

ERRATA

ERICA n°11 (1999), p. 69 : au lieu de "*Panicum flexile* (D.C.)", mettre *Panicum cf. flexile*, observé par Yvon Guillevic vers 1990, recherché et non revu par D.C. vers 1995.

ERICA n°10 (1998), p. 75 et p. 76 : il manque plusieurs numéros de lignes et des traits de séparation des cases ; la numérotation est continue (de 1 à 50) ; ligne n°29, il y a un trait horizontal en trop et il manque une ligne verticale ; ligne n°15, au lieu de "*Cynodon*", c'est "*Cynosurus*".

ERICA n°9 (1997), p. 21 et p. 40 : p. 21, en dernière colonne ("acrotonie") et en 4ème ligne ("rhizomes"), mettre "*Polytrichum subgen. Polytrichum*" - p. 40, 2ème tableau, ligne "5", case de droite, ajouter "ou au moins 90% des m2" ; entre la ligne "3" et la ligne "4", il manque un trait de séparation.

E.R.I.C.A. n° 10 (Bilan des découvertes intéressantes de l'année 1997) :

Page 113 : Ce n'est pas *Luzula luzuloides* qui a été trouvé en Ille-et-Vilaine en forêt de Fougères mais *Luzula nivea*, plante nouvelle pour le Massif armoricain.

23031

PARAMETRES DE SUIVIS BIOLOGIQUES ET TYPOLOGIE DE LA COLONISATION D'UNE STATION CHEZ LES CORMOPHYTES

D. CHICOUENE ¹

Mots-clés : cycle biologique, propagation, clone, population*², échantillonnage

Résumé : Un inventaire et une typologie des modes de croissances des Cormophytes* sont réalisés à partir de l'architecture des organes aériens et de la propagation souterraine et aérienne.

Quatre types de profils de hauteur des pousses aériennes entre le centre et la périphérie de colonies sont décrits.

Les renseignements qui peuvent être obtenus par l'observation des populations sont examinés ; les critères d'estimation de la vigueur des individus et des colonies, les adaptations aux perturbations du sol sont discutés.

Des méthodes de caractérisation des populations sont passées en revue ; l'intérêt de chacune d'elles pour rendre compte des caractéristiques des populations est mis en évidence.

Deux types extrêmes de stratégies conservatoires sont définis.

Key-words : biological cycle, propagation, clone, population, sampling

Abstracts : Pertinent Cormophyta biological traits used in station colonization survey and typology.

A survey and a typology of growth modes are performed from cauline organs architecture and subterranean and aerial propagation.

Four height profile types of aerial shoot between middle and periphery of colonies are described.

Informations which can be obtained from population observations are examined ; estimation criterions of individual and colonies strenght, adaptation to soil disturbance are discussed.

Methods for population characterization are evaluated; the interest of each one for the report of population characteristics is made conspicuous.

Two opposite conservative strategies are defined.

¹ La Ville Odié, 22250 LANRELAS

² Les termes auxquels est attribué un astérisque sont définis dans un glossaire en fin d'article

INTRODUCTION

L'appréciation du sens d'évolution (progression, régression ou stabilité) des populations de chaque espèce végétale dans une station est une préoccupation classique pour :

- en retracer rétrospectivement l'histoire et l'évolution récentes (sur quelques années en général),
- estimer de façon prospective une dynamique probable à l'échelle de quelques années en l'absence d'intervention particulière,
- faire des choix de gestion par rapport à certaines espèces à favoriser ou à réduire, ou simplement par rapport à la durabilité d'une population végétale.

D'autre part, le choix des informations à recueillir pour faire des suivis de stations n'est pas évident.

L'observation peut porter sur une espèce particulière, sur plusieurs espèces, sur l'ensemble d'une communauté végétale, voire sur plusieurs formations végétales contiguës. Compte tenu des incessantes propagations et morts d'individus, la recherche explicative de paramètres démographiques (en fonction du milieu, de la gestion) contribue à une meilleure connaissance de l'écologie des espèces rencontrées. Pour guider les observations de dynamique des populations, un minimum de connaissances sur les cycles biologiques possibles des taxons en cause est nécessaire.

La botanique et l'écologie fournissent des cadres théoriques à prendre en compte. Des synthèses sur l'architecture de certaines Cormophytes sont nombreuses depuis l'origine de la morphologie végétale comparée, citons SACHS (1874) et AUGIER & RUBAT DU MERAC (1982) pour l'ontogénèse*, RAUNKIAER (1904), BRAUN-BLANQUET (1936 et 1965), HAKANSSON (1982 pour les milieux cultivés) pour les formes biologiques, typologies de RAUH (1939) et MCCLURE (1966), synthèses de TROLL (1954) et BELL (1993) pour l'architecture des systèmes caulinaires, typologie de SERNANDER (1927) et synthèse de VAN DER PILJ (1969) pour les diaspores*, synthèses de HARPER (en particulier 1977), HOLZNER & NUMATA (1982) pour la biologie des populations (surtout en milieux cultivés), synthèse de BLONDEL (1979) sur les échelles d'approches en écologie. Ainsi, les éléments théoriques nécessaires pour caractériser les divers types de populations végétales et leurs conséquences sur l'orientation des techniques de relevé sont éparpillés dans la littérature.

En biologie des populations, les milieux et les végétaux les plus étudiés dans le monde sont les champs cultivés et les Rhizophytes* ; des données ponctuelles existent sur d'autres milieux et d'autres embranchements. Un inventaire des types extrêmes de situations décrites par des critères biologiques peut aider à se repérer dans un éventail de choix de paramètres simples pour faire un diagnostic de l'état des populations, suivre une station, faire des comparaisons entre années, entre traitements, entre sites. Le but est de rechercher des critères ou des règles généralisables à l'ensemble des Cormophytes (en particulier par l'analyse de l'architecture du système caulaire) et des milieux à partir d'une synthèse des problématiques et renseignements de terrain. Une telle tentative est ébauchée ici pour la

flore armoricaine, y compris pour des taxons rares. Les modes de croissance sont passés en revue d'un point de vue théorique avant d'examiner les méthodes utilisables sur le terrain, enfin les sources d'informations sur la biologie des taxons sont discutées.

INVENTAIRE ET TYPOLOGIE DES MODES DE CROISSANCE

1. TYPES DE PARAMETRES

Les cycles biologiques sont descriptibles par quelques paramètres importants ayant trait essentiellement à :

- la durée de vie des diaspores,
- les conditions de germination et de levée des diaspores,
- le type de développement végétatif (l'architecture des systèmes aériens et souterrains, l'aptitude à la propagation végétative, la durée de vie des individus - les espèces pérennes dominent dans la plupart des milieux peu anthropisés).
- le potentiel biotique* et la dissémination, l'approche pouvant se limiter à un classement des espèces les unes par rapport aux autres dans des conditions données (cf. CHICOUENE, 1993, en milieux cultivés pour l'évolution annuelle des proportions des espèces et pour leur caractère plus ou moins mimant - des mauvaises herbes miment plus que d'autres le cycle des semences de céréales -).

Les formes biologiques peuvent également être précisées par de nombreux caractères végétatifs tels que la saisonnalité de la végétation (cf. CHICOUENE, 1991 et 1996 pour les milieux cultivés), les longueurs d'entre-noeuds des organes orthotropes* aériens (typologie de Raunkiaer, 1904) ou plagiotropes* (typologie de McCLURE, 1966), la profondeur des organes de propagation souterraine (cf. CHICOUENE, 1992 pour les plantes de milieux cultivés) mais ces critères ne sont pas indispensables ici. La présente évaluation porte surtout sur les critères impliquant plus directement la biologie des populations et en particulier le développement végétatif.

Dans le Massif Armoricaïn, "l'expérience" obtenue avec des adventices récentes de cycles variés (par exemple *Campylopus introflexus*, *Panicum spp.*, *Coniza spp.*, *Juncus tenuis*, *Epilobium ciliatum*, *Sorghum halepense*, *Reynoutria spp.*, *Robinia pseudacacia*, *Ailanthus glandulosa*) fournit des modèles de choix pour la colonisation et la dissémination.

Pour la dissémination, les travaux de SERNANDER (1927) et VAN DER PILJ (1969) ont une valeur générale pour la botanique ; les échelles d'approche offrent des orientations complémentaires. En effet, les moyens de dissémination entre régions, entre stations (hiérarchisées en "exploitation" et "parcelle" pour les milieux cultivés) et à l'intérieur d'une station ne sont pas forcément les mêmes pour un taxon donné. L'étude de la dissémination entre régions et entre stations rejoint des problématiques d'écologie du paysage qui ne sont pas abordées ici. Les moyens d'extension à l'intérieur d'une station qui font l'objet principal de cet article sont les diaspores (sexuées ou non, de propagation et/ou de conservation) et, pour certaines pérennes, la propagation végétative radiale ; dans ce cas les diaspores sont parfois rares.

2. ORGANISATIONS VERTICALES ET HORIZONTALES DES CORMOPHYTES

Le croisement de tous les descripteurs serait intéressant mais il faudrait pour cela toute une révision des types biologiques. Les quelques éléments théoriques retenus sont ceux qui apportent le plus sur la dynamique des populations.

2.1. Aperçu des ontogénèses juvéniles

L'ontogénèse et l'architecture caulinaire sont conditionnées par les aptitudes à la croissance secondaire. De façon générale, la présence de croissance secondaire (chez des Gymnospermes et des Dicotylédones armoricaines) permet à l'individu issu directement de graine de disposer d'un pivot racinaire prolongeant la tige principale ; le diamètre maximal de l'individu s'observe au niveau du collet. Les portions d'axe les plus âgées sont alors les plus grosses.

