

Orpalm
Synthesis

2021 - No 14 (2)

Hortus – Larzac (2)



Un repos bien mérité sous les buis, thyms, romarins et genévriers rouges (photo : étudiant anonyme et inspiré).

Photo de couverture :

Extrême sud du Causse du Larzac (Hérault) qui plonge vers la vallée de la Buèges et la montagne de la Séranne. En arrière-plan, le Pic Saint-Loup et l'Hortus se font face – photo : J.-F. Terral.



ORPALM Synthesis

Revue bisannuelle
de Paléoécologie
n°14 (2) - Année 2021

Editeurs en chef

Jean-Frédéric TERRAL^{1,2}
Serge MULLER^{1,2}

Editeurs associés

Adam ALI^{1,2}
Laurent BREMOND^{1,3}
Vincent GIRARD^{1,2}

¹ISEM, ²UM, ³EPHE

Auteurs

Sébastien ARRIUBERGE, Marius
BIGEL, Enora BLASGUILLEMET,
Manon BOCHE, Thomas
BONNACASA, Tiphaine
D'AMALRIC, Léo DEVEAUX, Lucie
DUBOIS, Mathilde DUCROS,
Alexandra FAU, India FOSTER,
Solenne LAETHIER, Romane
LAVERGNE, Julie MAUC, Gabriel
OLLIVIER, Maddalena
PASSELERGUE, Maxime PHILIPPON,
Gwendal QUIMBRE, Léo
ROMIGUIER, Suzie TALLON,
Mathis VOISIN

Travail éditorial

Serge MULLER

Publication

3^e trimestre 2022
Université de Montpellier

ORPAL 2021 : Hortus Larzac 2 Le Larzac et les Grands Causses, paysages culturels agro-pastoraux

Lorsque le voyageur traverse du sud au nord le Causse du Larzac (600-900 m environ), point final de l'école de terrain ORPAL 2021 (27-29 janvier), il est frappé par la diversité des paysages liée à différentes influences climatiques et édaphiques : méditerranéenne au sud et océanique au nord, faciès montagnards, gradient de continentalité sud-nord et effets de versants / paysages karstiques, sols calcaires, sols dolomitiques, calcaires à chailles, cuvettes argileuses correspondant à des dolines. Le voyageur peut ainsi découvrir toute une mosaïque de paysages allant de chênaies blanches souvent conduites en taillis (*Quercus pubescens*), de bosquets de hêtres (*Fagus sylvatica*) et de pinèdes, au bocage, à des fruticées plus ou moins denses, à des steppes arborées ou arbustives, à des landes boisées et à des prairies pâturées. Il pourra également remarquer que la progression de résineux comme le pin sylvestre (*Pinus sylvestris*) et le pin noir d'Autriche (*Pinus nigra* subsp. *nigra*), ce dernier ayant été introduit à des fins de production forestière, contribue à la fermeture des milieux et menace la biodiversité régionale. Mais il notera avant tout l'omniprésence et la dominance du buis (*Buxus sempervirens*) – voir couverture du n°13 (2) – aujourd'hui largement impacté par l'invasion fulgurante et dévorante de la pyrale (*Cydalima perspectalis*), papillon asiatique involontairement importé en Europe en 2007 et dont les larves (chenilles) sont friandes quasi-exclusivement de ses feuilles et de ses jeunes rameaux.

Les paysages du Causse du Larzac et des Grands Causses en général sont donc dominés par le buis et sont considérés comme des paysages culturels. Ils sont caractérisés par une étonnante diversité biologique et ont été modelés par des millénaires de pratiques agricoles et pastorales¹. Ainsi, clapas (amas de cailloux), murs et murets, dolines cultivées (de céréales ou de luzerne), ségalas (terroirs siliceux propices à la culture du seigle), cazelles (petites cabanes de pierres sèches servant d'abris au berger), jasses (parcs servant d'abris aux troupeaux de brebis transhumantes),

¹ Voir par exemple Vernet J.-L. (1997). *L'homme et la forêt méditerranéenne de la Préhistoire à nos jours*, éd. Errance, et Liottier L., Chabal L. & Demierre M. (1997). Dynamique des végétations sur le Causse du Larzac au cours des 8000 dernières années : contribution de l'étude anthracologique du Rajal del Gorp (Millau, Aveyron). *Quaternaire* 10.4000/quaternaire.8283.

dolmens

(tombes mégalithiques) et menhirs, fours à chaux, fonderies et verreries (...) sont autant de vestiges d'un riche passé agropastoral et industriel qui a dessiné au fil du temps la mosaïque paysagère du Larzac et des Grands Causses. Ce patrimoine naturel, historique et culturel unique est à découvrir, à respecter et à préserver.

« *De l'écologie et de la pédagogie avec de l'humain dedans !* ». Au niveau des connaissances, des compétences et du savoir-faire, les travaux d'ORPAL, réalisés par des étudiants de 3^{ème} année de Licence Sciences de la Vie / Ecologie Biologie des Organismes, restent évidemment perfectibles. Toutefois, cette perfectibilité s'efface largement devant le bilan méthodologique, scientifique et humain de cette école de terrain et du stage en laboratoire qui a suivi. La conduite d'ORPAL a su intégrer les multiples facettes du processus de la recherche fondamentale sans en perdre de vue la dimension humaine et tout en apportant une réelle plus-value pédagogique.

Un grand merci au département Biologie-Ecologie (Faculté des Sciences, Université de Montpellier) pour son soutien technique et logistique, notamment la mise à disposition des véhicules, et à l'Institut des Sciences de l'Evolution-Montpellier (ISEM, UMR 5554) laboratoire de recherche leader en France, soutien de l'innovation pédagogique, qui nous permet de développer depuis des années, grâce à la mise à disposition de plateaux techniques, cet apprentissage par la recherche et pour la recherche. Merci au personnel technique du service des travaux pratiques et dirigés du département BE pour leur soutien indéfectible.

L'équipe pédagogique était cette année constituée d'Adam Ali, Nicolas Moureau, Vincent Girard et Jean-Frédéric Terral.

Jean-Frédéric Terral
Editeur en chef d'ORPALM *Synthesis*



Le GIGN (Groupe d'Intervention Géologique et Naturaliste) d'ORPAL 2021 en pleine action. Vous pouvez reconnaître quelques-unes des célébrités composant ce commando désormais mythique : Diégo de la Véga, le Masque de Fer, Goldorak, Fantômas, Batman et Dark-Vador, encadrés par Gigi-les-biscottes et la Torche humaine. Vous remarquerez également que malgré la forte pente, la plupart des membres du commando parvient à se tenir debout (et perpendiculaire au sol). Dans la même situation périlleuse, des humains comme vous et moi se seraient immédiatement pétés la margoulette, et la Torche humaine se serait ramassé tous ses copains sur le tromblon. Ceci dit, la photo n'en aurait sans doute pas été moins intéressante (ndlr).

ORPAL & ORPAM : modules d'enseignement-recherche avec de vrais morceaux d'humain dedans

ORPAL & ORPAM en bref

ORPAL et ORPAM sont des unités d'enseignement (UE) respectivement proposées en L3 Sciences de la Vie (SV) et en M1 Biodiversité-Ecologie-Evolution parcours Cepage, UFR Fac des Sciences, Département d'enseignement Biologie-Ecologie, Université de Montpellier.

Contenu pédagogique

Sur la thématique de la reconstruction des environnements passés, ces UE sont quasi-exclusivement dévolues à la pratique et à l'expérimentation. Toute la chaîne opératoire des recherches est considérée : le questionnement, la problématique, la recherche bibliographique, le terrain, le travail en laboratoire, le traitement des résultats, leur interprétation et la diffusion (écrite et orale) de l'information scientifique.

Apport pour les étudiants

ORPAL et ORPAM sont des UE originales et novatrices. Elles permettent aux étudiants de : découvrir le monde secret de la recherche, se former par la recherche à travers un stage conventionné dans un établissement de l'enseignement supérieur, valider un acquis de l'expérience, ajouter une ligne concrète dans leur CV, découvrir la vie trépidante et tumultueuse d'un laboratoire, etc.

Organisation des modules

Les étudiants, répartis en binômes ou trinômes, choisissent un sujet sous la direction d'un enseignant-chercheur ou d'un chercheur de l'équipe pédagogique. Ce dernier sera leur référent chargé de suivre et d'évaluer leur progression tout au long de leur parcours.

Déroulement d'ORPAL-ORPAM

Etape 1/5 : Briefing méthodologique

La reconstruction des paléoenvironnements : pourquoi et comment ? Organisation des modules, objectifs pédagogiques, méthodes.

Etape 2/5 : Stage de terrain

24 heures de terrain, réparties sur trois jours consécutifs, permettent aux groupes d'appliquer diverses méthodes paléoenvironnementales. Ces stages ont lieu dans des zones bien circonscrites d'un point de vue géographique et écologique : région du Pic St-Loup et littoral languedocien pour ORPAL ; sites d'étude modifiés chaque année pour ORPAM.

Etape 3/5 : Stage en laboratoire

Sous la responsabilité d'un encadrant, travail de laboratoire, analyse des données, travail bibliographique. Une journée par semaine.

Etape 4/5 : Rédaction et présentation orale

Rédaction d'un mémoire synthétique sous la forme d'un article scientifique et intégration des corrections faites par un rapporteur. Le module se clôt par une présentation orale.

Etape 5/5 : Evaluation et publication

Evaluation des articles par le comité de rédaction de la revue (note initiale réévaluée à l'issue du processus de *reviewing*) et publication des meilleures contributions (critères portant à la fois sur le fond et la forme).

Mise en garde : Les articles présentés dans cette revue, bien que corrigés par les équipes pédagogiques, sont des travaux réalisés par des étudiants de 3^e et 4^e années. Ce sont des exercices d'initiation à la rédaction scientifique, avec une visée plus méthodologique que factuelle.

ORPAL : *n.m.* Acronyme d' « Outils et méthodes de la Reconstruction des PALéoenvironnements – Licence ». UE de l'Université de Montpellier, lancée en 2006-2007.

ORPAM : *n.m.* Acronyme d' « Outils et méthodes de la Reconstruction des PALéoenvironnements – Master ». UE de l'Université de Montpellier, lancée en 2015-2016.

ORPALM Synthesis. Revue bisannuelle, créée en 2008 sous le nom *ORPAL Synthesis* pour publier les travaux réalisés dans le cadre de l'UE ORPAL, et rebaptisée en prévision de l'intégration, en 2015-2016, des travaux de l'UE ORPAM.

