a better protection of

species growing under canopy, which probably explains the improvement of total plant cover and the DM observed in the canopied subhabitat compared to the open area. It is the same for the density of perennial species (Muoghalu and Isichei, 1991) which also shows a high significant increase in canopied subhabitats compared to the open areas. Moreover, a high number of plant individuals support fixing of soil particles, which has a positive effect on fertility and water balance of soil (reduction of evapotranspiration) and allows the creation of a microclimate which favors the establishment of palatable perennial species with a high water-use efficiency (Amundson et al., 1995). The mechanism of improving soil water balance by a plant cover that is fixing soil particles is based on the following: the plant cover (especially of perennial species) can catch wind-blown sand under the plant tussocks which enhances the water retention and minimizes the evaporation. Consequently, it produces a reduction of soil aridity (Floret and Pontanier, 1984). The presence or absence of vegetation can have a significant effect on soil OM decomposition and nutrient dynamics, especially the N supply rate in ecosystems, because vegetation controls above- and under-ground litter quantity and quality as well as the microclimate (Vinton and Burke, 1995). Additionally, the positive effect of *A. raddiana* is observed by the appearance in the canopied area of some grass species known for their high palatability

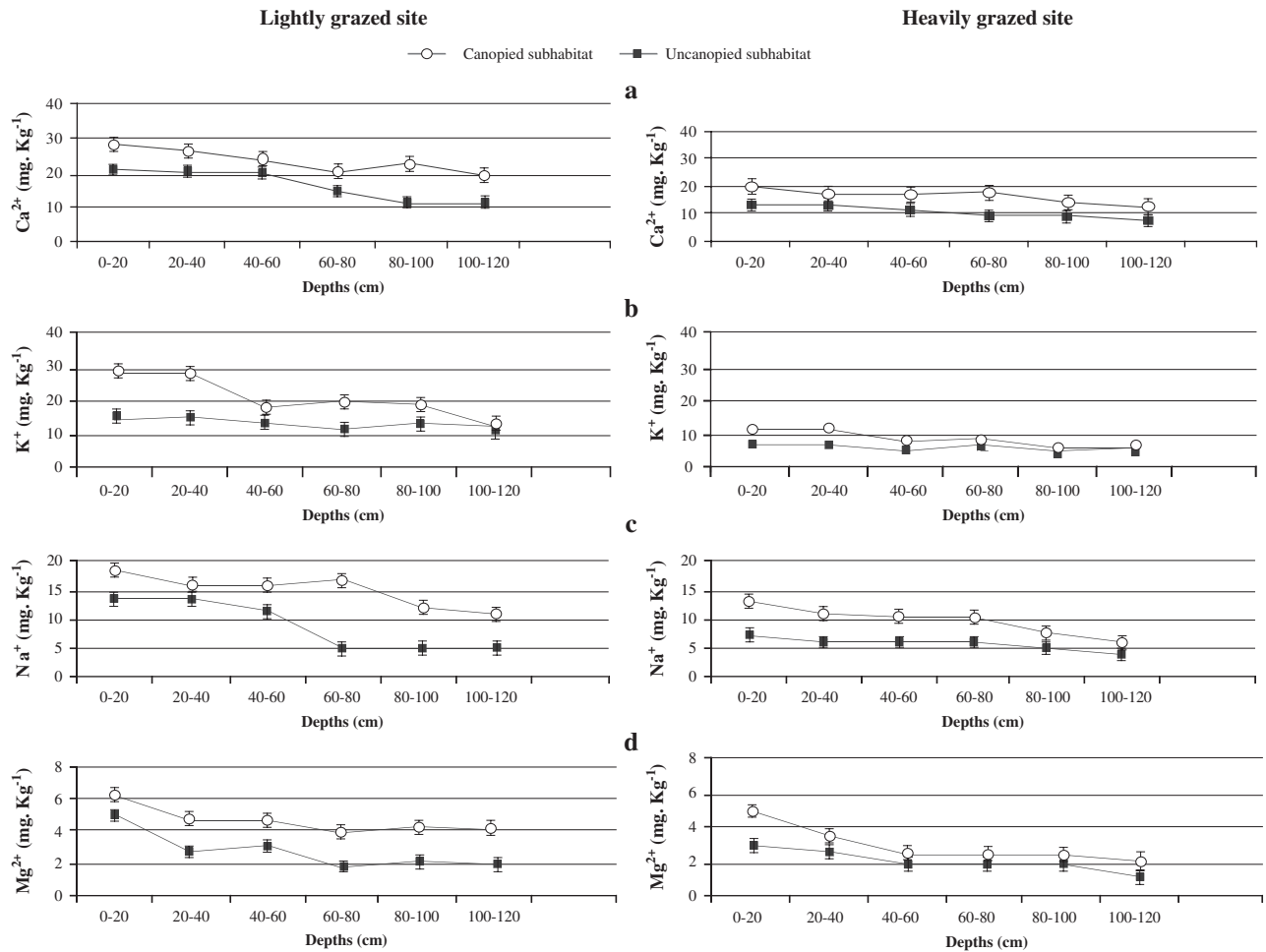


Fig. 4. Variations of exchangeable cations: Ca^{2+} (4a), K^{+} (4b), Na^{+} (4c), and Mg^{2+} (4d) of soils occurring under *Acacia raddiana* canopies and open areas with depths at different grazing intensity inside (lightly grazed site) and outside (heavily grazed site) the Bou Hedma National Park (South Tunisia).