À l'inverse, en l'absence de croissance secondaire et en phase végétative, un entrenœud ou une racine âgés sont plus fins que les jeunes "adultes" ; chez les Rhizophytes, la racine pivotante qui est éphémère est généralement relayée par des racines adventives plus grosses. L'ontogénèse est soit monopodiale (la base de la tige est le plus souvent en cône renversé), soit sympodiale (le diamètre d'une tige à sa base est proportionnel à son ordre dans la ramification de la touffe).

L'aspect des juvéniles dépend beaucoup de l'espèce ; à l'intérieur de certaines familles ou genres, il est fort variable.

2.2. Architecture adulte

Les combinaisons de différents descripteurs des plantes adultes figurent dans le **tableau 1**. Ce dernier est construit à partir d'observations sur les Cormophytes armoricaines, il est indicatif pour illustrer les diverses problématiques. En colonnes, la présence ou non de pousses orthotropes est prise en compte. Le classement des pousses orthotropes est inspiré de la typologie de RAUH (1939) sur les comparaisons des ports arbustifs et arborescents mais le raisonnement est ici poussé à l'extrême par rapport aux positions des pousses annuelles vis-à-vis du niveau du substrat et il est extrapolé à des herbacées.

Dans l'acrotonie* extrême, les pousses annuelles se placent bout à bout, l'allongement est maximal ; à l'inverse, dans la basitonie* extrême, les pousses repartent chaque année des environs du niveau du sol ; la mésotonie* est une situation intermédiaire où les pousses les plus longues d'une année sont situées vers le milieu de la pousse de l'année précédente.

À partir d'une diaspore, chez de nombreuses espèces l'extension radiale se fait sous la forme soit d'une touffe par juxtaposition de pousses orthotropes (tallage simple), soit d'une colonie par propagation végétative (à l'aide d'organes à plagiotropie active ou passive), les organes restant souvent reliés à "l'individu initial" pendant au moins quelques saisons. Les organes plagiotropes de propagation sont aériens (visibles) ou cachés dans le sol (à des profondeurs variables). Au cours d'une saison de végétation, la propagation végétative effective est limitée à des stolons chez les annuelles ; elle revêt les formes les plus variées pour les pérennes.

Tableau 1: Organisation végétative verticale et horizontale des Cormophytes

| Propagation végétative | Système caulinaire aérien | | | |
|---|---|---|---|---|
| | Pas de pousses orthotropes | pousses partant du niveau du sol tous les ans (basitonie) | Pousses orthotropes présentes | |
| | | | mésotonie | acrotonie (au moins les premières années) |
| Organes souterrains: • racines traçantes • rhizomes | (<i>Ophioglossum p.p. ?</i>) <i>Pteridium aquilinum</i> <i>Nymphaea alba</i> | <i>Rumex acetosella</i> <i>Atrichum undulatum</i> <i>Equisetum spp.</i> <i>Zostera spp.</i> <i>Stachys palustris</i> | <i>Prunus spinosa p.p.</i> <i>Vaccinium myrtillus</i> <i>Myrica gale (limite acrotonie)</i> | <i>Populus p.p.</i> <i>Polytrichum</i> subgen. <i>Polytrichum</i> (errata; <i>Erica</i> 13, 2000, p. 101) |
| <i>Rhizomes + stolons</i> | | <i>Stachys sylvatica</i> | | |
| Organes aériens ou aquatiques stolons, marcottage, protonemas primaires ou secondaires | <i>Pellia epiphylla</i> <i>Campyllum stellatum protensum</i> <i>Pilularia globulifera</i> <i>Lemna trisulca (+ diaspores)</i> <i>Scirpus fluitans</i> <i>Elatine hexandra</i> <i>Trifolium repens</i> | <i>Polytrichum</i> subgen. <i>Pogonatum</i> <i>Ephemerum spp.</i> <i>Ranunculus repens</i> | <i>Thuidium tamariscinum</i> <i>Agrostis canina</i> (tallagé aérien) | <i>Sorbus aucuparia</i> (marcottage occasionnel) |
| Diaspores végétatives - aériennes ou aquatiques (de dissémination) - aériennes + souterr. - souterraines de dissémination et/ou de conservation | <i>Lunularia cruciata</i> <i>Lepidozia reptans</i> <i>Wolffia arhiza</i> | <i>Philonotis fontana</i> (limite acrotonie) <i>Bryum bicolor</i> (gemmales sur feuilles) <i>Eryngium viviparum</i> <i>Rhynchospora alba</i> <i>Bryum rubens</i> (bulbilles sur tige et rhizoïdes) <i>Bryum sauteri</i> (bulbilles sur rhizoïdes) <i>Ranunculus ficaria</i> (tubercules racinaires) | | <i>Leucobryum spp.</i> (limite diaspores) <i>Salix fragilis</i> |
| Sans propagation végétative (tallage simple éventuellement) | <i>Anthoceros spp.</i> <i>Sphaerocarpus spp.</i> | <i>Mnium hornum</i> <i>Dryopteris filix-mas</i> <i>Centaurea nigra</i> <i>Dactylis glomerata</i> <i>Sesamoides purpurescens</i> | <i>Erica ciliaris</i> (âgée) | <i>Sphagnum spp.</i> (limite diaspores) <i>Funaria hygrometrica</i> <i>Primula vulgaris</i> <i>Prunus avium</i> |

De nombreuses combinaisons permises par le tableau sont rencontrées ; le remplissage des cases sélectionne préférentiellement un exemple par embranchement ou sous-embranchement et des nuances dans les organes en cause. L'acrotonie se rencontre chez les ligneux (arbres essentiellement) et chez des Bryophytes. Les Rhizophytes herbacées pérennes se rapprochent de la basitonie extrême ou sont dépourvues de tiges orthotropes ; les diverses distinctions à propos de la propagation végétative s'y trouvent.

Ainsi, selon l'architecture de certaines pérennes, la hauteur et/ou le diamètre d'une tige, d'une touffe, d'une colonie renseignent sur l'âge (en années).

2.3. Hétérogénéité des hauteurs dans une colonie

L'aspect du transect des hauteurs des modules aériens à travers une colonie en progression âgée de quelques années dépend de l'architecture du système caulinaire pour les plantes à pousses aériennes orthotropes ou presque. Les quatre types suivants, illustrés en **figure 1**, sont exposés (les 3 premiers sont à propagation souterraine) :

- les "*ronds de sorcière*" correspondent à des pousses herbacées aériennes annuelles (ramification proche de la *basitonie extrême*) ; elles sont plus hautes près de la périphérie de la colonie, dans la zone envahie depuis environ un an ; parfois la colonie dépérit franchement au centre (partie la plus âgée) ; c'est le type *Carex divisa* qui rappelle les résultats de WATT (1947) sur les hauteurs de frondes de *Pteridium aquilinum* avec les 3 types (les jeunes de la marge d'avancement, les matures, les dégénérescentes) ;

- dans le type *Polytrichum formosum*, les plus hautes tiges (dont la hauteur totale augmente chaque année) sont au centre ; il y a *acrotonie extrême* et les parties aériennes ne se ramifient normalement pas ;

- le type *Myrica gale* ressemble au type *Polytrichum formosum* mais la ramification des pousses aériennes se rapproche de la *mésotonie* ; la hauteur est à peine supérieure pour les pousses âgées de plusieurs années au centre que pour celles âgées de 2 ou 3 ans situées près de la périphérie ;

- verticalement la progression est radiale s'il y a *acrotonie* et ramification du sommet des pousses chez *Leucobryum spp.* par exemple ; le port de la colonie est en "*boule*" ou en "*coussinet*" dont le "diamètre" progresse annuellement.

L'analyse des paramètres démographiques des pousses aériennes pour les 3 derniers cas dépasse le cadre de cet article ; pour *Polytrichum spp.*, cela a été fait par CORRADINI (1992). Les ligneux arborescents à propagation racinaire (*Populus p.p.*, *Pyrus p.p.*, *Prunus p.p.*, *Robinia*, *Ailanthus*,...) sont quelque peu intermédiaires entre les types *Polytrichum formosum* et *Myrica gale*. Evidemment, à terme, la dégénérescence risque d'atteindre tous les types.