ORPAL 2020-2021

Hortus – Larzac

Laethier S., Mauc J., Ollivier G. & Voisin M. : <i>Variation de la morphologie foliaire chez le chêne vert (Quercus ilex L.) en fonction d'un gradient altitudinal</i>	9
Fau A. : <i>Traits fonctionnels foliaires : implications écologiques et applications paléobotaniques et paléoécologiques</i>	25
Arribergé S., Dubois L., Quimbre G. & Tallon S. : <i>Test de la méthode CLAMP dans l'Hérault</i>	37
D'Amalric T., Foster I., Lavergne R., Passelergue M. & Romiguier L. : <i>L'approche pédoanthracologique est-elle efficace pour reconstituer la composition et la structuration des paléovégétations en domaine méditerranéen ?</i>	51
Bigel M., Boche M., Ducros M. & Philippon M. : <i>La répartition spatiale de différents chémotypes de thym en fonction de paramètres environnementaux abiotiques permet de comprendre leur distribution future en contexte de changement climatique</i>	65
Blas-Guillemet E., Bonnacasa T. & Deveaux L. : <i>Variation de la morphologie foliaire du complexe Phillyrea latifolia-media au regard de paramètres écologiques</i>	81



Carlina acanthifolia, espèce emblématique protégée des Grands Causses (Photo : J.-F. Terral).

VARIATION DE LA MORPHOLOGIE FOLIAIRE CHEZ LE CHENE VERT (*QUERCUS ILEX* L.) EN FONCTION D'UN GRADIENT ALTITUDINAL

Solène Laethier ¹, Julie Mauc ², Gabriel Ollivier ³, Mathis Voisin ⁴

Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier (UMR 5554)

Université de Montpellier, Place Eugène Bataillon, CC065, 34095 Montpellier cedex 05, France

¹ solene.laethier@outlook.fr, ² julie.mauc@posteo.net, ³ gab.ollivier@yahoo.fr,

⁴ mathis81.voisin@orange.fr

Encadrement : Jean-Frédéric Terral, Vincent Girard

Citation : Laethier S., Mauc J., Ollivier G. & Voisin M. (2021). Variation de la morphologie foliaire chez le chêne vert (*Quercus ilex* L.) en fonction d'un gradient altitudinal. *Orpalm Synthesis*, 14 (2) : 9-23.

Résumé : Il existe une grande variabilité de la morphologie foliaire chez le chêne vert, autant intra-individuelle qu'inter-populationnelle. Dans cette étude, nous testons l'influence de l'altitude sur ces variations. Les traits mesurés sont morphométriques, se concentrant sur le limbe. 1280 feuilles, issues de 32 arbres sur un gradient de 566 m en garrigue languedocienne, ont été mesurées. Des tests de corrélation et une Analyse Factorielle Discriminante ont permis d'établir une relation entre l'altitude et certains traits mesurés, et de regrouper les observations par morphologie. Cependant, l'altitude n'explique que partiellement les résultats obtenus, des facteurs environnementaux plus locaux sont à prendre en compte.

Mots clés : feuille, facteurs environnementaux, plasticité, transect, ImageJ

Abstract: *Variation of leaf morphology in holm oak (*Quercus ilex* L.) along an altitudinal gradient.* A high variability of leaf morphology can be observed in the holm oak, both at intra-individual and inter-population scales. In this study, the influence of altitude on these variations has been investigated. Morphometric traits have been measured on laminas of 1280 leaves, sampled from 32 trees along a gradient of 566 m in Languedoc Garrigue. Correlation tests and a Discriminant Factorial Analysis show a relation between altitude and some of the measured traits, and allow to group some observations per morphologies. However, as altitude explains only a part of the results, other local environmental factors need to be considered.

Keywords: leaf, environmental factors, plasticity, transect, ImageJ

Les végétaux, du fait de leur incapacité à se mouvoir, doivent être le mieux adaptés possible aux variations biotiques et abiotiques de leur environnement. Chez les Embryophytes, la feuille étant le plus souvent le siège de la photosynthèse, elle joue un rôle primordial dans les mécanismes d'adaptation de l'arbre face aux différentes pressions

environnementales et à la variabilité en ressources (Navas & Garnier, 2002). On observe notamment une importante plasticité de sa morphologie et de ses tissus en fonction de la disponibilité des ressources (Grime & Mackey, 2002). La plasticité est définie comme la capacité d'un individu à exprimer différents phénotypes afin de s'adapter à son environnement (Agrawal, 2001). Ainsi, la

morphologie foliaire peut varier fortement avec l'intensité lumineuse : dans des régions ensoleillées et sèches, les feuilles tendent à être étroites, tandis que la surface des feuilles augmente dans les milieux ombragés (Takenaka, 1994 ; Xu et al., 2008). Ainsi, la morphologie des feuilles peut refléter les conditions de l'environnement dans lequel se trouve la plante qui les porte (Royer et al., 2005). En analysant des échantillons fossiles, il est ainsi possible de reconstituer les conditions du passé : la morphologie foliaire peut être utilisée comme bioindicateur paléoenvironnemental.

Dans cette étude, située dans la région des garrigues montpelliéraines, nous nous intéressons au chêne vert (*Quercus ilex* L.), une espèce circumméditerranéenne. Les feuilles de chêne vert présentent des traits variables, tels que la taille (de quelques cm à une dizaine de cm) ; la texture (plus ou moins coriace, et plus ou moins lisse sur la face adaxiale) ; la couleur (vert clair kaki à vert foncé) et la forme (ovale, elliptique ou lancéolée ; avec une marge entière, dentée ou épineuse). La morphologie foliaire du chêne vert varie fortement entre les arbres, entre les populations et entre les subsp. *ilex* et *ballota* (Pelleau, 1991 ; Tison et al., 2016). La différence de morphologie foliaire entre les différentes sous-espèces ne semble dépendre que du biotope et non des différences génétiques (Lebreton et al., 2001 ; Lumaret et al., 2002). Cette étude écarte ainsi les variations génétiques pour se concentrer sur l'impact des facteurs environnementaux sur la plasticité phénotypique.

De nombreux paramètres environnementaux varient avec l'altitude et la position géographique : les conditions météorologiques (température, vent, précipitations et ensoleillement, notamment), les conditions pédologiques (porosité, pH, hygrométrie, quantité de matière organique, texture du sol). L'ensemble de ces facteurs déterminent la distribution des formations végétales. La majorité des conditions écologiques d'un milieu pouvant être prédites sur la base de l'altitude (Sanchez et al., 1996), il est ainsi

possible de ne prendre en compte que ce paramètre comme facteur environnemental.

L'objectif de cette étude est d'identifier l'influence de paramètres environnementaux, à travers un gradient altitudinal, sur la morphologie foliaire du chêne vert. La variabilité de la plasticité foliaire sera essentiellement testée à l'échelle inter-populationnelle.

MATERIEL ET METHODES

1- Matériel biologique

Le chêne vert (*Quercus ilex* L.), également nommé "yeuse" (Tison et al., 2016), est un Phanérophyte (Raunkiær, 1905) au feuillage sempervirent. Il se situe dans la division des Angiospermes et la famille des Fagaceae (Tison et al., 2016). Ses feuilles sont coriaces, de formes variées, glabres et vertes sur la face adaxiale, tomenteuses et blanchâtres sur la face abaxiale, et portent un pétiole court. Les feuilles jeunes et basses sur l'arbre tendent à être plus épineuses que les feuilles matures et hautes (Tison et al., 2016).

Le chêne vert est généralement présent entre 0 et 1200 m d'altitude (Tison & Foucault, 2014). Il présente une distribution en anneau, occupant la majorité de la partie occidentale du bassin méditerranéen, de l'Europe du Sud et de l'Afrique du Nord (subsp. *ballota*, à feuilles larges et épineuses), et s'étendant en Méditerranée orientale sur la rive nord (subsp. *ilex*, à feuilles étroites et inermes) (Quézel & Médail, 2003). Ces deux sous-espèces s'introgressent dans le sud de la France, ce qui entraîne localement une forte variabilité de la morphologie foliaire.

L'adaptation des arbres et des populations de chênes verts aux variations de conditions environnementales peut être observée à travers la plasticité phénotypique foliaire. Afin d'évaluer et d'étudier les déterminismes de cette variabilité, des échantillons de feuilles ont été prélevés dans 8 stations réparties selon un gradient altitudinal.

2- Zone d'échantillonnage

La zone d'échantillonnage se situe dans la région des garrigues montpelliéraines. Huit stations de prélèvement ont été sélectionnées sur la limite sud du Causse du Larzac, près des cirques de Navacelles et de la Séranne, et sur le Pic Saint-Loup et l'Hortus (Fig. 1). Les huit stations ont été choisies pour leurs différents altitudes et contextes biogéographiques (Table 1), afin de tester l'impact de conditions environnementales telles que la température, l'ensoleillement, les précipitations et le type de sol sur la plasticité foliaire du chêne vert.

La zone d'échantillonnage se situe essentiellement sur des substratums calcaires du Jurassique (Mattei, 1986). Le type de sol dominant varie en fonction de l'altitude (Table 1) : à basse altitude, sont observés davantage de calcosols et de lithosols, et à plus haute altitude, des dolomitosols et des rendisols (Falipou et al., 1999).

La région est soumise à un climat méditerranéen, caractérisé par la superposition des saisons chaude et sèche, et par des précipitations annuelles comprises entre 100 et 1000 mm (Quézel & Médail, 2003). Elle est soumise à différents vents : les vents provenant du sud (vent marin, sirocco) apportent souvent la pluie, et les vents provenant du nord-ouest et du nord (tramontane, mistral) apportent le froid. Le massif du Pic Saint-Loup constitue une barrière naturelle aux vents froids provenant des Cévennes, créant un contraste climatique important entre les sites localisés au nord, et ceux situés au sud. Les vents du nord qui viennent se heurter au pic, descendent dans la cuvette du bassin de Saint-Martin-de-Londres en déplaçant les masses d'air chaud, les faisant ainsi remonter sur la face nord. Ce phénomène aboutit à une inversion thermique menant à la création de microclimats dans la région du Pic Saint-Loup (Battistella & Baulleur, 2015).



Figure 1. Localisation des huit stations. Les figurés en triangle indiquent les formations montagneuses de la Séranne, du Pic Saint-Loup et de l'Hortus. Les données cartographiques proviennent de Géoportail.

Table 1. Description synthétique des paramètres biotiques et abiotiques des différentes stations d'échantillonnage.

Nom, altitude, coordonnées GPS, température moyenne annuelle, précipitations annuelles, description du contexte biogéographique et type de sols dominants de chaque station. Les données climatiques sont issues de WorldClim. Les données pédologiques sont issues de Géoportail (source : geoportail.gouv.fr), sur la base d'une étude de Falipou et al. (1999). Les termes de pédologie utilisés sont définis par Messant et al. (2019).