such as *C. dactylon*, *C. ciliaris* and *E. papposa*. These results confirm similar findings observed in Botswana (Veenendaal, 1991), and show a linear relation between woody cover and the cover of grass species. Our results are in agreement with those obtained in Australia (Christie, 1975) indicating that *C. ciliaris*, a perennial grass, grows better under woody cover. The abundance of some nitrophilous species (*C. album* and *S. irio*) can be assigned to their ability to use the high amount of soil nutrients.

In the heavily grazed site, the statistical analyses show a non-significant difference for all the studied parameters. These results confirm those in other areas (Belsky et al., 1993), showing few differences between tree-crown and grassland zones, which can be possibly due to a long history of over-grazing. Indeed, under arid and Saharan climates which are characterized by their high summer temperature, the tree constitutes, by its shade, a shelter for the animals. This could accentuate the pasture effect of the zone covered by trees even more. This pasture is generally selective, the palatable

species are very threatened. Intense grazing of rangelands often results in highly competitive palatable species being replaced by less palatable species which are often considered less desirable or even worthless plants (Callaway and Tyler, 1999) such as *Astragalus armatus* and *A. tenuifolius*.

4.2. Soils

Nutrients such as nitrates, phosphorus, series of anions, cations and various trace elements, are essential to the nutrition of plants (Bell, 1982), and act as determinants in the composition, structure and productivity of vegetation.

Soils under tree canopies are more fertile than soils from the surrounding grassland (Belsky et al., 1989; Callaway et al., 1991; David et al., 2005). Also, our study showed that various soil fertility indices (OM, N, P, K^{+} , Ca^{2+} and Mg^{2+}) were significantly higher in the canopy area of *A. raddiana* compared to open areas.