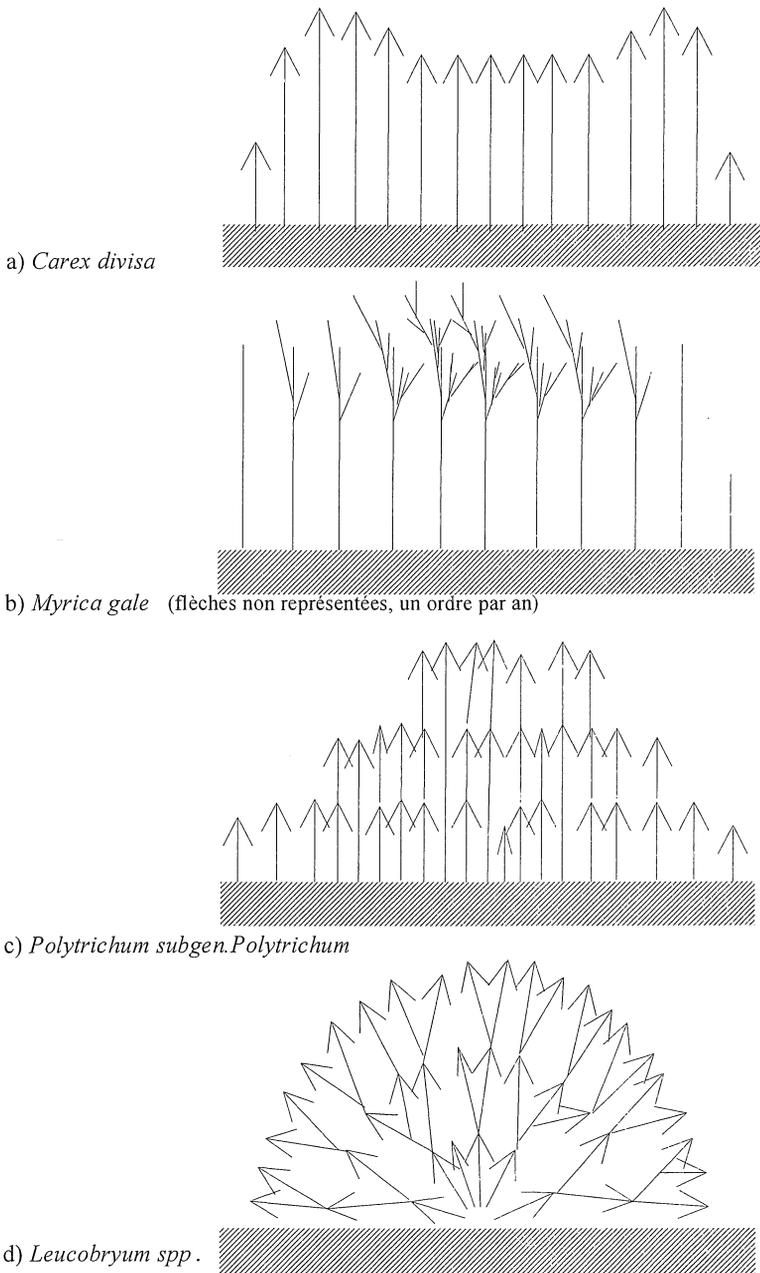


Fig. 1 : Quatre types de transect des hauteurs des tiges aériennes dans des colonies en propagation

- légende :**
-  substrat
 -  pousse annuelle vivante
 -  pousse annuelle morte

3. ASPECT DES INDIVIDUS ET/OU DES COLONIES

3.1. Architecture des plantes et renseignements sur la station

Diaspores et plantes à vie courte

Les plantes annuelles et les pérennes à vie courte qui s'installent facilement par diaspores fournissent peu d'information sur les changements annuels ; elles peuvent pour la plupart passer une ou plusieurs années sous forme de diaspores dormantes alors que des changements interviennent dans le milieu ; c'est surtout la répartition des individus qui témoigne d'une part, de la production et de la dissémination des diaspores, d'autre part, du succès d'installation des plantules à partir des diaspores. L'état de développement des individus et l'hétérogénéité des populations (en particulier par l'état de différentes cohortes* éventuelles) n'indique que ce qui s'est passé depuis le début de la période de végétation en cours. Les cohortes sont parfois appréciables par l'âge probable (en nombre d'étages de feuilles végétatives dans certains cas) des perturbations différentes (par exemple, en remuant des sédiments, les grandes marées mensuelles agissent sur la chronologie des levées des annuelles estivales telles que *Salicornia spp.*).

Les diaspores de survie présentes témoignent souvent de l'ouverture ancienne du milieu pour les annuelles. L'ancienneté possible de leur production est fonction de leur durée de vie (allant de la seule saison de production chez *Salix spp.* à plusieurs dizaines d'années chez *Juncus bufonius*).

Les individus pérennes

Les plantes pérennes (qui dominent la plupart des milieux peu anthropisés) recueillent plus d'information, surtout si elles sont à durée de vie longue. Elles enregistrent ce qui se passe chaque année depuis leur installation tant qu'il n'y a pas d'évènement létal pour la colonie ou la population.

Quand de nombreux individus ou colonies paraissent de même âge, l'année probable de leur installation peut témoigner d'un évènement particulier (d'autant plus probable que les individus ou colonies ont manifestement des âges voisins) qui peut intervenir essentiellement par 3 processus par rapport au cycle de développement :

- l'installation des plantules à partir de diaspores de propagation (si les arguments sont en faveur d'un stock de diaspores important fourni par une première colonie âgée, déjà installée dans la station); ainsi l'apparition de nombreuses nouvelles colonies de *Scirpus lacustris* à partir de graines autour d'un étang semble tributaire d'une période de marnage suffisamment longue pour permettre le développement juvénile (peut-être un an) d'après des suivis faits sur un site (données inédites) ;

- le développement à partir de diaspores arrivées après la perturbation, ce qui arrive lors de chablis suivis d'invasion d'*Epilobium spp.*, de *Cytisus scoparius* et autres héliophiles ;

- le changement de gestion, qui autorise le développement durable (sur plusieurs années) de plantules qui auparavant avaient une existence éphémère ; ce phénomène se rencontre avec la déprise agricole, les *Salix* levant chaque année abondamment dans les parcelles cultivées (cf. CHICOUENE, 1991).

3.2. Détermination de l'âge des pérennes

Dans certaines espèces (à basitonie et mésotonie essentiellement), l'appareil végétatif présente souvent un ordre de ramification par an. L'âge est alors déterminable pendant plusieurs années (tant que l'agencement des organes est reconnaissable) ; par les tiges souterraines de *Polygonatum multiflorum*, c'est assez simple avec les différences d'aspect entre portions plus ou moins pachymorphes*. Les espèces où l'appréciation est si facile sont assez rares.

Sur les pousses aériennes avec acrotonie et tige allongée, les limites entre les pousses annuelles (dont l'estimation est faisable pour des ports variés) se voient pour les années récentes surtout grâce aux différences de longueur des entre-noeuds, ceux-ci étant plus courts pendant la saison de ralentissement de l'activité. Pour évaluer la date exacte de l'installation d'un ligneux âgé à croissance secondaire, l'étude des cernes à la base de la pousse principale est une méthode destructrice (sauf s'ils sont déjà abattus), applicable tant que des champignons n'ont pas détruit le centre ; sinon, le diamètre extérieur à la base est fonction de l'âge et du milieu.

3.3. Vigueur des individus et des colonies

Les variations annuelles de certaines épidémies (maladies et insectes en particulier) qui affaiblissent les plantes sans les tuer sont négligées ici.

Pousses aériennes

Pour les ligneux hauts, la longueur des pousses de l'année (de préférence vers le sommet) est facile à évaluer. La hauteur de l'individu (à hauteur d'adulte) le plus haut est classique pour l'appréciation de la fertilité des stations forestières et l'adaptation de l'essence au type de station.

Chez les herbacées, c'est une appréciation annuelle dans la plupart des cas, la basitonie étant répandue chez les herbacées pérennes. Hauteur et diamètre d'un individu apportent des renseignements différents. En excluant les populations d'individus nains, une relation inverse entre la hauteur et le rendement est possible ; par exemple KHEDDAM (1988) l'obtient sur maïs grain (*Zea mais*), la hauteur étant liée à l'étiollement. Par contre, le diamètre à la base, corrélé avec le rendement par unité de surface paraît préférable pour révéler la vigueur des individus.

A l'échelle d'une population d'une annuelle, la vigueur est une notion plus subjective qu'à l'échelle de l'individu. En effet une densité élevée représente une cible plus facile pour certains ennemis (à cause de la pression d'inoculum secondaire) ; une telle population végétale peut donc s'avérer vulnérable, une destruction complète pouvant intervenir en quelques jours ou quelques semaines.

Estimation de la propagation radiale de l'année

Pour les herbacées pérennes sempervirentes en touffes, souvent le nombre de talles herbacées de dernier ordre par talle reproductrice en périphérie des touffes donne une idée de l'extention dans l'année (chez *Dactylis glomerata* par exemple).

La longueur des tiges plagiotropes produites (chez les herbacées et chez les rares ligneuses où elles existent) au cours de la dernière saison de production s'apprécie facilement (à condition de connaître la phénologie de la plante) chez les espèces à végétation saisonnière, surtout lorsque les organes vivent plusieurs saisons (rhizomes de

Mentha arvensis) ; mais l'époque d'observation favorable est réduite quand l'existence de la tige plagiotrope est limitée à une saison (stolons de *Ranunculus repens*). Quand l'allongement de la tige plagiotrope est continu (tout au long de l'année) chez certaines sempervirentes (type *Agrostis stolonifera*), le repérage n'est pas possible mais si une date de perturbation du sol est connue, la longueur de la tige produite pendant ce délai est obtenue. La modélisation des propagations par tiges plagiotropes s'est pratiquée chez de nombreuses espèces (cf. BELL, *loc. cit.*).

L'appréciation est particulièrement difficile avec les racines traçantes (qui ne sont pas tributaires d'une production aussi saisonnière que les rhizomes et certains stolons) car les limites annuelles externes des pousses sont bien difficiles sinon impossibles à repérer. D'autre part, chez les herbacées, la présence d'une racine de l'année ne présage pas forcément de la présence de bourgeons adventifs l'année suivante sur cette portion ; la légère tubérisation racinaire préalable intervient tardivement dans l'année de la production de la racine et son emplacement dans l'ensemble du système racinaire semble peu prévisible. La période d'observation favorable est limitée à l'époque où sont éventuellement distinguables simultanément les restes des pousses aériennes de la saison passée et les ébauches de la saison à venir. Les références sur l'intensité de la propagation par voie racinaire sont pléthoriques.

3.4. Les adaptations aux perturbations du sol

Les perturbations du sol peuvent consister en un brassage (renversement sur une certaine épaisseur par l'effet de grattages d'animaux, de chablis, d'éboulements), des atterrissements, de l'érosion. Il en résulte un enfouissement d'individus et de diaspores ou un déracinement. Ceci aboutit parfois à la mort des individus mais certains (dépendant de l'âge, du stade phénologique et du taxon) tolèrent soit une érosion légère (des racines tractrices interviennent parfois), soit un certain niveau d'enfouissement. Un réajustement des organes néoformés se produit alors (cf. CHICOUENE, 1992, pour les organes plagiotropes en milieux cultivés).