Nom des stations	Altitude (m)	Latitude Longitude	T° moy. annuelle (°C)	P ann. (mm)	Description du milieu	Sols dominants	Contexte géographique
1 - Montpeyrroux	134	43°68'552'' 3°51'328''	14.27	632	Garrigue. Quelques chênes verts.	Calcosols (85%)	Plaine près de Montpeyrroux.
2 - Cuculles	148	43°75'502'' 3°84'541''	14.22	669	Garrigue. Nombreux chênes verts, thym et buissons.	Calcosols (80%)	Colline au nord-est de Saint-Jean de Cuculles.
3 - Mortières	183	43°76'529'' 3°82'398''	13.61	710	Garrigue / forêt clairsemée. Peu de chênes verts, beaucoup de filaires et d'aubépines.	Lithosols (67%)	Grande butte de marnes, au pied du pic Saint Loup côté sud (adret).
4 - Petite Sibérie	184	43°79'297'' 3°78'466''	13.60	687	Prairie sèche avec des zones de garrigues. Beaucoup de thym et de romarins, peu de chênes verts ou blancs.	Lithosols (90%)	Plateau à l'ouest de l'Hortus, près de l'Aérodrome de Saint-Martin de Londres.
5 - Fambétou	249	43°78'794'' 3°80'700''	13.48	704	Chênaie verte. Beaucoup de genévriers et de filaires.	Calcosols (55%)	Zone vallonnée et venteuse au pied de la montagne d'Hortus, au nord du pic Saint Loup (ubac).
6 - Plâtrière	400	43°72'811'' 3°46'797''	12.41	736	Chênaie / garrigue dense. Très nombreux chênes verts, buis et genévriers.	Dolomitosols (71%)	Vallons, zone caillouteuse en bord de route.
7 - Coulet	534	43°82'602'' 3°54'672''	11.46	804	Chênaie blanche, prairie sèche. Beaucoup de buis et de genévriers, très peu de chênes verts.	Rendisols (45%)	Plateau suivi d'une grande colline dans le Causse du Larzac, entre le Cirque de Navacelles au sud et le Cirque de la Séranne au nord.
8 - Col du Vent	700	43°74'472'' 3°46'032''	11.00	875	Pinède. Quelques chênes blancs, nombreux buis et chênes verts.	Rendisols (45%)	Forêt Domaniale de Notre Dame de Parlatges, au Col du Vent.

L'exposition aux vents, la position géographique (plateau/versant, adret/ubac) et l'altitude induisent ainsi différentes conditions météorologiques et pédologiques dans la région étudiée, observables par des variations d'ensoleillement, de température, d'hygrométrie et de type de sol. Ces variations peuvent également s'observer à travers la distribution des diverses communautés de plantes qui y vivent (Quézel & Médail, 2003). Dans le contexte du bioclimat subhumide caractéristique de la zone, défini à partir des données de précipitations annuelles issues de WorldClim (source : worldclim.org) et sur la base des critères de Quézel & Médail (2003), ces communautés sont essentiellement des forêts à chênes sclérophylles, des pinèdes et des garrigues. Ces formations végétales se répartissent au sein d'un étage bioclimatique méso-méditerranéen, pouvant être défini à partir de températures minimales des mois les plus froids, comprises entre 0 et 3°C (Quézel & Médail, 2003). Dans la région, les activités humaines des derniers siècles ont abouti à un changement en profondeur du cortège sylvatique, notamment via les pressions agrosylvo-pastorales et l'exploitation pour l'obtention du charbon de bois (Quézel & Médail, 2003 ; Tassin, 2012).

3- Les prélèvements

Dans chacune des 8 stations, 4 chênes verts ont été échantillonnés, avec 40 feuilles prélevées sur chacun d'eux : 20 feuilles au côté sud-sud-ouest (orientation la plus exposée au soleil) et 20 au côté nord-nord-est, pour un total de 1280 feuilles. L'orientation a été mesurée à l'aide d'une boussole. Les feuilles ont été prélevées aléatoirement, mais en excluant les jeunes feuilles épineuses, ainsi que celles en mauvais état. Les échantillons prélevés ont été pressés et séchés entre des feuilles de papier journal. Après deux semaines de séchage, les feuilles ont été scannées afin de mesurer les traits d'intérêt.

4- Mesures des traits morphologiques

Traits mesurés

Plusieurs traits ont été mesurés afin de pouvoir visualiser les variations

morphologiques influencées par le gradient environnemental et altitudinal. L'ensemble de ces traits portent sur le limbe de la feuille (pétiole non pris en compte) : longueur (L) et largeur (l) maximales, surface (S) et périmètre (P). À partir de ces données, le ratio longueur / largeur (L/l), la distance de la base de la feuille au croisement de la largeur maximale (L_0), le rapport de la longueur maximale sur cette dernière mesure (L/L_0), ainsi que la circularité ($C = 4*\pi*(S/P^2)$), formule utilisée par Chitwood et al. (2014) pour évaluer si la feuille est plus ou moins ronde, ont été utilisés comme indicateurs supplémentaires. Enfin, la mesure des angles α (angle formé par le point situé à l'apex de la feuille et les deux points à l'extrémité de la largeur maximale) et β (idem, avec le pétiole) a été relevée afin d'affiner la description de la morphologie des feuilles. Certains de ces paramètres peuvent être visualisés Figure 2.

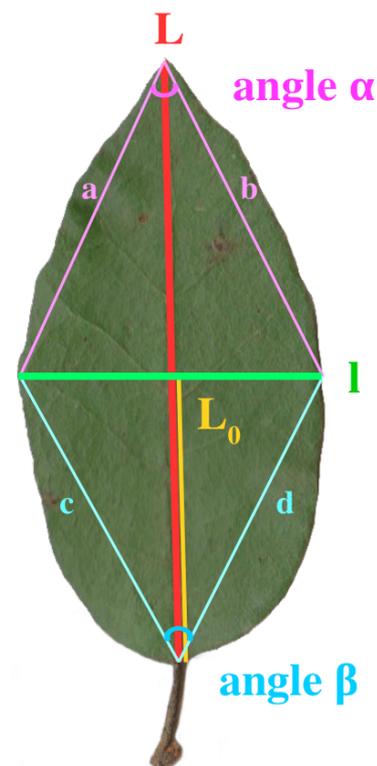


Figure 2. Représentation schématique de la longueur maximale L (cm), de la largeur maximale l (cm), de la longueur L_0 (cm), et des angles α et β (degré) et des segments a , b , c et d (cm) sur une feuille de chêne vert. La surface (cm^2) et le périmètre (cm) ne sont pas représentés.

Mesure des traits foliaires

Les mesures ont été réalisées à l'aide du logiciel ImageJ selon deux méthodes. Les feuilles ont d'abord été scannées, sur un papier millimétré servant d'échelle. Pour une meilleure résolution d'image, les scans ont été enregistrés au format PNG et en couleur RVB. Sur le logiciel, un segment de 4 cm a été tracé sur le papier millimétré à l'aide de l'outil "Straight". Dans "Analyze" puis "Set scale", la définition de l'échelle en pixels/cm correspondant à la longueur du segment a été établie. Par la suite, grâce à l'outil "Paintbrush tool", les pétioles ont été séparés des limbes en traçant un trait entre ces deux parties.

La première méthode permet de mesurer la surface et le périmètre de nos feuilles. Pour cela, les scans ont été passés en noir et blanc en sélectionnant le type d'image 8-bit dans l'onglet "Image" puis "Type". Par la suite, les contrastes des images ont été accentués avec "Image → Adjust → Threshold", afin de pouvoir détourner les feuilles. Dans l'onglet "Analyze → Measure", les mesures d'intérêt ont été paramétrées, à savoir périmètre et surface. Les mesures ont été effectuées avec l'onglet "Analyze → Tools → ROI Manager"; cette interface permet de sélectionner les feuilles avec l'outil "Wand tool", puis d'obtenir les mesures.

La deuxième méthode a pour objectif de mesurer la longueur maximale, la largeur maximale, le ratio des deux, et les angles α et β . Pour cela, l'outil "Multi-point" a été utilisé. Quatre points ont été placés par feuille, à l'apex, sur les marges droite et gauche au niveau de la largeur maximale, puis à la base du pétiole, toujours dans le même ordre, les coordonnées ont été obtenues avec "Analyze → Measure".

Grâce à ces coordonnées, les longueurs a, b, c et d définies sur la **Figure 2** ont été calculées ainsi que la largeur maximale (l) et la longueur maximale (L) avec la formule :

$$\sqrt{((x_B - x_A)^2 + (y_B - y_A)^2)}$$

avec A(x,y) et B(x,y), les coordonnées de deux points.

À partir de ces mesures, deux triangles ont été définis (*abl* et *cdl*). Au sein de ces triangles, les angles opposés α et β ont été calculés avec les théorèmes d'Al Kashi : par exemple, pour l'angle α :

$$\arccos((a^2 + b^2 - l^2) / (2ab))$$

Ces formules ont par la suite été saisies dans un tableur afin d'automatiser les mesures.

5- Analyses des données

Test des erreurs de mesure

Du fait du nombre d'actions requises sur le logiciel ImageJ pour obtenir les données brutes à partir de nos échantillons (déterminer l'échelle en px/cm ; séparer le pétiole du limbe ; placer les quatre points cardinaux sur chaque limbe...), il existe un risque potentiel d'erreur entre les opérateurs de l'étude. Afin de tester ces erreurs potentielles et de vérifier la reproductibilité et la significativité des mesures, un même jeu d'échantillons a été mesuré par chaque opérateur. Un test de Kruskal-Wallis a ensuite révélé l'absence de différence significative (H_0 : "Les moyennes sont identiques" ; $p = 1$) dans ce test inter-opérateur, et donc de vérifier la validité des mesures effectuées.

Modèles d'analyses

Afin de vérifier que les données sont bien distinctes les unes des autres entre les différentes stations, et qu'il est donc possible et justifié de réaliser des analyses supplémentaires, un test de Kruskal-Wallis a été appliqué sur l'ensemble du jeu de données. Ce test montre qu'il y a une différence statistiquement significative entre les moyennes des différents groupes. Dans notre cas, toutes les variables ont des moyennes significativement différentes (H_0 : les moyennes sont similaires ; $p < 0,001$) entre les différentes stations. Ceci valide la suite des analyses.

Afin d'estimer directement l'influence de l'altitude sur les différents paramètres évalués, deux tests de corrélation peuvent être utilisés selon la variable : le test de Pearson qui reflète la relation linéaire entre deux variables, et le test de Spearman qui reflète la

relation monotone non-linéaire entre deux variables. Ces deux tests statistiques permettent d'obtenir un coefficient compris entre -1 et 1. Une valeur proche d'une des extrémités de cet intervalle indique une forte corrélation positive (si proche de 1) ou négative (si proche de -1), alors qu'une valeur proche de 0 indique une absence de corrélation monotone entre les variables. La principale différence entre ces deux outils est que le test de Spearman mesure un coefficient de corrélation non linéaire, à partir non pas directement des valeurs des deux variables, mais de leurs rangs. Un test d'hypothèse (H_0 : "Pas de corrélation entre les deux variables"; H_A : "Corrélation entre les deux variables") a été réalisé sur chacune des relations à partir d'un test de Student afin de vérifier ou non leur significativité statistique.