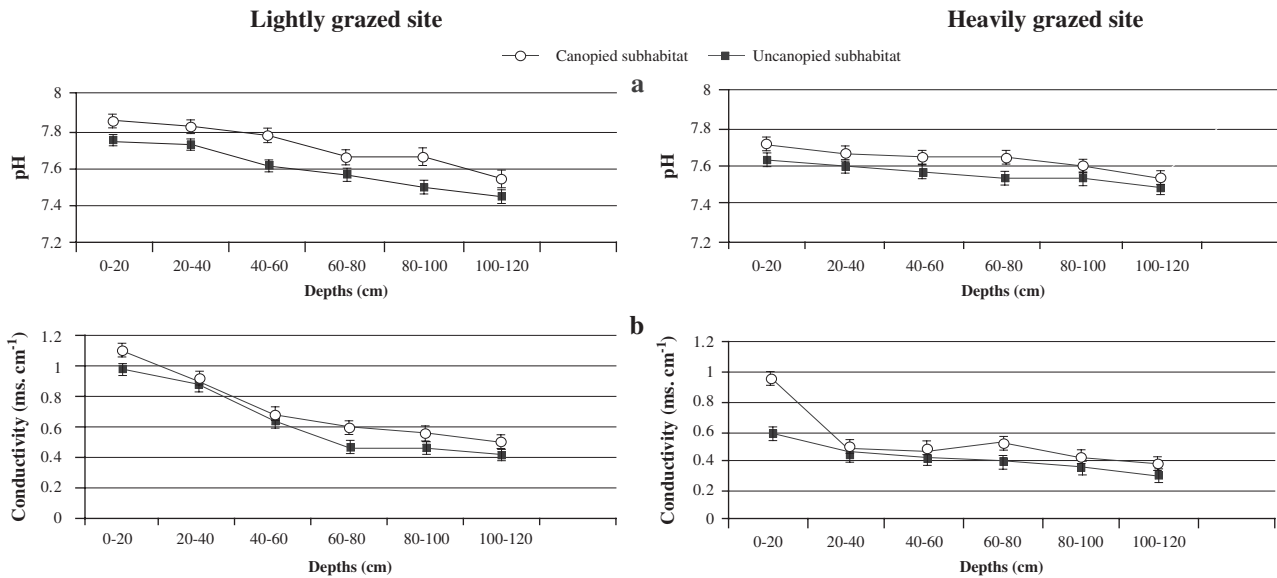


Fig. 5. Variations of pH (5a) and electrical conductivity (5b) of soils occurring under *Acacia raddiana* canopies and open areas with depths at different grazing intensity inside (lightly grazed site) and outside (heavily grazed site) the Bou Hedma National Park (South Tunisia).

The positive effects of trees on their immediate environments appear to diminish with increasing livestock grazing.

Contrary to reports of a lower pH under trees canopies (Belsky et al., 1989; Hagos and Smit, 2005), higher soil pH values were recorded under *A. raddiana* canopies in this study. Comparable results were reported by Abule et al. (2005) who also recorded a higher pH in canopied subhabitats than in the open area. The exact reasons for these differences regarding the influence of tree canopies on soil pH are not known. However, based on the positive association between increases in exchangeable cations and soil pH (Hatton and Smart, 1984), a higher pH under canopies of trees is often correlated with a higher content of exchangeable cations in this subhabitat (Hagos and Smit, 2005).

The high or low cover and production of herbaceous plants, under the canopies of the *A. raddiana* trees and in the open subhabitat may also have an influence on the soil nutrients status. Nitrogen is one of the key elements in ecosystem functioning and productivity (Tietema et al., 1992). The occurrence of N fixation due to microbial activities under leguminous trees is a possible source of N enrichment (Felker and Clark, 1982; Palm, 1995). Being a leguminous species, *A. raddiana* is classified among the trees with a high N₂-fixing potential (Gueye and Ndoye, 2003). It was also shown by Deans et al. (2003), that the N concentration in leaves was substantially higher for *A. raddiana* than for other N₂-fixing woody species such as *Acacia aneura*, *Acacia nilotica* and *Acacia indica*. Following the fall of leaves and with the decomposition of litter, the first rains cause a flush of nitrification (Diouf et al., 2003).

Although we do not know the exact source of the nutrient enrichment of the soils under tree canopies, we can propose several explanations. It could probably be due, in part, to nutrient inputs by tree litter because trees mine, with their roots, large volumes of soils for nutrients from surrounding surface and subsurface soils to their canopy and drop the nutrients in leaf and stem litter (Amiotti et al., 2000; Belsky et al., 1989; Belsky, 1994). The droppings from birds are thought to be major inputs of nutrients under trees, as bird droppings covered the ground under *A. tortilis* canopy. Birds were active in all study trees and built a mean of 10 nests per acacia. If such an activity persists over the lifetime of a tree, these dropping must constitute an important input of nutrients. Some mammals spend time under trees bring nutrients in their dung, but since they are in low number inside the park, large mammals are thought to be a minor source of nutrient enrichment (Belsky, 1994; Belsky et al., 1989).

5. Conclusions

The results of this study confirmed the positive influence of *Acacia tortilis* subsp. *raddiana* in terms of soil enrichment in arid ecosystems. This is especially true as regards to soil organic matter, total N, P and Ca²⁺ which are significantly higher under tree canopies.

The positive influence of tree canopy can be observed on the herbaceous species composition and dry matter yield. *C. ciliaris* and *E. papposa* – which have a good pastoral value – benefit from the presence of *A. raddiana*.

Heavy grazing proved to have a strong overriding effect of the positive influences of trees in this arid ecosystem. With heavy and continuous grazing, the advantages that trees may have in terms of soil enrichment and improved herbaceous production, are diminished or totally removed. This emphasizes the importance of protection as a proper pasture management.