Les différents types morphologiques de restauration des individus enfouis ont en commun un marqueur utilisable surtout chez des plantes sans propagation souterraine (CHICOUENE, 1991) ; c'est la partie supérieure du pivot souterrain représentée par une tige alors que, lors d'un cycle normal, c'est une racine. L'emplacement du collet indique le niveau du sol lors de l'établissement de la plante. Si la plante possède normalement une rosette basale, les emplacements des zones court-nouées (séparées les unes des autres par des entre-nœuds longs et étiolés) marquent chaque phase d'enfouissement séparée d'une ou plusieurs saisons de végétation.

Pour les plantules provenant de diaspores et pourvues d'organes aériens ou exposés à la lumière, leur profondeur d'origine est indiquée par la longueur de portion non chlorophyllienne de la base des pousses. Une relation entre la dimension des diaspores et cette profondeur d'origine des plantules est admise ; si une sédimentation provoque un enfouissement important, le risque est que les diaspores ne germent pas ou germent mais ne parviennent pas à lever à la faveur de conditions extérieures favorables. Une telle situation est théoriquement possible dans les étangs qui se comblent et dont le marnage est exceptionnel (en conséquence de la gestion de l'eau) ; là, les minuscules caryopses de plantes telles que *Coleanthus subtilis* risquent de se retrouver sous une couche de sédiments trop épaisse.

4. REPARTITION HORIZONTALE DES INDIVIDUS ET/OU DES COLONIES DANS UNE STATION

La proportion de pousses végétatives provenant de la propagation végétative radiale par rapport à celles issues directement des diaspores est variable. La multiplication par diaspores est maximale dans les plantes annuelles stationnaires*. A l'inverse, la présence d'une ou de quelques colonies de surface importante (manifestement âgées de plusieurs années) sans installation de jeunes colonies (juvéniles) montre que la propagation par diaspores est exceptionnelle. La répartition d'une espèce dans une station peut s'étudier à l'échelle de l'individu ou de la colonie.

4.1. Les individus

Au cours de la vie d'une population dans une station, chaque stade peut théoriquement être révélé par des caractéristiques de dispersion des individus (ou du centre de la colonie quand l'individu dispose d'une propagation végétative par organes plagiotropes). Les observations témoignent évidemment de l'emplacement de diaspores qui ont abouti à des individus visibles par suite du développement végétatif. Ceci n'est toutefois pas valable pour les plantes flottantes.

Quand le taxon arrive et s'installe dans la station, l'effectif des individus (pouvant représenter le départ de colonies s'il y a propagation végétative) est généralement faible. D'après les caractéristiques de la population de l'espèce nouvelle pour la station (effectif, répartition), des renseignements sur les moyens de dissémination d'une station à l'autre et sur leur efficacité sont parfois retirés. Une fois l'espèce installée dans la station, des agrégats peuvent correspondre à l'emplacement de semenciers, les caractéristiques de ces agrégats étant fonction en outre des moyens de dissémination de la plante à l'intérieur de la station.

A l'inverse, des distances régulières entre les individus dans une station sont généralement signe d'une installation ancienne et d'un relatif état d'équilibre. Une distribution plutôt régulière l'année de l'arrivée de l'espèce est rare ; elle s'observe pour les mauvaises herbes mimantes des cultures (cf. CHICOUENE, 1991).

L'évaluation d'une régression d'après les distances inter-individuelles est délicate, sachant qu'une régression est possible avant que toute la station ne soit envahie par le taxon. Une régression peut intervenir avant la colonisation complète du milieu abiotique potentiellement favorable à cause de l'action d'ennemis, de la compétition, d'un changement de gestion.

4.2. L'intérieur des colonies

La vie d'une colonie issue d'une diaspore passe par des phases plus faciles à appréhender que pour l'ensemble d'une population d'un taxon quelconque.

Une caractéristique différenciant les taxons est la "sociabilité" en tant qu'aptitude de la colonie à vivre en mélange avec d'autres espèces. Parfois les pousses aériennes sont tellement serrées les unes contre les autres qu'aucune autre espèce d'espace vital plus faible ne réussit à vivre en dessous ; les espèces du genre *Leucobryum* sont probablement les taxons armoricains où la place entre les pousses est la plus faible ; rarement des *Dicranum* parviennent à vivre en mélange. A l'opposé, *Carex cf. arenaria* aboutit à des colonies qui assurent la pérennité des espèces qui poussaient auparavant à l'endroit conquis, les chaumes

étant très distants les uns des autres. Cette notion de "sociabilité" telle qu'elle est exposée ici recoupe la typologie des aspects des marges d'avancement décrite par CLEGG (1978, cité par LEAKEY, 1981) en "guérilla" (pousses disséminées) et "phalange" (front d'avancement dense).

Mais il convient de distinguer l'aspect des marges d'avancement (en liaison avec les structures leptomorphes ou pachymorphes) de l'aspect du centre de la colonie (dépendant de la régulation démographique ultérieure des distances entre les pousses le long des axes plagiotropes et de l'intensité de leur ramification). C'est le contour des marges qui permet de délimiter la colonie ; un type "guérilla" est plus difficile à cartographier.

Le diagnostic d'une réaugmentation d'une colonie après qu'une régression de celle-ci ait abouti à une fragmentation est délicat, la dégénérescence ayant fait disparaître des liaisons manifestes entre les pousses par séparation naturelle (propre à la plante) ou par des agents extérieurs. En visitant une station à un moment donné, une telle situation est bien difficile à distinguer d'une multitude de colonies récentes provenant de diaspores différentes.

LES METHODES D'INVESTIGATION

Chaque méthode a des avantages et des limites dépendant des caractéristiques des espèces étudiées ou de la station au moment de l'étude et de l'objectif recherché ; mais ce dernier peut aussi être fixé en fonction des possibilités offertes par chaque protocole pour rendre compte des changements dans la colonisation de la station ou même pour se poser des questions sur les emplacements colonisés et ceux qui ne le sont pas.

1. PARAMETRES APPRECIABLES SIMPLEMENT

Les observations dépendent parfois des saisons de prospection ; celles-ci sont fonction de la saisonnalité de la végétation pour les espèces herbacées à pousses aériennes annuelles ; pour les plantes à pousses aériennes pérennantes et les herbacées sempervirentes, les données sont recueillies à n'importe quel moment de l'année.

L'entité pour laquelle l'information est recueillie est le taxon ou, dans certaines situations, la cohorte ; les cohortes sont retenues par exemple pour les herbacées quand coexistent des individus ou des pousses végétatifs et des fertiles, chez les bisannuelles, certaines pérennes à végétation saisonnière (*Scirpus maritimus*) ou sempervirentes (*Lolium perenne*).

Les paramètres les plus simples à mettre en oeuvre sont les suivants :

- la présence,
- la fréquence comptée, calculée (à partir de présences sur de nombreuses mesures) ou estimée visuellement (échelle proposée par CHICOUENE, 1991,-cf. annexe- pour des plantules lorsque la distribution est agrégative ou au hasard),
- le recouvrement (souvent avec l'échelle de BRAUN-BLANQUET, 1936, reprise en annexe),
- l'effectif (d'individus, de colonies) : dénombrements exacts ou échelles densitaires subjectives (nous utilisons parfois l'échelle inédite reportée en annexe) s'appliquant mieux

au distributions régulières ; mais un étalonnage par rapport à des dénombrements exacts sur des aires est alors conseillé à l'observateur,

- les surface et/ou forme (parfois diamètre) des colonies, la forme étant surtout irrégulière dans les écosystèmes linéaires, les milieux rhéophiles, les milieux très hétérogènes,

- la cartographie, le relevé s'effectuant sur le terrain (indispensable pour les individus de plantes rases) ou par photographies aériennes parfois pour des arbres ou des colonies (par exemple, *Cladium mariscus*, *Carex divisa* se distinguent souvent),

- les données biométriques (recueillies soit de façon précise sur des individus repérés, éventuellement par cartographie, soit selon une appréciation subjective générale de la population), surtout hauteur et diamètre à la base pour les herbacées et ligneux bas, le diamètre à 1,3 m ou D.B.H. (une appréciation visuelle avec un chiffre significatif (éventuellement avec un intervalle) se faisant facilement pour les dominants) pour les ligneux hauts, l'hétérogénéité liée aux cohortes ("ronds de sorcières" par exemple).

Ces protocoles de notation sont susceptibles d'être combinés ; ainsi une échelle densitaire appliquée dans des agrégats complète une échelle de fréquence pour la station.

2. EXEMPLES DE CAS

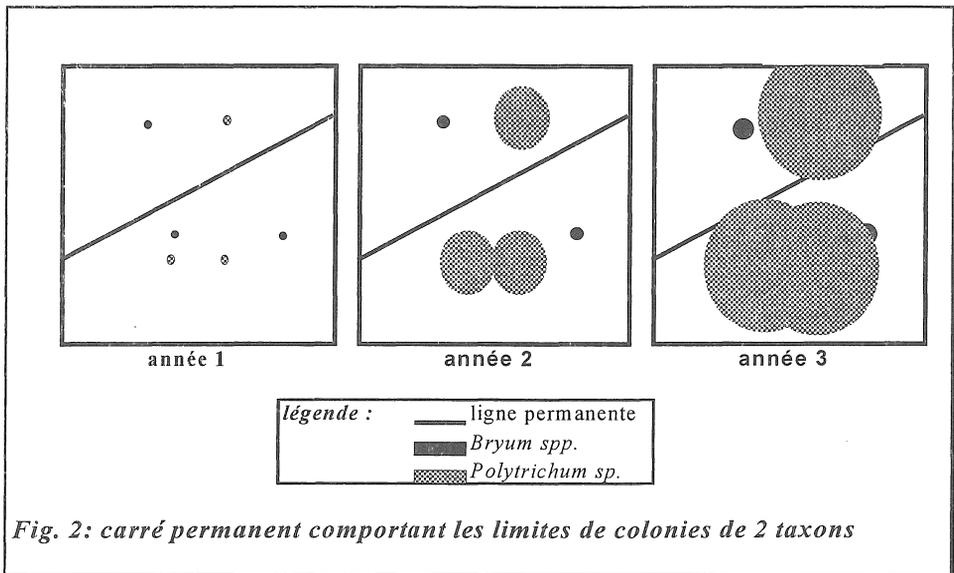
L'exemple choisi (**figure 2**) concerne 2 taxons à propagation végétative radiale en milieu non limitant pour les 2 taxons, en "lande" après un feu "d'humus". Après un feu courant, la situation serait différente, les colonies repartant à partir des rhizomes les plus profonds (enfouis à plusieurs cm pour *Polytrichum cf. formosum*) non endommagés. Les touffes de *Bryum spp.* (à bulbilles sur rhizoïdes) s'étendent peu car le phénomène de ramification se rapproche d'un tallage simple*. L'aire représentée fait 1/4 de m².