Afin de comprendre le fonctionnement de l'influence de paramètres environnementaux sur la morphologie foliaire, une Analyse Factorielle Discriminante (AFD) a été réalisée. Cette méthode permet de regrouper les données quantitatives mesurées selon une variable qualitative choisie (ici, la position des différents sites). Elle vise à décrire et expliquer l'appartenance d'échantillons à des groupes morphologiques à partir des variables mesurées.

Dans un premier temps, un test Lambda de Wilks a été effectué sur l'ensemble des sites, le but étant de déterminer s'il existe des différences significatives entre ces deux jeux de données. Par la suite, une AFD sur l'ensemble du jeu de données a été réalisée afin de classer les échantillons selon leurs caractéristiques morphologiques. Cette analyse a été réalisée grâce au logiciel Excel Stat.

RESULTATS

1- Relation entre l'altitude et les traits morphologiques

Le calcul de l'ensemble des moyennes et écart-types de chacune des variables pour toutes les stations, suivi du test de Kruskal-Wallis (H_0 : "Les moyennes sont identiques";

$p < 0,001$), confirme la présence de variations inter-populationnelles de morphologie foliaire entre les différentes stations (en considérant que chaque station comporte une population distincte de chêne vert). La morphologie foliaire semble donc à première vue varier selon certains critères. On note également une variation intra-populationnelle des traits foliaires, avec notamment la station de "1-Montpeyroux", qui présente des données de variance particulièrement élevées pour une grande partie des variables étudiées.

Les deux tests de corrélation entre l'altitude et les différentes variables mesurées (Spearman et Pearson) sont présentés [Table 2](#). Nous observons que, pour toutes les variables sauf celle du ratio L/l, il existe une relation monotone avec l'altitude, linéaire dans la majorité des cas. Ces corrélations sont validées par des *p-values* inférieures à 0,01. L'ensemble des coefficients de corrélation ne dépassent cependant pas une valeur absolue de 0,226 (relation entre l'altitude et la longueur maximale des feuilles): il s'agit donc de corrélations relativement faibles. Nous pouvons néanmoins en conclure une relation certaine entre l'altitude des stations et les différents traits de la morphologie foliaire.

2- Corrélations entre les différents traits mesurés

Après avoir montré que l'altitude a un impact sur la morphologie foliaire, il est désormais possible de tester comment les variables interagissent entre elles, afin de mieux comprendre leur répartition en fonction des stations.

L'AFD réalisée sur l'ensemble du jeu de données nous permet d'obtenir un cercle de corrélation ([Fig. 3a](#)), représentant les corrélations entre variables mesurées. L'angle α semble négativement corrélé au ratio L/l des feuilles, lui-même positivement corrélé à L, la longueur maximale des feuilles. Ces variables expliquent plus de 36% de la variabilité obtenue le long de l'axe F1. La variable "angle β ", corrélée avec la variable "circularité" et le rapport "L/L₀" expliquent

environ 28% de la disparité des valeurs sur l'axe F2.

Au total, les axes F1 et F2 expliquent environ 64% des valeurs obtenues. En considérant les composantes F1 et F2, les variables "surface", "périmètre", "L₀" et "largeur maximale" ne semblent pas particulièrement corrélées aux

autres variables, et ne participeraient donc pas à l'explication des groupes d'observations. La F3, non représentée sur la **Figure 3a**, prend néanmoins en compte ces variables et permet d'expliquer au total, avec la F1 et la F2, 84% des valeurs obtenues.

Table 2 : Tests de corrélations monotones entre l'altitude et l'ensemble des variables mesurées.

Variabes	Test statistique	Coefficient de corrélation avec l'altitude	p-value
Largeur (l)	Pearson	0,164	<0,001
Longueur (L)	Pearson	0,226	<0,001
L/l	Pearson	0,023	0,4
L ₀	Spearman	0,221	<0,001
L/L ₀	Pearson	-0,091	<0,01
Surface	Spearman	0,144	<0,001
Périmètre	Spearman	0,212	<0,001
Circularité	Pearson	-0,114	<0,001
Angle α	Pearson	0,098	<0,001
Angle β	Pearson	-0,184	<0,001

2- Corrélations entre les différents traits mesurés

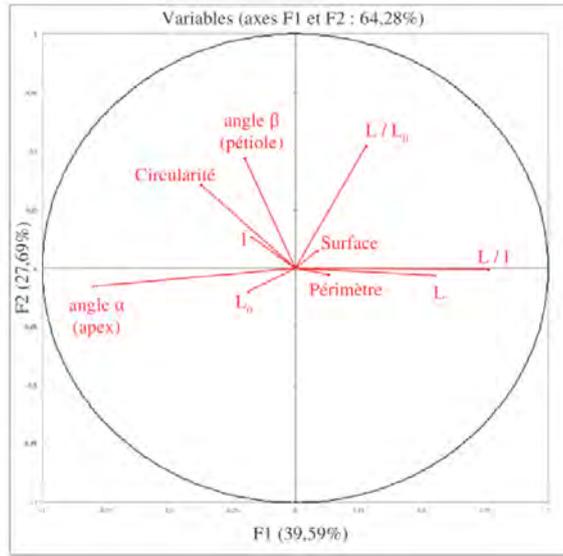
Après avoir montré que l'altitude a un impact sur la morphologie foliaire, il est désormais possible de tester comment les variables interagissent entre elles, afin de mieux comprendre leur répartition en fonction des stations.

L'AFD réalisée sur l'ensemble du jeu de données nous permet d'obtenir un cercle de corrélation (**Fig. 3a**), représentant les corrélations entre variables mesurées. L'angle α semble négativement corrélé au ratio L/l des feuilles, lui-même positivement corrélé à L, la longueur maximale des feuilles. Ces variables expliquent plus de 36% de la variabilité obtenue le long de l'axe F1. La variable "angle β ", corrélée avec la variable "circularité" et le rapport "L/L₀" expliquent environ 28% de la disparité des valeurs sur l'axe F2.

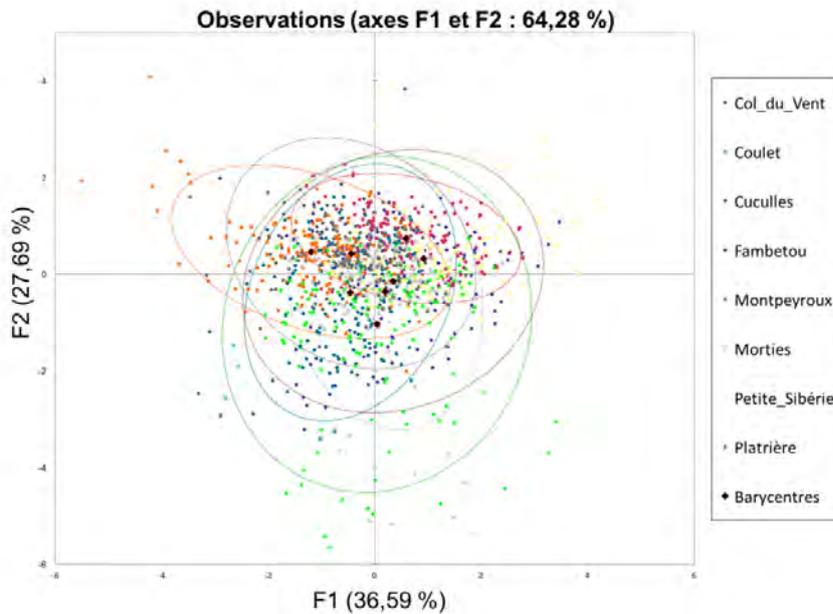
Au total, les axes F1 et F2 expliquent environ 64% des valeurs obtenues. En considérant les composantes F1 et F2, les variables "surface",

"périmètre", "L₀" et "largeur maximale" ne semblent pas particulièrement corrélées aux autres variables, et ne participeraient donc pas à l'explication des groupes d'observations. La F3, non représentée sur la **Figure 3a**, prend néanmoins en compte ces variables et permet d'expliquer au total, avec la F1 et la F2, 84% des valeurs obtenues.

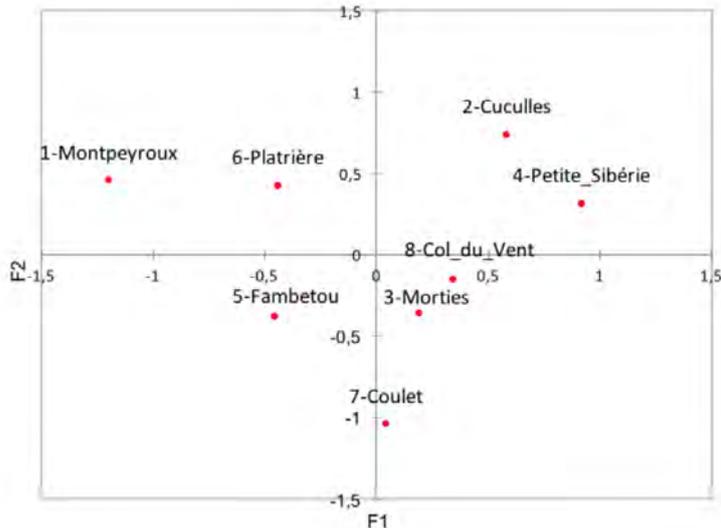
L'AFD permet également d'obtenir un nuage de points correspondant à la variabilité morphologique de chaque feuille par rapport aux axes F1 et F2, les ellipses représentant les stations auxquelles elles appartiennent (**Fig. 3b**). En s'y référant, aucune station ne semble avoir de tendance morphologique marquée à première vue : les ellipses sont très larges et les points étalés. Cependant, ces derniers orbitent autour d'un barycentre, pouvant servir à représenter la morphologie foliaire moyenne des arbres d'une même station. Ces barycentres ont été isolés dans la **Figure 3c**.



(a)



(b)



(c)

Figure 3. Résultats obtenus à partir de l'Analyse Factorielle Discriminante.

(a) Cercle de corrélations. La longueur maximale (L), la largeur maximale (l), la distance L_0 et le périmètre sont mesurés en cm. La surface est mesurée en cm^2 , et les angles α et β en degré ;

(b) Nuage de points. Chaque point représente une feuille, les couleurs précisent à quelle station elles appartiennent. Chaque ellipse représente une station ;

(c) Barycentres des valeurs du nuage de point pour chaque station.

Le positionnement des barycentres de chaque station relativement aux axes F1 et F2 est à lire conjointement à la corrélation des variables dans le cercle des corrélations (Fig. 3a). Par exemple, en suivant la répartition le long de l'axe F1, plus un barycentre se rapproche de la valeur 1, plus les feuilles seront "fines" et, inversement, au plus la valeur du barycentre se rapproche de -1, au plus les feuilles seront larges. Ainsi, il semble se dégager une certaine différence entre les sites "4-Petite Sibérie" et "2-Cuculles" (feuilles plus fines) et les sites "6-Plâtrière" et "1-Montpeyrroux" (feuilles plus larges). Ces propos sont tout de même à nuancer du fait de la variabilité importante de la morphologie foliaire au sein de plusieurs stations, représentée par un nuage de point très épars, où certaines feuilles semblent avoir des morphologies très éloignées du barycentre.