Acknowledgements

This research work was kindly supported by grants from D.G.F (Direction Générale des Forêts) and the World Bank project (Accord de don TF051308-TUN). We are grateful thank Lazher Hemdi Manager of the National Park of Bou Hedma for helpful. We wish to thank Miss Sabrina Sérac for her review of English on previous versions of the manuscript.

References

- Abule, E., Smit, G.N., Snyman, H.A., 2005. The influence of woody plants and livestock grazing on grass species composition, yield and soil nutrients in the middle awash valley of Ethiopia. *J. Arid Environ.* 60, 343–358.
- AFNOR, 1987. Recueil de normes françaises, qualité des sols, méthodes d'analyses. 1. édit. Association française de normalisation (Afnor), pp. 19–30.
- Amiotti, N.M., Zolba, P., Sánchez, L.F., Peinemann, N., 2000. The impact of single trees on properties of loess-derived grassland soils in Argentina. *Ecology* 81, 3283–3290.
- Amundson, R.G., Ali, A.R., Belsky, A.J., 1995. Stomatal responsiveness to changing light intensity increases rain use efficiency of below-tree-crown vegetation in tropical savannas. *J. Arid Environ.* 29, 139–153.
- Anderson, L.J., Brumbaugh, M.S., Jackson, R.B., 2001. Water and tree-understory interactions: a natural experiment with oak wilt in a savanna ecosystem. *Ecology* 82, 33–49.
- Bell, R.H.V., 1982. The effect of soil nutrient availability on community structure in African ecosystems. In: Huntley, B.J., Walker, B.H. (Eds.), *Ecological Studies 42: Ecology of Tropical Savannas*. Springer, Berlin, pp. 193–216.
- Belsky, A.J., 1994. Influence of trees on savanna productivity: test of shade, nutrients, and tree grass competition. *Ecology* 75, 922–932.
- Belsky, A.J., Amundson, R.G., Duxbury, J.M., Riha, S.J., Ali, A.R., Mwonga, S.M., 1989. The effects of trees on their physical, chemical, and biological environments in a semi-arid savanna. *J. Appl. Ecol.* 26, 1005–1024.
- Belsky, A.J., Mwonga, S.M., Duxbury, J.M., 1993. Effects of widely spaced trees and livestock grazing on understory environments in tropical savannas. *Agroforest. Syst.* 24, 1–20.
- Burke, A., 2006. Savanna trees in Namibia – factors controlling their distribution at the arid end of the spectrum. *Flora* 201, 189–201.
- Callaway, R., Tyler, C., 1999. Facilitation in rangelands: direct and indirect effects. In: *Sixth International Rangeland Congress*, pp. 197–202.
- Callaway, R.M., Nadkarni, N.M., Mahall, R.E., 1991. Facilitation and interference of *Quercus douglasii* on understory productivity in central California. *Ecology* 72, 1484–1499.
- Christie, E.K., 1975. A note on the significance of *Eucalyptus populnea* for buffel grass production in infertile semi-arid rangelands. *Trop. Grass.* 19, 243–246.
- Daget, P., Poissonet, J., 1971. An ecological analysis method of prairies. Criteria's of application. *Ann. Agronom.* 22, 5–41.
- David, J.E., Venessa, N.L.W., 2005. Clumped and isolated trees influence soil nutrient levels in an Australian temperate box woodland. *Plant Soil* 270, 331–342.
- Deans, J.D., Diagne, O., Nizinski, J., Lindley, D.K., Seck, M., Ingleby, K., Munro, R.C., 2003. Comparative growth, biomass production, nutrient use and soil amelioration by nitrogen fixing tree species in semi-arid Senegal. *Forest Ecol. Manage.* 176, 253–264.
- Diouf, M., Neyra, M., Grouzis, M., 2003. Phénologie de la nodulation d'*Acacia raddiana* en milieu naturel. In: Grouzis, M., Le Floch, E. (Eds.), *Un Arbre au Désert, Acacia raddiana*. IRD Editions, Paris, pp. 103–118.
- Felker, P., Clark, P.R., 1982. Position of mesquite (*Prosopis* subsp.) nodulation and nitrogen fixation (acetylene reduction) in 3-m long phraetophytically simulated soil columns. *Plant Soil* 64, 297–305.
- Floret, C., Pontanier, R., 1982. L'aridité en Tunisie pré-saharienne, climat, sol, végétation et aménagement. *Traux et documents de l'ORSTOM-150p*.
- Floret, C., Pontanier, R., 1984. Aridité climatique, aridité édaphique. *Bull. Soc. Bot. Fr. Actual. Bot.* 131, 265–275.
- Greenlee, J.T., Callaway, R.M., 1996. Abiotic stress and the relative importance of interference and facilitation in montane bunchgrass communities in Western Montana. *Am. Nat.* 148, 386–396.
- Gueye, M., Ndoye, I., 2003. Le potentiel fixateur d'azote d'*Acacia raddiana* comparé à celui d' *Acacia senegal*, *Acacia seyal* et *Faidherbia albia*. In: Grouzis, M., Le Floch, E. (Eds.), *Un Arbre au Désert, Acacia raddiana*. Paris, IRD Editions, pp. 201–227.
- Hagos, M.G., Smit, G.N., 2005. Soil enrichment by *Acacia mellifera* subsp. *detinens* on nutrient poor sandy soil in a semi-arid southern Africa savanna. *J. Arid Environ.* 61, 47–59.
- Hatton, J.C., Smart, N.O.E., 1984. The effect of long-term exclusion of large herbivores on soil nutrient status in Murchison Falls National Park, Uganda. *Afr. J. Ecol.* 22, 23–30.
- Jackson, M.L., 1958. *Soil Chemical Analysis*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, NJ.
- Le Houérou, H., 1959. Ecological and floristic researches on the vegetation of the southern Tunisia. *Mémoire Inst. Rech. Sah.*, Alger, 1er Vol. Les milieux naturels, la végétation.
- Le Houérou, H.N., 1987. *Aspects Météorologiques de la Croissance et du Développement Végétal Dans les Déserts et Les Zones Menacées de Désertification*. PNUF, Nairobi et OMM, Genève.