- **année 1** : installations simultanées (à une saison près) des "maîtres-brins" ou pousses principales des 2 taxons, *Polytrichum cf. formosum* (observé en phase végétative) et *Bryum gr. erythrocarpum* (*B. sauteri*, *B. tenuisetum*,...)

- **année 2** : début de propagation. Les colonies de *Bryum* mesurent environ 1 cm de diamètre, celles de *Polytrichum* présentent une extension radiale environ 10 fois plus importante.

- **année 3** : continuation de propagation avec amorce de fermeture du milieu (recouvrement supérieur à 1/2) par *Polytrichum cf. formosum* avec des colonies atteignant 2 dm de diamètre (pour environ 1 dm de hauteur au centre de la colonie) et élimination des petites colonies rases (1 cm de hauteur) de *Bryum spp.*, les colonies de l'autre mousse étant "associales".

D'autres espèces vivent aussi couramment dans ce milieu. Des *Ditrichaceae* à propagation rapide par diaspores dominant souvent au cours de la première ou de la deuxième année, atteignant des densités supérieures à 100 par dm² ; de hauteur voisine des *Bryum gr. erythrocarpum*, elles sont éliminées par *Polytrichum spp.* Des espèces ont un comportement intermédiaire entre les 2 taxons exposés (*Polytrichum piliferum*, *P. Juniperinum*).



3. COMPARAISON DES METHODES

Trois groupes de méthodes sont discutés par rapport aux paramètres qu'elles permettent d'utiliser.

3.1. Méthodes linéaires et/ou ponctuelles ou mixtes

(type de la classique "ligne de points contacts")

Les paramètres relevés sont surtout la présence et la fréquence. De part leur conception, ces méthodes sont longues et leur intérêt est souvent limité à la détermination du niveau de l'espèce dominante (cf. fig. 2). Ainsi, ces pratiques sont inadaptées à l'estimation de la valeur biologique (richesse, diversité) comme divers auteurs l'ont montré par comparaison avec des méthodes aréales.

L'exemple de la figure 2 montre que pour des relevés permanents, l'espèce n'est notée que lorsqu'elle devient dominante (recouvrement supérieur à 1/2), sinon elle a beaucoup de chances de passer inaperçue ; la constatation est faite à postériori. Un suivi correct d'individus ou de colonies est impossible. Les courbes obtenues pourraient conduire à des interprétations aberrantes quant à l'installation de l'espèce dans la station suivie.

3.2. Méthodes aréales

Sur une aire, s'utilisent soit un seul grand échantillon (souvent de quelques m²), soit plusieurs petits (de l'ordre du dm.²).

- Pour un seul grand échantillon, sont notés, pour une ou plusieurs espèces, la présence, le recouvrement (en particulier pour les individus à grand espace vital, type "arbre"), la densité (dénombrement pour des densités faibles ou échelles densitaires) ou une carte (de paramètres variables pouvant aller jusqu'à des indications biométriques pour

chaque individu repéré). Connaissant les caractéristiques de croissance des populations, la cartographie permet de suivre l'extension des colonies et d'extrapoler les évènements qui vont intervenir dans la végétation au cours des années à venir tant que les espèces envahissantes vont progresser.

- La technique avec plusieurs petits échantillons permet de calculer des fréquences, d'étudier l'hétérogénéité par distribution des niveaux de recouvrements (profils d'effectifs des coefficients d'abondance-dominance par exemple) ou les densités, d'analyser des autocorrélations spatiales (par des grilles de carrés contigus essentiellement). Les dénombrements dans les grilles et les études d'espaces vitaux sont parfois consécutifs à une cartographie des individus. Cette technique s'applique plutôt aux plantes stationnaires de fréquence ou d'effectifs élevés dans la station, l'étude n'étant statistiquement valable que si l'espèce est présente dans de nombreux échantillons.

3.3. Méthodes par parcours

Le parcours est fait pour prospecter un échantillon d'au moins plusieurs m². Sur un parcours fixé, l'observateur peut noter ou prélever ce qui est distinguable dans le champ de vision (qui va de la jumelle à la loupe ; il s'agit probablement du meilleur protocole pour faire des inventaires botaniques) ou se limiter à une bande (de 1 m de large par exemple).

Le parcours peut être un mode échantillonnage à part entière ou être une façon de prospecter une aire de grande surface (ce qui est en fait souvent le cas pour évaluer des présences ou des recouvrements). Ces méthodes paraissent quelques peu intermédiaires entre les linéaires et les aréales mais les renseignements obtenus sont parfois différents.

Les paramètres susceptibles d'être notés lors d'un parcours sont la présence (inventaire floristique par exemple), la fréquence sur des surfaces objectives ou plus subjectives (comme l'échelle employée par CHICOUENE, 1991) avec une unité de surface adaptée à l'échantillon et au but de la prospection ou le recouvrement ; l'utilisation d'échelles densitaires de type log. avec appréciation subjective de la classe de densité est également possible en complément. Des descriptions succinctes des individus (dimensions, âge probable) sont praticables.

Pour les espèces à densité ou fréquence faible, les méthodes par parcours sont probablement les plus appropriées. Si le but est de faire une étude régionale sur la diversité d'un type de milieu, une longueur de parcours par site peut être fixée pour obtenir des échantillons comparables.

Dans une étude de site particulièrement hétérogène, l'emploi de méthodes aréales complète un échantillonnage par parcours sur des endroits choisis pour leur originalité ou leur représentativité.

4. PRECAUTIONS POUR LE RECUEIL ET LE DEPOUILLEMENT DES DONNEES

Les protocoles de recueil des données conditionnent évidemment le dépouillement qui peut consister en une étude statique de cas ou en des comparaisons diachroniques ou synchroniques (par exemple par rapport à des dates différentes d'évènement dans des stations différentes). Diverses précautions élémentaires sont susceptibles d'améliorer la valeur des résultats.

4.1. Relativité de l'appréciation

Chaque problématique a ses échelles. Pour estimer une progression ou une régression, il convient de se fixer une précision et des échelles de temps et d'espace car les informations peuvent paraître contradictoires entre des niveaux de perception différents (CHICOUENE, 1991, 1993) tels que région, parcelle, années (à 1 an, 10 ans ou un siècle d'intervalle en prenant en compte la bibliographie ancienne).

La matrice interannuelle d'abondance (abondance-dominance ou autres paramètres) est un moyen de comparer simultanément un grand nombre de relevés d'endroits différents à deux moments différents (figure 3). Selon le plan d'échantillonnage, l'hétérogénéité des comportements est étudiée dans un site (comparaison d'échantillons élémentaires) ou dans une région (comparaison de sites). Entre deux années consécutives seulement, les progressions, souvent localisées près de la diagonale ont tendance à être peu nettes. Des fluctuations temporaires sont possibles dans un sens différent de la tendance à long terme ; des mécanismes de régulation peuvent passer inaperçus.

Cette matrice sert également à comparer deux moments pour toutes les espèces d'un relevé permanent.

Abondance année(s) ultérieure(s)

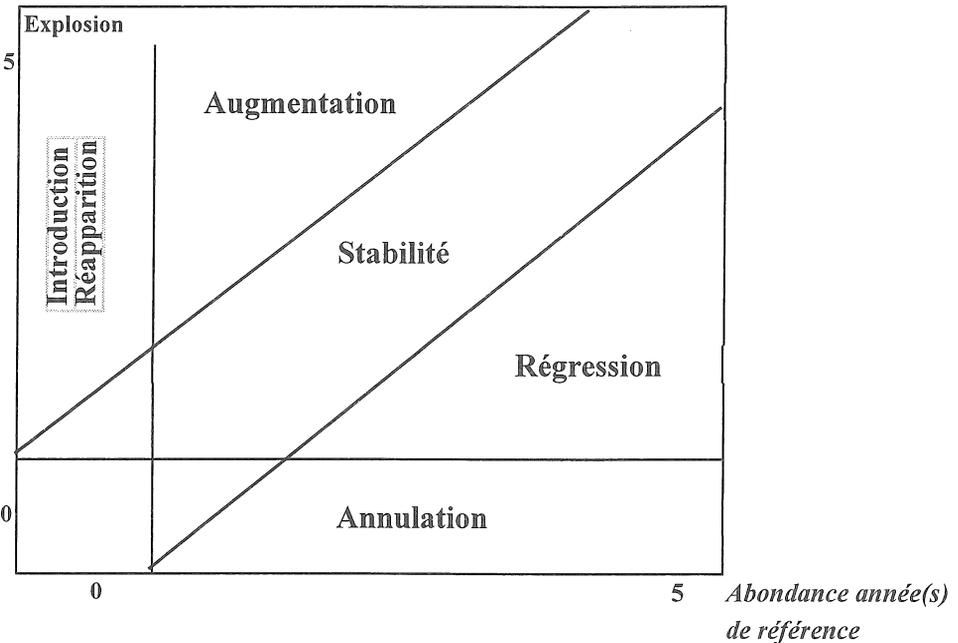


Figure 3: Modèle matriciel théorique d'évolution inter-annuelle de coefficients (employé par D. CHICOUENE, 1991)

4.2 Cartographie

L'étude de cas par cartographie est possible sur de grands échantillons pour des colonies et des arbres ou sur un petit échantillon si les individus d'herbacées ou autres plantes basses sont reportés. Cartographier une zone où une colonie subit ou a subit au moins temporairement une dégénérescence est difficile ; des classes de fréquences ou de

densité sont alors souvent plus appropriées que le report des contours de colonie alors trop incertains.