Les valeurs se rapprochant de 1 sur l'axe F2 vont tendre à avoir un angle β plus large (donc corrélé avec une morphologie foliaire plus circulaire) et inversement, au plus les valeurs tendent vers 0, au plus les feuilles seront allongées (en largeur ou en longueur) et plus leur angle α sera large.

Les arbres du site "7-Coulet" semblent ainsi avoir des feuilles ayant un angle β moins large et une morphologie plus linéaire que ceux des autres sites. Les feuilles des arbres des sites "1-Montpeyrroux" et "6-Plâtrière" semblent quant à elles avoir une circularité plus importante. Pour "5-Fambétou" "3-Mortiès" et "8-Col du Vent", les barycentres étant très proche de la valeur 0, il n'est pas possible de dégager de tendance quant à leur morphologie foliaire.

3- Regroupement des stations par taux de dissimilarité

Un dendrogramme de dissimilarité (Fig. 4) permettant de regrouper les stations selon leur taux de ressemblance a été établi à partir de l'AFD. Ainsi, deux groupes principaux se sont dégagés, regroupant les feuilles des sites "3-Mortiès", "5-Fambétou", "7-Coulet" et "4-Petite Sibérie", et ceux des sites "6-Plâtrière" et "1-Montpeyrroux". En revanche, les feuilles des deux derniers sites, "2-Cuculles" et "8-Col du Vent", semblent isolées de ces groupes.

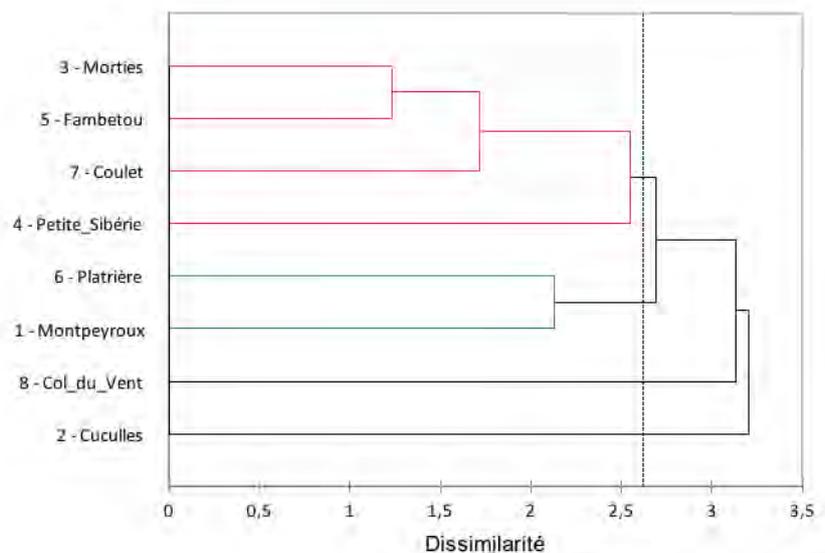


Figure 4. Dendrogramme de dissimilarité, permettant de regrouper les stations selon leur taux de dissimilarité. Le dendrogramme a été réalisé à partir de l'AFD à partir des matrices de distance de Mahalanobis. Le trait vertical noir en pointillé représente la limite à partir de laquelle les dissimilarités sont trop importantes pour pouvoir affilier la station à un groupe.

Dans le dendrogramme comme dans le nuage de point établi à partir de l'AFD, les sites "6-Plâtrière" et "1-Montpeyroux" sont représentés ensemble et tendent à s'isoler des autres. Ces sites paraissent être rapprochés par leurs caractéristiques morphométriques foliaires similaires, c'est-à-dire un angle β important, induisant une morphologie foliaire plus circulaire que sur les autres sites. Géographiquement, les sites de prélèvements sont assez proches, et les arbres échantillonnés sont situés en bord de route. Le site de "6-Plâtrière" est situé à une altitude plus élevée (400 m) que le site "1-Montpeyroux" (134 m) et leur température moyenne respective est de 12,4 et 14,3°C. Malgré les différences de milieu, les chênes verts présents sur ces sites ont des morphologies foliaires similaires.

Les sites 3, 4 et 5 ont quant à eux une altitude assez similaire variant entre 183 et 249 m, sont situés à des distances relativement proches les uns des autres (répartis autour du Pic Saint-Loup) et présentent des moyennes de températures similaires comprises entre 13,5 et 13,6°C. Ces 3 sites sont regroupés avec le site "7-Coulet", géographiquement plus éloigné (situé sur le Causse du Larzac), à une altitude plus importante (535 m) et à une température moyenne annuelle plus basse (11,5°C). D'après les résultats de l'AFD, ils auraient une morphologie foliaire similaire justifiant leur regroupement.

Le dendrogramme obtenu a permis de regrouper des sites aux morphologies foliaires considérées comme similaires. Malgré la ressemblance morphométrique évaluée, il est intéressant de noter que ces groupements ne semblent pas tous concorder avec les positions altitudinales. De plus, le rassemblement de "4-Petite Sibérie" avec le reste du groupe rouge ne correspond pas à une tendance observable sur le nuage de point.

L'AFD a également permis de réaliser une classification *a posteriori* de chaque feuille en se basant sur sa probabilité d'appartenance à une station selon ses caractères morphologiques. D'après cette classification théorique, seulement 37,6% de l'ensemble des

feuilles mesurées auraient des traits morphologiques qui les regrouperaient dans leur station d'origine, les autres 62,4% ayant plutôt des traits les rapprochant d'autres stations.

DISCUSSION

Le test préliminaire (Kruskal-Wallis) montre une variation des différentes mesures morphologiques en fonction des stations. Cela suggère que les traits mesurés fluctuent en partie selon des paramètres environnementaux, que nous essayons de décrire ici.

1- Influence de l'altitude sur la morphologie

Les tests de corrélation (Spearman et Pearson) entre l'altitude et les différentes variables, sans prendre en compte la répartition des données en différentes stations, ont révélé l'existence d'une relation, bien que faible, entre l'altitude et de nombreux traits morphologiques. Une corrélation n'est pas la preuve de l'influence d'une variable, mais dans le cas présent, nous pouvons facilement considérer l'altitude (et les facteurs environnementaux liés) comme une variable indépendante ayant un impact sur les traits morphologiques, qui en seraient des variables dépendantes. Ainsi présenté, nous pouvons même, à partir de ces données, nous représenter une évolution de la forme de la feuille avec l'altitude : la longueur est le trait qui s'accroît le plus alors que le rapport L/L_0 se réduit, et l'angle α à l'apex augmente tandis que l'angle β à la base du limbe diminue. On visualise donc une feuille plus longue et large dont la forme passe probablement d'ovale à obovale.

De plus, dans le cas présent, on remarque que sur l'ensemble des stations, l'altitude est fortement corrélée positivement à la quantité de précipitations annuelles (coefficient de corrélation = 0.97 ; $p < 0,0001$), et négativement à la température (coefficient de corrélation = -0.99 ; $p < 0,00001$). On en conclut que l'altitude peut servir à représenter un ensemble de conditions environnementales

auxquelles elle est fortement liée, et que l'altitude reste un bon prédicteur écologique.

Néanmoins, la faiblesse des relations avec les traits mesurés (le coefficient de corrélation le plus fort étant seulement de 0,226) suggère que le paramètre altitudinal n'est pas le seul responsable de la variation des différents traits morphologiques des feuilles.

2- Regroupement des données par l'AFD

L'utilisation d'une AFD sur les traits foliaires des chênes présents sur les différents sites a permis de dégager certaines tendances morphométriques. Comme l'influence, bien que faible, de l'altitude sur la variabilité des traits mesurés a été vérifiée, il devrait être possible de dégager des tendances morphologiques en fonction du gradient altitudinal.

Cependant, les groupements du dendrogramme (Fig. 5) montrent que certains sites aux altitudes différentes sont regroupés (par exemple, le groupe "rouge" comportant les sites 3, 5, 6 et 7). On retrouve également des groupes aux altitudes éloignées avec des barycentres proches en considérant les axes F1 et F2 (Fig. 3c). En vue des groupes composés de sites à altitudes variables, il ne semble pas se dégager de tendance linéaire stricte entre la morphologie foliaire et l'augmentation de l'altitude. Des conditions stationnelles doivent donc agir.

3- Influence d'autres facteurs sur la morphologie

L'étude menée sur *Quercus aquifolioides* Rehder & E.H. Wilson par Li et al. (2006) montre que les variations de la morphologie foliaire ne sont pas uniquement corrélées à l'augmentation de l'altitude et sont influencées par d'autres facteurs. Le taux d'ensoleillement, par exemple, peut créer des différences morphologiques sur un même arbre, les feuilles ombragées étant généralement plus larges (Takenaka, 1994 ; Xu et al., 2008).

Les données de température ayant été récoltées sur la plateforme WorldClim qui calcule la température par zone d'1 km², elles ne prennent pas en compte les variations microclimatiques, parmi lesquelles les variations d'ensoleillement. Or, certains des sites d'échantillonnage sont situés à des endroits où de tels microclimats peuvent être observés, comme au pied du Pic Saint-Loup ou au sein d'une pinède, (Battistella & Baulier, 2015). Ainsi, deux stations d'altitude et de températures similaires peuvent présenter des morphologies foliaires différentes (par exemple, les stations "4-Petite Sibérie" et "2-Cuculles" se situant respectivement côté nord (ubac) et sud (adret) du Pic Saint-Loup). Les conditions locales auraient donc un impact sur la morphométrie. Ces variables, telles que l'anthropisation, l'ouverture du milieu, la densité de la végétation ou l'accès à la lumière n'ont pas été mesurées dans nos données, mais influencent probablement les variables.

4- Limites de l'étude

D'autres raisons plus statistiques ont pu influencer le regroupement de nos données. Par exemple, beaucoup de variables ont été mesurées, alors que de nombreuses sont corrélées entre elles, comme cela est montré dans le cercle de corrélation. En abaissant le nombre de variables mesurées et en choisissant seulement certaines représentatives, la variabilité diminuerait et l'analyse et la description des données deviendraient plus précises.

De plus, la variabilité intra-site des traits morphologiques est forte dans nos échantillons. Ceci est notamment visible sur le nuage de points, où la totalité des ellipses regroupant les données de chaque station se chevauchent, et ne sont que très peu différenciées les unes des autres. On remarque également la station de "1-Montpeyroux" dont les écart-types associés aux moyennes des différentes variables sont particulièrement élevés (jusqu'à 2,7 fois supérieurs à la moyenne des écart-types des autres stations pour la variable "périmètre").

Ensuite, un élément source de grande variance n'a pas été pris en compte dans les analyses : la variabilité intra-arbre. En effet, afin d'avoir des feuilles les plus neutres possibles, les échantillonnages se sont faits sur les faces exposées nord-nord-est et sud-sud-ouest de chaque arbre. Or, la quantité de lumière perçue joue un rôle majeur sur la morphologie foliaire (Rijkers, 2000), et cette quantité varie selon l'exposition. Ceci est à ajouter aux causes de la variation intra-site.