- Mills, L.S., Soule, M.E., Doak, D.F., 1993. The keystone-species concept in ecology and conservation. *BioScience* 43, 219.
- Mishra, A., Sharma, S.D., Khan, G.H., 2003. Improvement in physical and chemical properties of sodic soil by 3, 6 and 9 years old plantation of *Eucalyptus tereticornis*. Biorejuvenation of sodic soil. *Forest Ecol. Manage.* 184, 115–124.
- Montana, C., Cavagnaro, B., Briones, O., 1991. Water use of a simulated rainfall by coexisting shrub and grasses in a semi-arid rangeland. In: Fourth International Rangeland Congress, Montpellier.
- Muoghalu, J.I., Isichei, A.O., 1991. Effect of trees canopy cover on the yield, crude protein and fibre content of forb species in Nigerian Guinea savanna. *Vegetatio* 95, 167–175.
- Murphy, J., Riley, J.P., 1962. A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. *Analyt. Chim. Acta* 27, 31–39.
- Palm, C.A., 1995. Contribution of agroforestry trees to nutrient requirements of intercropped plants. *Agroforest. Syst.* 30, 105–124.
- Rhoades, C.C., 1996. Single-tree influences on soil properties in agroforestry: lessons from natural forest and savanna ecosystems. *Agroforest. Syst.* 35, 71–94.
- Smit, G.N., 2004. An approach to tree thinning to structure southern African savannas for long term restoration from bush encroachment. *J. Environ. Manage.* 71, 179–191.
- Tietema, A., Warmerdam, B., Lenting, E., Riemer, L., 1992. Abiotic factors regulating nitrogen transformations in the organic layer of acid forest soils: moisture and pH. *Plant Soil* 147, 69–78.
- Veenendaal, E.M., 1991. Growth responses to shading of seedlings of savanna grasses in Botswana with different C4 photosynthetic pathways. In: Adaptive strategies of grasses in a semi-arid savanna in Botswana, Doctoral Thesis Free University, Amsterdam, pp. 101–1026.
- Vetaas, O.R., 1992. Micro-site effects of trees and shrubs in dry season savanna. *J. Veg. Sci.* 3, 337–344.
- Vinton, M.A., Burke, I.C., 1995. Interactions between individual plant species and soil nutrient status in short-grass steppe. *Ecology* 76, 1116–1133.
- Wallkey, A., Black, I.A., 1934. An examination of the Degtjareff method for determining soil organic matter and a proposed modification of the chromic acid titration method. *Soil Sci.* 37, 29–38.
- Young, A., 1989. *Agroforestry for Soil Conservation*. CAB International, London (ICRAF Science and practice of Agroforestry no. 4).