La comparaison des emplacements de fronts de migration permet de calculer les distances parcourues en une ou plusieurs années (pour faire une moyenne annuelle qui diminue la variabilité de l'échantillonnage), dans des conditions différentes éventuellement. Les dimensions des colonies à un moment donné sont traductibles en histogrammes de distribution si elles sont nombreuses. Une matrice interannuelle des classes de dimensions des colonies ou d'autres paramètres permet de comparer le comportement de nombreux échantillons simultanément.

4.3. Les échantillons de surface réduite

Les données comportant parfois des mesures sur chaque individu demandent beaucoup de temps ; aussi la représentativité par rapport à la station mérite d'être examinée avec soins.

Pour une même surface échantillonnée, l'hétérogénéité de la station est mieux révélée par un plus grand nombre d'échantillons (de surface plus petite) dispersés dans la station. Le risque avec un seul échantillon ou une seule grille dans un seul endroit est que l'échantillon ne soit plus représentatif du site mais un cas particulier. Ainsi, un dispositif expérimental de surface réduite (de l'ordre du m²) peut attirer des animaux curieux (type lapins qui vont y laisser des feces) et biaiser les résultats ou rendre l'expérimentation caduque.

Un réseau de grilles de 4 carrés à chaque fois suffit pour évaluer des paramètres démographiques comparatifs sans repérage individuel ; ceci a été pratiqué (données inédites) pour des plantules avec des lectures permanentes à intervalles de quelques jours en comparant, à partir de 30 grilles réparties dans la parcelle, l'information obtenue sur les carrés élémentaires et sur chaque ensemble de 4 carrés contigus.

4.4. "Colonies" d'espèces conditionnant les communautés à venir

Abstraction faite des aspects de cohabitation à l'intérieur de la colonie avec les espèces présentes avant son installation, des espèces peuvent conditionner le devenir des communautés.

Ainsi dans une station (schématisée en figure 2), des relevés comparatifs de flore à l'extérieur et dans une colonie illustrent si l'espèce est susceptible d'influencer la survie des espèces présentes préalablement ou d'en favoriser d'autres. Par exemple, dans les prairies pâturées par les bovins, les plantes à organes aériens coriaces (*Carex divisa*, *Elymus spp.*) et les épineux occasionnent des refus où peuvent se développer des espèces dont les individus étaient rapidement éliminés (particulièrement les plantules d'arbres) ; de tels individus sont susceptibles de modifier la formation végétale et les espèces herbacées présentes (des sciaphiles remplaçant les héliophiles). Ces relevés peuvent être orientés selon transect (en fonction de l'âge d'installation de la colonie à un endroit donné).

4.5. Expériences de gestion

En cas de traitement expérimental pour la gestion avec suivis diachroniques, un dépouillement satisfaisant des données nécessite impérativement de faire un état initial avec des méthodes comparables à celles servant à la lecture de l'expérience. Par exemple, pour la fauche ou l'étrépage, l'étude de la fidélité à l'aire échantillonnée doit envisager :

- la part de restauration d'individus à partir d'organes végétatifs variables diversement enfouis : pivot étêté (*Taraxacum officinale*), réseau de racines traçantes ou de rhizomes profondément enfouis (*Epilobium angustifolium*, *Equisetum arvense*),

- la part de plantules provenant de diaspores de survie stockées dans le sol ou en végétation et provenant alors d'un transport par des animaux par exemple (fragments de stolons d'*Agrostis canina*).

INFORMATIONS POUR LES ETUDES DE BIOLOGIE DES POPULATIONS PAR TAXON

Dans une communauté végétale, des espèces de cycles et de formes biologiques variés se cotoient ; de multiples critères sont ainsi à prendre en considération avant de s'engager dans une étude de milieu. Diverses connaissances préalables à une étude sont utiles ; leur origine est une littérature atomisée et l'expérience de l'observateur.

La bibliographie sur des sites, susceptible de remonter au milieu du XIX^{ème} siècle, renseigne sur la présence ancienne du taxon, ce qui représente de précieux renseignements sur la fidélité d'une espèce à une station. L'idéal est de disposer également de données sur la gestion passée du milieu.

1. VALEUR DES PARAMETRES DES CYCLES BIOLOGIQUES

Les connaissances des caractéristiques biologiques des taxons sont fragmentaires et éparpillées dans une vaste littérature de deux siècles. D'autre part, des erreurs "stolonifères" (recopiées d'auteur en auteur depuis parfois plus d'un siècle) sont rencontrées dans les ouvrages de détermination des espèces (ou "flores"). Le besoin d'harmoniser un minimum les renseignements et la terminologie pour la description des formes biologiques est flagrant. Le recueil de ces informations se heurte au problème général du retard de la floristique par rapport à la morphologie et l'organographie comparées. De nombreux amendements et corrections à *Flora Europaea* pour les plantes des milieux cultivés ont déjà été proposés (CHICOUENE, 1991).

Des données sur les vitesses de propagation végétative sont nécessaires, en particulier sur l'allongement probable des organes plagiotropes en une saison et sur le nombre d'ordres de ramification d'organes aériens ou souterrains par an. Par exemple, une longueur de 7 cm a été obtenue pour *Vaccinium myrtillus* par FLOWER-ELLIS (1971, cité par HARPER, 1977).

Le but serait de disposer d'une base de données comportant, pour des colonies en progression *in situ*, au moins des ordres de grandeur (mm, cm, dm, m, dam) sur les distances conquises par extension radiale en une saison de végétation, la densité normale des pousses d'une espèce (sociabilité par rapport aux autres espèces), la profondeur de formation des organes souterrains (modulés par l'aération du sol) ou l'aptitude au réajustement en cas de perturbation (surtout pour le changement de niveau de la surface du sol). L'idéal serait des résultats sur les potentiels biotiques selon le type de diaspores par taxon et sur les possibilités effectives de dissémination selon l'échelle de perception.

2. DESCRIPTEURS DE L'ÉCOLOGIE DES TAXONS

La répartition d'une espèce peut habituellement être mise en rapport, dans une certaine mesure, avec le milieu biotique et/ou des descripteurs abiotiques. Toutefois, un descripteur écologique simple peut cacher des ignorances quant aux mécanismes intervenant au niveau de la régulation des cycles biologiques. Un équilibre relatif dans une station

correspond vraisemblablement souvent à l'aptitude de l'espèce végétale à intégrer un cortège d'ennemis végétaux ou animaux (maladies, ravageurs, compétiteurs) qui font partie d'un écosystème complexe.

L'importance du type de biotope dans les processus d'extension des taxons est illustré dans les anciens marais salants qui se déssalent et où s'installent souvent 2 espèces rhizomateuses à amplitude écologique différente vis-à-vis du régime hydrique (CHICOUENE & CORTES, 1987): *Juncus gerardi* qui se cantonne à la périphérie des bassins a des colonies qui s'ovalisent dès qu'elles atteignent environ 1 m de diamètre puis progressent par les 2 bouts jusqu'à ce que le bord du bassin soit entièrement envahi ; *Carex divisa* qui s'étend depuis le fond de certains bassins jusqu'au sommet des bosses a des colonies relativement circulaires tant que la parcelle n'est pas conquise.

Pour le diagnostic et la cartographie des mouillères dans les prairies permanentes acides avec *Juncus acutiflorus*, la difficulté serait de savoir si le milieu potentiel est entièrement colonisé (colonie en équilibre) ou en cours de colonisation ; la prise en compte de l'aspect (vigueur) de la périphérie de la colonie et de la répartition des autres espèces fournit la réponse.

La synécologie assure une vision complémentaire sur le dynamisme de plusieurs espèces envahissant un site, sur les successions des communautés et même de la végétation. Pour chaque relevé, l'analyse de l'évolution peut tenir compte de l'écologie des espèces, de la fréquence des espèces dans un milieu, de la fréquence régionale des milieux et de la gestion ; ainsi, en boisement hygrophile, l'installation de *Carex remota* est plus probable que celle d'*Equisetum hyemale*.

Pour la survie d'espèces, un changement dans le milieu abiotique peut être léthal à terme, soit simplement parce que le milieu devient défavorable à la flore présente auparavant, soit à cause de la compétition présumée avec d'autres espèces qui profitent de la perturbation. Par exemple, la flore change après un assèchement naturel (exhaussement en tourbière) ou artificiel. Quand les pousses vigoureuses d'une station d'*Equisetum hyemale* ne se cantonnent plus qu'à des fossés de drainage récents, la station est probablement en danger.

Une régression est jugée inéluctable pour une espèce dans une station si le milieu est connu pour évoluer dans un sens défavorable. Parfois des choix de gestion permettent d'inverser des tendances. Mais les causes de la régression sont parfois inconnues ; la diminution ou la disparition d'*Eragrostis pilosa* dans le Massif Armoricain pour un milieu ouvert comme les bords de la Loire en période de marnage laisse perplexe car l'espèce est toujours bien présente en amont ; pour *Lindernia pyxidaria*, le phénomène est ressemblant et les descripteurs explicatifs manquent aussi.