La grande variance intra-populationnelle rend plus difficile de dégager des corrélations entre les variables, dont l'altitude, et de différencier réellement des groupes dans les données observées. Ce fait est illustré par le classement *a posteriori* réalisé par l'AFD, où moins de 38% des données correspondent aux mesures morphométriques de leur station.

Cette variation phénotypique au sein des stations pourrait être la marque d'une bonne adaptation des arbres afin de répondre le plus favorablement possible aux fluctuations environnementales ; capacité pouvant être obtenue grâce à une forte diversité génétique. Néanmoins, la part de l'impact environnemental et celle du déterminisme purement génétique sur cette plasticité phénotypique restent à déterminer.

De plus, comme il l'a été énoncé dans l'introduction de cette étude, l'impact des différences génétiques n'ont pas été prises en compte sur le phénotype foliaire des chênes verts étudiés. Cependant, il est probable que la variabilité génétique inter-arbre augmente la variabilité de la morphologie foliaire entre eux. En effet, Gratani et al. (2003) montrent qu'en faisant développer dans des conditions similaires des fruits de chêne vert issus de différentes régions d'Italie, les juvéniles présentent des caractères morphologiques différents. Cela illustre l'impact de la génétique sur les variations morphologiques des arbres. Il est également à noter que les individus présentent des phénotypes adaptés à leur climat d'origine (Gratani et al., 2003). La génétique a un impact certain sur l'expression de la morphologie, mais l'environnement modifie et oriente celle-ci sur le long terme.

Chez d'autres espèces de chêne, la

morphologie foliaire peut varier à l'échelle intra-populationnelle selon un gradient altitudinal. Bresson (2011) a testé chez *Quercus petraea* (Matt.) Liebl., l'influence d'un gradient altitudinal de 1500 m sur la morphologie foliaire et montré que la variabilité intra-populationnelle est d'autant plus importante que l'altitude est basse. Ce phénomène serait dû aux pressions de sélection aboutissant, en basse altitude, à une sélection disruptive du fait des pressions climatiques (telles que des épisodes de gel) et de la présence plus marquée de pathogènes (Bresson, 2011). En plus haute altitude, la pression exercée par les pathogènes foliaires est amoindrie, les arbres sont donc seulement soumis aux pressions climatiques, donc à une sélection directionnelle (Bresson, 2011).

Dans notre étude, l'amplitude altitudinale sur le transect échantillonné est assez faible : le dénivelé est seulement de 566 m. Il est envisageable que cette variation soit trop faible pour repérer de forts changements dans les traits morphologiques. Cependant, le fait d'échantillonner dans un périmètre relativement local permet sans doute d'éviter de trop fortes variations morphologiques, facilitant ainsi les comparaisons entre les différentes feuilles mesurées.

CONCLUSION

Le présent travail visait à étudier les variations de la morphologie foliaire du chêne vert (*Quercus ilex*) sur un gradient altitudinal de 566 m, dans la région des garrigues montpelliéraines. Les feuilles étant le siège de la photosynthèse, elles ont une importance majeure dans l'acquisition des ressources : les traits foliaires sont soumis à l'influence du milieu et varient en fonction des conditions biotiques et abiotiques. Les arbres échantillonnés montrent une grande plasticité phénotypique foliaire, tant intra- qu'inter-populationnelle.

Les différents traits mesurés présentent une légère corrélation avec l'altitude, et leur analyse révèle une probable évolution morphologique des feuilles avec l'altitude : la forme générale des feuilles tendrait à être plus large, longue et obovale lorsque l'altitude

augmente. Néanmoins, lorsqu'on s'intéresse à la corrélation des traits morphologiques à l'échelle d'une station, des groupements de sites ne concordant pas avec les positions altitudinales sont mis en évidence. L'altitude a donc un impact, mais ne serait pas le seul facteur à prendre en compte dans la variation morphologique : le taux d'ensoleillement, l'environnement biotique, la composition des communautés végétales, la disponibilité en ressources du milieu et le microclimat jouent probablement un rôle. La tendance dégagée en rapport avec l'altitude est donc fortement à nuancer au regard de la variabilité engendrée par les conditions locales et les différences génétiques.

La morphologie foliaire du chêne vert serait ainsi influencée par de nombreux paramètres, tant biotiques qu'abiotiques. La plasticité foliaire est vérifiée, mais pour mieux comprendre ses déterminismes, il semble nécessaire de travailler sur une plus grande amplitude altitudinale. De plus, la variabilité intra-populationnelle du chêne vert étant probablement plus forte à basse altitude, la précision de nos analyses en est diminuée. Il serait donc préférable de réaliser les échantillonnages sur des transects à des altitudes plus élevées. Enfin, il serait intéressant d'établir la part du déterminisme génétique et de l'impact environnemental sur la plasticité phénotypique observée.

REFERENCES

Agrawal A.A. (2001). Phenotypic Plasticity in the Interactions and Evolution of Species. *Science*, 294 (5541) : 321-326.

Battistella G. & Bauller A. (2015). Morphologie foliaire et densité stomatique chez le chêne vert (*Quercus ilex* L.) dans la région du Pic Saint-Loup (Hérault, France) : des indicateurs écologiques de première importance. *Orpalm Synthesis*, 8 : 43-54.

Bresson C. (2011). *Variations altitudinales de traits fonctionnels foliaires chez les arbres : déterminismes environnemental et génétique*. Thèse de Doctorat, Université de Bordeaux I, Bordeaux.

Chitwood D.H., Ranjan A., Martinez C.C., Headland L.R., Thiem T., Kumar R.,

Covington M.F., Hatcher T., Naylor D.T., Zimmerman S., Downs N., Raymundo N., Buckler E.S., Maloof J.N., Aradhya M., Prins B., Li L., Myles S., Sinha N.R. (2014). A Modern Ampelography: A Genetic Basis for Leaf Shape and Venation Patterning in Grape. *Plant Physiology*, 164(1) : 259-272.

Falipou P., Bornand M., Barthes J.-P. & Bonfils P. (1999). *Carte des pédopaysages du Languedoc-Roussillon : départements de l'Aude, du Gard, de l'Hérault, de la Lozère et des Pyrénées-Orientales*. Institut National de Recherche pour l'Agriculture, l'Alimentation et l'Environnement, Carte n°2166, Montpellier.

Gratani L., Meneghini M., Pesoli P. & Crescente M.F. (2003). Structural and functional plasticity of *Quercus ilex* seedlings of different provenances in Italy. *Trees* 17 : 515-521.

Grime J.P. & Mackey J.M.L. (2002). The role of plasticity in resource capture by plants. *Evolutionary Ecology*, 16 : 299-307.

Lebreton P., Barbéro M. & Quézel P. (2001). Contribution morphométrique et biochimique à la structuration et à la systématique du complexe spécifique Chêne vert *Quercus ilex* L. *Acta Botanica Gallica*, 148 (4) : 289-317.

Li C., Zhang X., Liu X., Luukkanen O. & Berninger F. (2006). Leaf morphological and physiological responses of *Quercus aquifolioides* along an altitudinal gradient. *Silva Fennica*, 40 (1) : 5-13.

Lumaret C., Mir C., Michaud H. & Raynal V. (2002). Phylogeographical variation of chloroplast DNA in holm oak (*Quercus ilex* L.). *Molecular Ecology*, 11 : 2327-2336.

Mattei J. (1986). Le brachyantyclinal du Pic Saint-Loup (Hérault, Bas-Languedoc) : Stratigraphie détaillée des terrains jurassiques et évolution tectonique pour servir de notice explicative à la carte géologique à 1 / 25 000 de cette structure. *Géologie de la France*, n°4, pp.349-376

Messant A., Chafchafi A., Ducommun C., Jalabert S., Lagacherie P., Lehmann S., Lemercier B., Moulin J., Mure J.-P., Noraz A., Laroche B. & Sauter J. (2019). Pédologie - Les sols dominants en France

- métropolitaine : Descriptions des grandes familles de sols. *Groupement d'Intérêt Scientifique Sol ; Sols et Territoires*.
- Navas M-L. & Garnier E. (2002). Plasticity of whole plant and leaf traits in *Rubia peregrina* in response to light, nutrient and water availability. *Acta Oecologica*, 23 (6) : 375-383
- Pelleau Y. (1991). *Biodiversité du chêne vert en région méditerranéenne "Quercus ilex L. - Quercus rotundifolia Lam" : étude de la variabilité morphologique, chimique et écologique*. Thèse de Doctorat, Université d'Aix Marseille.
- Quézel P. & Médail F. (2003). *Écologie et biogéographie des forêts du bassin méditerranéen*. Elsevier, Collection environnement, Paris, 575 p.
- Raunkiaer C. (1905). Types biologiques pour la géographie botanique. *Oversigt over Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskabs Forhandlinger*, 347-438
- Rijkers T. (2000). Leaf function in tropical rainforest canopy trees: the effect of light on leaf morphology and physiology in different-sized trees. Thèse de doctorat, université de Wageningen, 120 p.
- Royer D.L., Wilf P., Janesko D.A., Kowalski E.A. & Dilcher D.L. (2005). Correlations of Climate and Plant Ecology to Leaf Size and Shape: Potential Proxies for the Fossil Record. *American Journal of Botany*, 92 (7) : 1141-1151.
- Sánchez J.M., Izco J. & Medrano M. (1996). Relationships between vegetation zonation and altitude in a salt-marsh system in northwest Spain. *Journal of vegetation science*, 7(5) : 695-702.
- Takenaka A. (1994). Effects of leaf blade narrowness and petiole length on the light capture efficiency of a shoot. *Ecological Research*, 9 : 109-114.
- Tassin C. (2012). *Paysages végétaux du domaine méditerranéen : Bassin méditerranéen, Californie, Chili central, Afrique du Sud, Australie méridionale*. IRD Éditions, Marseille.
- Tison J.-M., De Foucault B. (2014). *Flora gallica : Flore de France*. Biotope Editions, Paris, 1200 p.
- Tison J.M., Jauzein P. & Michaud H. (2016). *Flore de la France méditerranéenne continentale*. Naturalia publications, Turriers, 2080 p.
- Xu F., Guo W., Xu W. & Wand R. (2008). Habitat Effects on Leaf Morphological Plasticity in *Quercus acutissima*. *Acta Biologica Cracoviensia - Series Botanica*, 50 (2) : 19-26.

TRAITS FONCTIONNELS FOLIAIRES : IMPLICATIONS ECOLOGIQUES ET APPLICATIONS PALEOBOTANIQUES ET PALEOECOLOGIQUES

Fau Alexandra ¹

*Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier (UMR 5554)
Université de Montpellier, Place Eugène Bataillon, CC065, 34095 Montpellier cedex 05, France*

¹ alexandra.fau@etu.umontpellier.fr

Encadrement : Jean-Frédéric Terral, Vincent Girard

Citation : Fau A. (2021). Traits fonctionnels foliaires : implications écologiques et applications paléobotaniques et paléoécologiques. *Orpalm Synthesis*, 14 (2): 25-35.

Résumé : Les traits fonctionnels foliaires sont des caractéristiques morphologiques, biochimiques, physiologiques et phénologiques mesurables à l'échelle de l'individu, qui reflètent des fonctions et des stratégies écologiques végétales. Ces caractéristiques (faisceaux de traits) peuvent perdurer lors des processus de fossilisation et permettre aux paléontologues de reconstituer des paramètres paléoclimatiques (reconstitution de biomes anciens, des températures moyennes annuelles (MAT), précipitations moyenne annuelle (MAP) et paléoécologiques (reconstitution des communautés paléobotaniques) sur la base de l'hypothèse du conservatisme phylogénétique. Cependant, il semble aujourd'hui nécessaire d'approfondir les connaissances sur les interactions entre traits fonctionnels et climat afin de développer des modèles plus précis.

Mots clés : paléobiome, fossile foliaire, paléophytocénose, paramètres climatiques (MAT et MAP)

Abstract: *Foliar functional traits: ecological implications and palaeobotanic and palaeoecological applications.* Leaf functional traits are morphological, biochemical, physiological and phenological characteristics that can be measured at the individual level and reflect ecological functions and plant strategies. These characteristics (bundles traits) can persist during the fossilization process and allow paleontologists to reconstruct palaeoclimatic (MAT, MAP) and palaeoecological parameters (ancient biomes, palaeobotanical communities) under the phylogenetic conservatism hypothesis. However, now it is necessary to develop the knowledge of the interactions between functional traits and climate in order to develop more precise models.

Keywords: paleobiome, fossil leaf, palaeophytocenosis, climate parameters (MAT and MAP)

Apparus il y a plus de 470 millions d'années, les Embryophytes constituent les organismes clé de voûte des écosystèmes terrestres (Delwiche et al., 2015). Producteurs primaires photosynthétiques (Peppe et al., 2018), ils représentent actuellement plus de 99% de la biomasse de ces écosystèmes (Garnier & Navas, 2013) et leur métabolisme

influence les paramètres biotiques (communautés d'organismes) et abiotiques (teneur minérale de la litière, taux d'O₂ atmosphérique) en effectuant des échanges constants entre les compartiments atmosphérique et édaphique (Peppe et al., 2018).

La feuille est un organe photosynthétique clé. Elle possède une large surface d'échange qui lui permet de capter les photons solaires grâce à ses chloroplastes et réalise des échanges gazeux (O_2 , CO_2) *via* les stomates (Osnas et al., 2013). Ses caractéristiques morphologiques, biochimiques, physiologiques et phénologiques mesurables à l'échelle de l'individu (Violle et al., 2007) sont appelés « traits fonctionnels foliaires » et reflètent les stratégies écologiques du végétal (Perez-Harguindeguy et al., 2016). Ils sont l'expression du génotype, modelés par les facteurs environnementaux et soumis au filtre de la sélection naturelle qui sélectionne des adaptations évolutives et des syndromes de traits (*trade-off*) en fonction d'un environnement donné (Garnier & Navas, 2013). Certains de ces syndromes peuvent être conservés au cours des processus de fossilisation et permettent aux paléobotanistes, paléoécologues et modélisateurs paléoclimatiques de les utiliser comme indicateurs biologiques et écologiques (*proxies*) pour reconstruire les conditions paléoclimatiques, les paléobiomes (Yang et al., 2015) ou le fonctionnement des paléoécosystèmes (ex : reconstitution des paléoflores) (Peppe et al., 2018). Cette synthèse bibliographique vise à préciser les implications écologiques et les applications paléobotaniques et paléoécologiques des traits fonctionnels foliaires.

TRAITS FONCTIONNELS FOLIAIRES : DE L'ÉCOLOGIE À LA PALEOÉCOLOGIE

Les traits, méthodes et approches présentés ici s'appuient sur des caractéristiques foliaires mettant en exergue la feuille comme une interface majeure entre la plante et son environnement, en particulier l'atmosphère. Les traits fonctionnels foliaires reflètent des fonctions biologiques et des stratégies écologiques de la plante face aux contraintes biotiques (ex : herbivorie) et abiotiques (ex : climat) du milieu (Yang et al., 2015 ; Fig. 1 ; Table 1). Ces adaptations nommées traits fonctionnels de réponses ont un impact sur la biodégradation de la litière, le cycle

biogéochimique de l'azote, du phosphore ou du carbone (Garnier & Navas, 2013). Leur étude permet de reconstituer les paléobiotopes à travers les conditions climatiques (Yang et al., 2015) et les structures des paléobiocénoses (ex : stratification des différentes essences forestières) (Peppe et al., 2018).

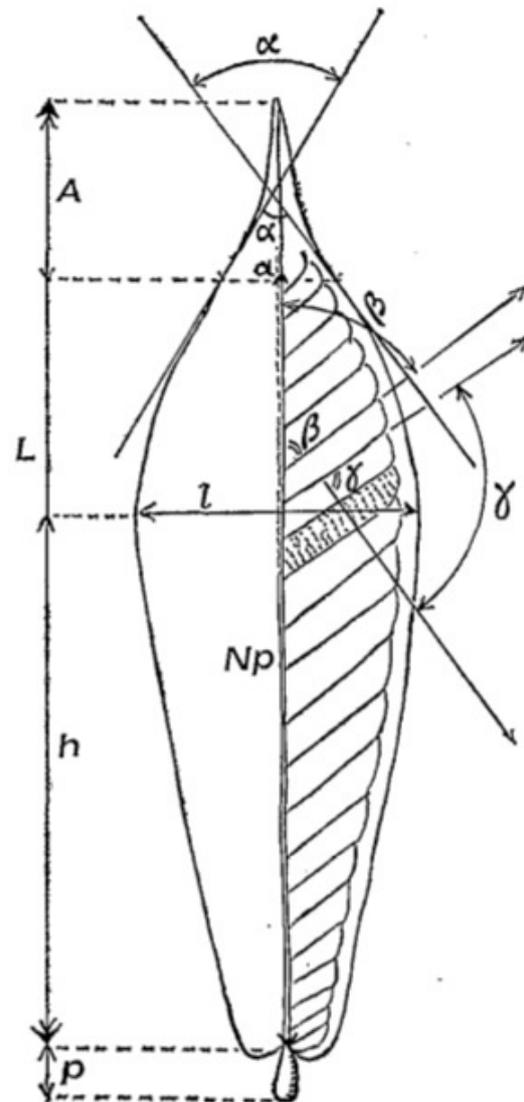


Figure 1. Illustration de quelques mesures biométriques foliaires nécessaires pour calculer certains traits fonctionnels foliaires. Les nervures primaire et secondaire (Np) sont utiles pour l'étude de la densité veineuse (VLA). La distance à la base de la largeur maximale (h), la longueur du sommet du pétiole à l'apex (L), l'angle acuminé (α) et la longueur acuminale (A) ou la longueur du pétiole (p) sont utiles pour l'analyse de la surface spécifique foliaire (SLA) (d'après Mouton, 1966).

Table 1. Fonctions biologiques, implications écologiques et signification climatique des principaux traits foliaires (MAT, température annuelle moyenne ; MAP, pluviométrie annuelle moyenne ; taux de CO₂ atmosphérique). +, corrélation positive ; -, corrélation négative ; ?, absence d'information. Les traits en rouge sont rarement conservés sur les fossiles foliaires, contrairement à ceux en vert (Little et al., 2010 ; Garnier & Navas, 2013 ; Yang et al., 2015).

Fonctions	Traits fonctionnels foliaires	Implications écologiques	Indice paléoclimatique		
			MAT	MAP	CO ₂ atms
Acquisition de la ressource : spectre économique foliaire (LES) Compromis longévité (DVF) / gain de carbone	SLA (Surface foliaire Spécifique mm ² /g) = surface foliaire fraîche (SF) / masse sèche des feuilles (MFs)	PPN (+) Vitesse de décomposition de la litière (+) Taux de photosynthèse maximale (+)	-	+	+
	LNC (concentration en azote foliaire)	Impliqué dans la Rubisco Vitesse de décomposition de la litière (+) Taux de nutriment du sol (+)	+	+	+
	LNP (concentration en phosphore foliaire)	Utilisée dans les acides nucléiques, lipides membranaires, ATP Vitesse de décomposition de la litière (-)	-	?	+
	DVF Durée de vie foliaire	Durée moyenne du flux de sève (+) SLA (-)	?	?	+
	Largeur de la feuille (cm)	Grande dans les climats humides, faible dans les climats secs	-	+	?
	Nombre de dents	Grandes et nombreuses en climat froid et petites et peu nombreuses en climat chaud. Fort lien phylogénétique	-	?	?
	TMSF (teneur en matière sèche des feuilles Mg/g) = Masse sèche/ masse fraîche	Affecte l'investissement du végétal dans la structure persistante et la rétention des nutriments (-) Décomposition (+)	?	?	?
Croissance : structure morpho-anatomique des feuilles	Venation VLA	Densité stomatique et conductance stomatique (+)	?	?	+
	Surface stomatique	Favorise les échanges eau et de gaz	+	?	+

Quels que soient les environnements, les plantes sont soumises à un compromis évolutif entre le gain de carbone par photosynthèse et la réduction des pertes hydriques par évapotranspiration (Peppe et al., 2018). Face à ce compromis, la plante s'adapte avec un syndrome de trait nommé « spectre économique foliaire » (Westoby al., 2002 ; Wright et al., 2004 ; Reich al., 2014). Certaines plantes possèdent une stratégie d'acquisition rapide de la ressource (Wright et al., 2004 ; Reich al., 2014). Elles sont caractérisées par une courte durée de vie (DVF) (< 12 mois), des taux de photosynthèses (PSm) et de respiration élevés, une faible masse surfacique foliaire (LMA), de fortes teneurs en azote (LNC) et en phosphore foliaire (LNP) ainsi qu'une croissance rapide (Wright et al., 2004 ; Peppe et al., 2018). Les plantes possédant un spectre économique foliaire avec un retour lent aux investissements carbonés possèdent les propriétés inverses (Wright et al., 2004 ; Peppe et al., 2018). Ces traits fonctionnels fournissent des informations sur la DVF, la conductance hydraulique et la stratégie carbonée de la plante (Yang et al., 2015). Ils sont facilement mesurables sur un individu vivant, mais sont rarement conservés chez les individus fossilisés (Mouton, 1966 ; Peppe et al., 2018). Pour connaître ces caractéristiques dans la paléoflore, les paléoécologues utilisent les corrélations entre les différents traits fonctionnels de la plante qui informent sur sa performance individuelle (croissance, reproduction, survie) (Garnier & Navas, 2013) (Fig. 2). Par exemple, la largeur du pétiole, la surface foliaire et la LMA permettent de déduire des paramètres paléoécologiques tels que la DVF ou la conductance hydraulique de la plante fossile (Peppe et al., 2018). Il suffit que plus de 25% d'une feuille fossile soit conservée avec marge et nervure médiane pour permettre de reconstituer sa surface foliaire spécifique