3. COMPARAISON DES STRATEGIES CONSERVATOIRES

La gestion d'un site doit s'ajuster aux taxons en présence et à l'état de leurs populations car les informations sur la gestion passée du site et les données générales sur les moyens d'entretenir la richesse d'un type de milieu sont parfois insuffisantes. Comprendre les mécanismes limitant l'extension d'un taxon en termes de cycle biologique permet de proposer des pistes pour la gestion. L'absence ou presque de graines chez des Angiospermes rares a déjà été souligné par HARVEY (1985).

Pour assurer la pérennité de la station d'un taxon, deux types extrêmes de stratégies conservatoires sont à distinguer.

3.1. Conservation du milieu

La protection ou l'entretien du milieu (de la formation végétale) indispensable à la survie de l'espèce peuvent passer par une destruction partielle de ses individus. Le recours à de tels procédés est nécessaire pour conserver un milieu ouvert favorable à l'installation des individus du taxon souhaité (les espèces concernées ici étant des annuelles ou des stationnaires à propagation efficace par diaspores en particulier) et/ou pour limiter, éliminer ou empêcher l'installation d'espèces compétitrices assez hautes (susceptibles d'éliminer des plantes rases, stolonifères souvent, parfois dépourvues ou presque de diaspores de survie). La formation végétale convenable peut être obtenue par des interventions biotiques telles que le piétinement de grands animaux ou des perturbations abiotiques de la végétation et parfois de la surface du sol. Dans leur station, ces plantes disposent d'une propagation élevée, par diaspores de survie ou de propagation, ou par propagation radiale. Parmi les espèces exigeant de telles conditions figurent *Eryngium viviparum* (pérenne à stolons passifs avec occasionnellement une diaspore de dissémination constituée d'une rosette voyageant à la surface de l'eau dans la station), *Ranunculus nodiflorus* (annuelle stationnaire à graines nombreuses).

3.2. Intégrité des individus

La protection des individus, au contraire, vise à sauvegarder l'intégrité d'individus ou d'organes fragiles (parfois détruits par le moindre piétinement de grands animaux). Cette stratégie s'applique principalement à des espèces pérennes, par exemple *Hymenophyllum tunbridgense*, vivant sous des ombrages variables, et, dans une moindre mesure, *Polygonum bistorta* aussi bien prairiale que forestière mais qui a l'avantage de disposer de rhizomes profonds qui mettent la survie de la colonie à l'abri d'un pâturage passager. Dans cette catégorie, l'installation de nouveaux individus à partir de diaspores à tendance à être exceptionnelle ; la production de diaspores de survie est même peut-être inexistante dans certains de ces cas.

3.3. Approche mixte

Enfin, la protection mixte, du milieu et des individus, est adaptée à une espèce ne supportant pas le changement de formation végétale et ayant une propagation réduite par diaspores. Ce serait la situation d'*Equisetum hyemale* qui ne pousse pas en prairies, et dans une moindre mesure, d'*Hammarbya paludosa* qui ne vit pas dans les formations fermées ou ligneuses.

La conservation à l'échelle régionale est complexe pour certaines espèces. La création de milieux artificiels favorables pour des pionnières arrive. Ainsi, *Coleanthus subtilis*, *Pilularia globulifera*, s'installent parfois dans des barrages ou étangs récents ; *Lycopodiella inundata* et *Drosera spp.* ont envahi d'anciennes carrières. La question de l'origine des diaspores et de la quantité introduite dans un endroit où aucun individu n'a encore existé ou été observé depuis de nombreuses décennies est intéressante surtout si l'espèce est inconnue dans les environs. L'approche par les caractéristiques d'installation la première année n'est pas évidente ; elle supposerait des suivis de plantules à l'endroit en question.

4. POLYMORPHISME

La liste des taxons d'un site est insuffisante pour rendre compte de la variabilité entre individus d'un taxon dans une station. Des espèces peuvent ne comporter qu'un seul clone ou une seule lignée dans un site. Pour la plupart des taxons, l'avantage de disposer de plusieurs clones dans un site est de favoriser la production de diaspores sexuées. Le polymorphisme porte sur des critères variables, se rapportant parfois au cycle biologique.

4.1. Variabilité du cycle biologique

Au sein d'une espèce, le cycle est parfois variable selon les individus mais l'indication est rarement explicite dans les ouvrages de détermination.

Par exemple, une certaine proportion d'individus se comportent en annuels, l'autre en pérennes à vie courte, par exemple chez *Poa annua* (cf. TUTIN, 1957), *Juncus bufonius* (cf. CHICOUENE, 1996), *Hirschfeldia incana* (cf. DARMENCY & al., 1995) ; certains individus se propagent par racines, d'autres non chez *Hypericum perforatum* ; des colonies stériles ne se propagent que par voie végétative chez *Cirsium arvense*. Par exemple, la présence ou l'aspect de stolons leptomorphes est variable chez *Juncus articulatus*, *Baldellia ramunculoides*, *Littorella uniflora*.

La forme biologique constitue un élément de diagnostic d'intermédiaires morphologiques entre espèces en phase végétative quand les parents présumés ont un cycle différent. Des espèces stolonifères et des rhizomateuses se croisent (genres *Agrostis* et *Holcus* en particulier) ainsi que des espèces avec ou sans propagation par racines traçantes (*Prunus* subgen. *Cerasus*). Les descriptions manquent pour une nothoespèce* telle que *Cirsium x forsteri* (*C. dissectum x C. palustre*) produite par une pérenne à rhizome et une bisannuelle à tige orthotrope.

La génétique des populations enseigne que les mécanismes de dispersion des pionnières (de nombreuses études ont porté sur les anémophiles) varient selon les individus mais s'amoinissent dans des stations permanentes. Pour l'adaptation au type de station, les variations mineures de *Trifolium repens* ont été étudiées (cf. TURKINGTON, 1985).

4.2. Polymorphisme génétique non lié au cycle biologique

Les marqueurs de clones sont particulièrement utiles pour diagnostiquer l'interpénétration de colonies. Ils assurent la distinction dans une station des "ramet"³ et "genet"⁴ de HARPER. Les espèces dioïques possèdent évidemment deux types de clones.

Les marqueurs phénotypiques qui sont des caractères morphologiques aisément repérables sur le terrain sont rares. Une herbacée comme *Elymus sp.* en dispose parfois (avec la densité des épillets sur les épis, la longueur des arêtes des lemmes, la couleur, la présence de pruline), des ligneux tels que *Pyrus sp.* également (forme et pilosité des limbes, longueur des pétioles). Dans ces deux cas, il s'agit peut-être de divers intermédiaires entre espèces au sens biologique.

Les marqueurs biochimiques, inutilisables sur le terrain, sont de recours exceptionnel mais les connaissances qu'ils amènent sont importantes. Des clones âgés de

³ subdivision de la colonie d'une plante à extension végétative radiale en un ensemble d'organes aériens reliés à un endroit donné à une zone d'innovation morte ou vivante.

⁴ ensemble d'individus ayant le même génome; terme plus ou moins synonyme de "clone".

plusieurs siècles ont ainsi pu être mis en évidence (la bibliographie existe pour des forêts de *Populus* en Amérique du Nord, *Pteridium aquilinum*, *Holcus mollis*).

CONCLUSION

Pour décrire l'état des populations dans un site ou un milieu, certains critères simples peuvent avantageusement compléter ou remplacer les méthodes classiques basées sur les recouvrements ou les fréquences, en conférant au relevé une vision plus dynamique ; ceci assure de meilleures performances pour des comparaisons, qu'elles soient diachroniques ou synchroniques. De façon générale, les méthodes aréales apportent les informations les plus intéressantes. Les problématiques diffèrent selon la forme biologique de la plante et l'état de la population dans la station. Connaissant les conditions d'application de chaque méthode, des observations qualitatives portant sur l'architecture des espèces à retenir et sur leur vigueur sont à faire préalablement à une étude intégrant de la biologie des populations. Ces considérations guident le choix de paramètres à retenir pour améliorer l'efficacité d'un protocole.

Quand le niveau d'une population est connu, le choix de la politique de gestion du site est à but soit conservatoire, soit avec recherche de changements dans les quantités du taxon. Là, l'origine des diaspores qui vont s'exprimer à un endroit peut faire l'objet d'hypothèses fondées sur certains aspects de l'occupation du site. Pour le recueil et l'organisation des informations, il semble apparaître la nécessité d'une part, d'une mise au point sur la forme biologique de chaque taxon, d'autre part d'étudier tant les espèces communes que des espèces rares pour la gestion de tous leurs milieux. Ces connaissances permettraient de préconiser des pistes pour les décisions de gestion, en particulier lorsque la formation végétale est maintenue artificiellement par des moyens physiques (niveaux de l'eau d'un barrage), mécaniques (broyage, étrépage) ou chimiques (phytocides, raccourcisseurs).

BIBLIOGRAPHIE

- AUGIER J., RUBAT DU MERAC M.L., 1982 - Cours de botanique. I. Monocotylédones. Lechevalier, Paris, 325 p.
- BELL A.D., 1993 - Les plantes à fleurs, guide morphologique illustré. (trad. de "An illustrated guide to flowering plant morphology"). Masson, Paris, 341 p.
- BLONDEL J., 1979 - Biogéographie et écologie. Masson, Paris
- BRAUN-BLANQUET J., 1932, rééd. 1965 - Plant Sociology, the study of plant communities. (trad. de "Pflanzensoziologie". Hafner, New York and London, 439 p.
- CHICOUENE D., 1991 - Les mauvaises herbes des champs de grandes cultures : inventaire, biologie, écologie, dynamique des infestations en Bretagne. Thèse Université de Rennes, 148 + 62 p.
- CHICOUENE D., 1992 - Profondeur de formation des organes souterrains de propagation végétative et mode d'hivernage des mauvaises herbes pérennes en Bretagne. IX^e Colloque Intern. Bio. Mauvaises Herbes. Association Nationale de Protection des Plantes, 75-84
- CHICOUENE D., 1996 - Typologie des périodes de levée des mauvaises herbes à partir d'organes végétatifs sous climat tempéré océanique. X^e Colloque Intern. Bio. Mauvaises Herbes. Association Nationale de Protection des Plantes, 7-15

- CHICOUENE D., 1993 - Les régressions de mauvaises herbes en Bretagne et leurs causes. Colloque "Faut-il sauver les mauvaises herbes ?", Conservatoire Botanique National de Gap-Charance, sous presse
- CHICOUENE D., CORTES C., 1987 - Flore et végétation des marais de Moeze - Brouage, étude de la répartition. Action Concertée de Recherche sur les Marais de l'Ouest, Rennes, 33 p.
- CORRADINI P., 1992 - Processus dynamiques des populations de *Polytrichum* dans les landes après incendie. Mémoire D.E.A. Biologie des populations et écoéthologie, Université de Rennes, 43 p.
- DARMENCY H., CHADOEUF R., FLEURY A., CHICOUENE D., MAILLET J., RICHARTE J., RENARD M., VALLEE P., 1995 - Survie des semences issues d'hybridation interspécifique entre le colza et la roquette batarde, et recherche des hybrides dans les populations sauvages et adventices de roquette. Bulletin du Comité Technique Permanent de la Sélection des Plantes Cultivées, séminaire "Dissémination des plantes génétiquement modifiées, 35-42
- HAKANSSON S., 1982 - Multiplication, growth and persistence of perennial weeds. in Holzner & Numata, *Biology and ecology of weeds*, 123-136
- HARPER J.L., 1977 - *Population biology of plants*. Academic Press, London. 892 p.
- HARVEY H.J., 1985 - Population biology and the conservation of rare species. in *Studies on plant demography*, a festschrift for John L. Harper. White J. éd. Academic Press, London, 111-126
- HOLZNER W., NUMATA M., (ouvrage collectif) 1982 - *Biology and ecology of weeds*. Junk, The Hague, Boston, London, 461 p.
- LEAKEY R.R.B., 1981 - Adaptive biology of vegetatively regenerating weeds. In *advances in applied biology*. Coaker, Ac.Press, VI : 57-90
- MCCLURE F.A., 1966 - The bamboos, a fresh perspective. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, 347 p.
- RAUH W., 1939 - Über Gesetzmässigkeit der Verzweigung und deren Bedeutung für die Wuchsformen der Pflanzen. *Mitteilungen der deutschen dendrologischen Gesellschaft*, 52 : 86-111
- RAUNKIAER C., 1905 - Types biologiques pour la géographie botanique. *D. K. D. Vid. Selsk. Overs* 5 : 347-437
- SACHS J., VAN TIEGHEM P., 1874 - *Traité de botanique conforme à l'état présent de la science*. Savy, Paris, 2 vol.
- SERNANDER R., 1927 - Zur Morphologie und Biologie der Diasporen. Königl. Societät, Uppsala, *Nova Acta Regiae Societatis Scientiarum Upsaliensis* 104 p.
- TROLL W., 1954 - *Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie*. I. Der vegetative Aufbau. Veb, Jena, 263 p.
- TURKINGTON R., 1985 - Variation and differentiation in populations of *Trifolium repens* in permanent pastures. in *Studies on plant demography*, a festschrift for John L. Harper. White J. éd. Academic Press, London, 69-82
- TUTIN T.G., 1957 - A contribution to the experimental taxonomy of *Poa annua* L. *Watsonia*, 4 : 1-10
- VAN DER PILJ L., 1969 - Principles of dispersal in Higher Plants. Springer-Verlag, Berlin. 154 p.
- WATT A.S., 1947 - Contribution to the ecology of bracken (*Pteridium aquilinum*). V. The structure of the community. *New Phytol.* 46 : 97-121

Remerciements : L'auteur témoigne sa reconnaissance à L. Beillard du Laboratoire de Pathologie Végétale de l'Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Rennes pour ses encouragements dans la préparation de cet article.

ANNEXE

EXEMPLES D'ECHELLES DE NOTATION

Echelle d'abondance-dominance de BRAUN-BLANQUET, 1932

| coefficient | signification |
|-------------|--|
| "5" | recouvrement compris entre 3/4 et 1 |
| "4" | recouvrement compris entre 1/2 et 3/4 |
| "3" | recouvrement compris entre 1/4 et 1/2 |
| "2" | recouvrement compris entre 1/20 et 1/4 |
| "1" | recouvrement compris entre 0 et 1/20 |

Le coefficient "+" est rajouté par certains phytosociologues pour les recouvrements très faibles, par exemple un seul individu chétif.

Echelle de fréquence par parcours (CHICOUENE, 1991)

employée surtout pour la répartition agrégative

| coefficient | signification | |
|-------------|--|--------------------------------------|
| | limite inférieure | limite supérieure |
| "5" | présente dans chaque m ² parcouru | |
| "4" | la moitié des m ² parcourus | jusque dans 9 m ² sur 10 |
| "3" | de 1 m ² sur 10 | jusqu'à la moitié des m ² |
| "2" | de 2 individus par parcours | jusqu'à 1 m ² sur 10 |
| "1" | un individu pour le parcours | |

Echelle densitaire logarithmique par parcours

employée surtout pour la répartition régulière

la case correspondante est à cocher

| | 1 par ha | 1 pour 1000 m ² | 1 pour 100 m ² | 1 pour 10 m ² | 1 par m ² | 10 par m ² | 100 par m ² | 1000 par m ² |
|-----|--------------------------|----------------------------|---------------------------|--------------------------|--------------------------|--------------------------|--------------------------|--------------------------|
| sp. | <input type="checkbox"/> | <input type="checkbox"/> | <input type="checkbox"/> | <input type="checkbox"/> | <input type="checkbox"/> | <input type="checkbox"/> | <input type="checkbox"/> | <input type="checkbox"/> |
| | <input type="checkbox"/> | <input type="checkbox"/> | <input type="checkbox"/> | <input type="checkbox"/> | <input type="checkbox"/> | <input type="checkbox"/> | <input type="checkbox"/> | <input type="checkbox"/> |

GLOSSAIRE

- acrotonie** : modèle de ramification où les pousses sont d'autant plus longues qu'elles sont plus près du sommet de la pousse de l'année précédente.
- basitonie** : modèle de ramification où les pousses sont d'autant plus longues qu'elles sont vers la base des pousses des années précédentes.
- cohorte** : subdivision de la population au sens écologique, désignant un groupe d'individus qui ont en commun un évènement démographique particulier (ainsi, chez une bisannuelle sont présentes simultanément la cohorte de l'année, en phase végétative, et la cohorte de l'année biologique précédente, en phase reproductrice).
- Cormophytes** : partie du règne végétal (superembranchement ou sous-règne) excluant les Thallophytes et regroupant, pour le Massif Armoricain, les embranchements des Bryophytes ou *Bryophyta* (*Anthocerothopsida*, *Hepathicopsida* -rassemblant les ordres des *Sphaerocarpaceles*, *Marchantiales*, *Metzgeriales*, *Jungermaniales*-, *Andraeopsida*, *Bryopsida*, *Sphagnopsida*), des Ptéridophytes ou *Pteridophyta* (*Lycopsida*, *Sphenopsida*, *Filicopsida*) et des Spermaphytes ou *Spermatophyta* (*Gymnospermae*, *Angiospermae*).
- croissance primaire** : c'est la formation ou l'allongement des membres ou des jeunes organes assuré par les méristèmes primaires.
- croissance secondaire** : c'est l'augmentation de diamètre des organes assurée par des tissus secondaires propres à certaines Cormophytes.
- diaspore** : désigne tous les organes susceptibles de servir à la dissémination d'une espèce (spores, graines, gemmules, bulbilles,...)
- germination** : désigne la reprise d'activité morphogénétique d'une diaspore initialement dormante, se traduisant par l'extériorisation d'un organe (par exemple, pour les graines classiques, la percée des téguments par la radicule indique que la germination a eu lieu).
- mésotonie** : mode de ramification où les pousses les plus longues sont situées vers le milieu de la pousse de l'année précédente.
- nothoespèce** : espèce "hybride" (rassemble tous les intermédiaires entre 2 espèces).
- ontogénèse** : établissement d'une plante adulte (ayant perdu ses caractères juvéniles) depuis la germination d'une diaspore.
- orthotrope** : qualifie l'orientation des axes qui poussent perpendiculairement au substrat (donc généralement verticaux) et qui montent.
- pachymorphe** : qualifie les tiges à entre-noeuds plus larges que longs.
- plagiotope** : désigne l'orientation non verticale ou non perpendiculaire au substrat des axes.

population : au sens statistique, ce mot comprend l'ensemble des individus faisant l'objet de calculs statistiques ; en écologie, c'est aussi l'ensemble des individus d'une espèce occupant un lieu donné.

potentiel biotique : quantité de diaspores que peut produire un individu.

Rhizophytes ou Trachéophytes : plantes "vasculaires" (rassemble les Ptéridophytes et les Spermaphytes).

stationnaire : se dit d'une plante sans propagation végétative radiale (par racines ou tiges plagiotropes en particulier).

tallage simple : extension radiale d'un individu ou d'une touffe par juxtaposition de pousses orthotropes.

type biologique : combinaison de descripteurs (tels que durée de vie des individus, saisonnalité de la végétation, architecture des organes aériens et souterrains en fonction des saisons) des formes biologiques.