(SLA) (Peppe et al., 2018) car tous les traits foliaires ne se conservent pas au cours des processus de fossilisation (Mouton, 1966 ; Dilcher, 1974 ; Peppe et al., 2018). Le nombre de paires de nervures primaires, la forme générale du limbe, les domaties (glandes externes ou internes de grands diamètres comme chez les Fabaceae Cesalpinoideae), la largeur, la hauteur de la base de l'acumen (a), l'angle acuminal, le nombre et la surface stomatique (s) sont généralement conservés lors de la taphonomie (Mouton, 1966). A l'inverse, les nervations secondaires et tertiaires fines, le pétiole, les stipules, la pilosité, les glandes internes de faibles diamètres et les stomates enfoncés dans le limbe sont généralement détruits. (Mouton, 1966). Le degré de conservation d'une feuille va également dépendre de ses caractéristiques anatomiques (épaisseur de la cuticule, présence d'un sclérenchyme périvasculaire chez certaines espèces de ligneuses (Mouton, 1966 ; Barclay et al., 2007) et de ses teneurs en molécules chimiques (concentration en azote foliaire ou en phosphore ; Peppe et al., 2018), tanins, molécules de défenses (Mouton, 1966 ; Garnier & Navas, 2013). En effet, les plantes possédant une grande quantité d'alcaloïdes, saponines, tanins, huiles essentielles, terpènes, quinone (Mouton, 1966), ou de polyphénols (Garnier & Navas, 2013) sont plus préservées des attaques des microorganismes (bactéries et champignons) au cours de leur fossilisation. Les plantes possédant une faible concentration foliaire azotée sont moins attractives pour les insectes phytophages (Peppe et al., 2018). La composition chimique des feuilles a également un impact sur la vitesse de dégradation de la litière (Garnier & Navas, 2013). Les feuilles possédant une forte concentration azotée et une SLA élevée se décomposent plus vite que les autres (Garnier & Navas, 2013 ; Peppe et al., 2018).

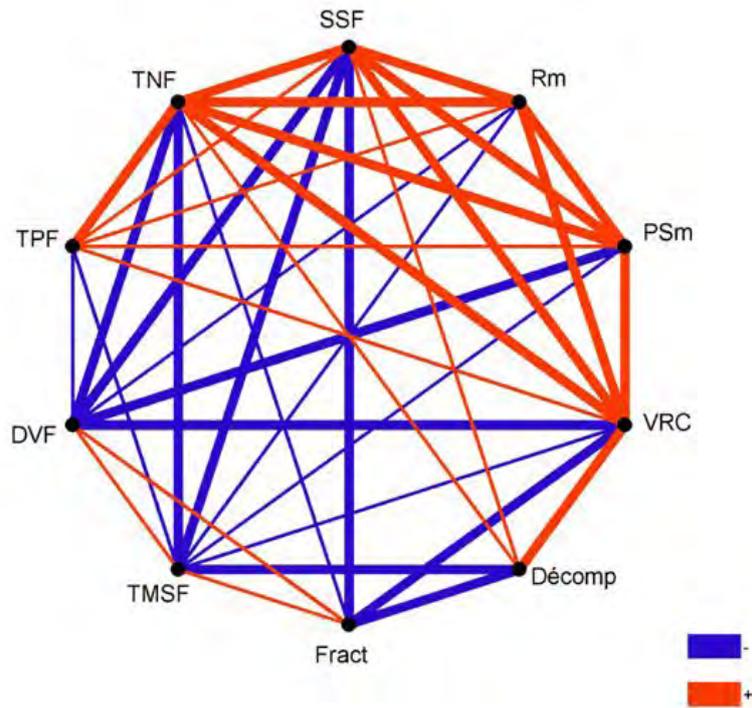


Figure 2. Schéma récapitulatif des corrélations existant entre les traits du syndrome économique foliaire par relation de masse. Les lignes rouges relient les traits corrélés positivement. Les lignes bleues relient les traits corrélés négativement. L'épaisseur des lignes indiquent la force des corrélations. Les abréviations : SSF : surface spécifique foliaire ; TNF : teneur en azote foliaire ; TPF : teneur en phosphore foliaire ; DVF : durée de la vie des feuilles ; TMSF : teneur en matière sèche foliaire ; Fract : résistance à la fracture ; Décomp : vitesse de décomposition de la litière ; VRC : vitesse relative de croissance ; PSm : vitesse maximale de photosynthèse ; Rm : vitesse de respiration foliaire (d'après Garnier & Navas, 2013).

De plus, les mesures de la densité des nervures des fossiles foliaires permettent de comprendre l'efficacité des échanges hydriques et gazeux (évapotranspiration) entre la plante et son environnement (Peppe et al., 2018). Ces caractéristiques ont permis de modéliser l'expansion des forêts tropicales humides au Crétacé grâce à la forte densité veineuse (VLA) spécifique des Angiospermes (Peppe et al., 2018). L'étude de ce trait permet de reconstituer la structure des paléoécosystèmes forestiers par le biais de la reconnaissance des différentes strates de végétation. En effet, les taxons des différents étages verticaux possèdent une ramification des nervures foliaires spécifique. L'étude de la densité veineuse (VLA) permet également de déduire la durée de vie des feuille (DVF) et la masse surfacique foliaire (LMA) (Garnier & Navas, 2013). La variance de la LMA permet de restituer la « caducité et la saisonnalité » des paléoécosystèmes : si la $LMA \leq 87 \text{ g.m}^{-2}$, le feuillage est caducifolié ;

si la $LMA \geq 87 \text{ g.m}^{-2}$, il est persistant (Peppe et al., 2018).

Enfin, les traits fonctionnels foliaires possèdent une forte empreinte phylogénétique (Little et al., 2010). Par exemple, les empreintes épidermiques : nature et dispersion des stomates, forme des cellules et les ornements épidermiques permettent d'affilier le fossile foliaire à un genre (Barclay et al., 2007). L'identification des espèces fossiles permet de restituer les paléobiocénoses végétales. Cependant, la variation interspécifique des traits foliaires due à la variabilité génétique, les convergences morphologiques et la plasticité phénotypique peut représenter près de 40% de la variation globale (Violle et al., 2007), ce qui complique les processus d'affiliation phylogénétique des taxons (Violle et al., 2007).

IMPLICATIONS CLIMATOLOGIQUES

Les biomes sont caractérisés par des gammes de températures annuelles moyennes (MAT) et de précipitations annuelles moyennes (MAP) (Fig. 3) (Yang et al., 2015). Or, ces paramètres influencent les traits fonctionnels foliaires des végétaux qui se répartissent en fonction des gradients environnementaux (Garnier & Navas, 2013 ; Poorter al., 2015). Ces relations entre les traits fonctionnels et le climat permettent de reconstituer les paléobiomes car certaines adaptations morphologiques sont favorisées par les facteurs abiotiques et sont donc plus fréquentes dans des biomes spécifiques (Mouton, 1966 ; Caruso et al., 2020).

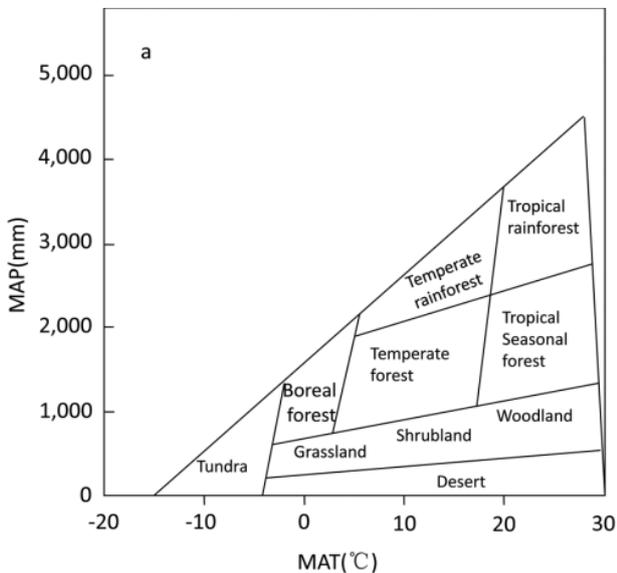


Figure 3. Répartition des différents biomes terrestres en fonction des moyennes des températures annuelles (MAT, °C) et des moyennes de précipitations annuelles (MAP, mm) (d'après Yang et al., 2015).

Ainsi, le paléoclimat peut être déduit du spectre biologique de [Raukiaer \(1934\)](#), qui lie des traits fonctionnels foliaires à un type climatique (chaud, froid, tempéré...). Par exemple, les espèces des climats secs possèdent une surface du limbe plus petite que ceux des climats tropicaux humides afin de réduire les pertes hydriques et les déperditions de chaleur par évapotranspiration ([Caruso et al., 2020](#)). Les espèces végétales des forêts tropicales humides sont moins

soumises au stress hydrique et leurs feuilles sont plus larges afin d'accroître leur capacité photosynthétique ([Osnas et al., 2013](#)). Ces premières observations effectuées par [Givnish \(1984\)](#) pour les flores d'Amérique du Sud, centrale et d'Australie ont révélé une corrélation positive entre la surface foliaire et les précipitations moyennes annuelles.

L'analyse de la marge foliaire fossile permet d'estimer la température moyenne annuelle passée en fonction de la proportion d'espèces d'Angiospermes dicotylédones à feuilles non dentées du gisement ([Peppe et al., 2011](#)). Cette caractéristique semble être négativement corrélées à la température moyenne annuelle ([Peppe et al., 2018](#)). Les espèces des climats froids possèdent des feuilles très découpées, ornées de nombreuses et grandes dents alors que les espèces évoluant dans les climats humides possèdent une denture réduite et moins nombreuse ([Peppe et al., 2018](#)). Les dents de la marge des feuilles constituant des points d'évapotranspiration, la présence de dents favorise le flux ascendant de sève au début de la saison de croissance et maximise les apports carbonés photosynthétiques de la plante au début de sa saison de croissance, qui est restreinte dans les environnements froids ([Poorter et al., 2015](#)). De plus, les dents foliaires abritent souvent des hydathodes, qui restreignent la pression racinaire par guttation et éliminent l'excès d'eau intracellulaire afin de réduire le risque d'embolie par gel-dégel dans ces climats hostiles ([Peppe et al., 2018](#)). Ainsi, la présence de dents permet aux plantes de se développer dans des environnements humides où la perte hydrique par évapotranspiration est compensée ([Peppe et al., 2011](#)). Les Angiospermes de l'hémisphère nord possèdent ainsi plus d'espèces dentées que celles de l'hémisphère sud ([Peppe et al., 2011](#)). Cependant, la DVF et le type de feuilles (les feuilles caduques sont plus dentées que les persistantes ; [Peppe et al., 2011](#)) affectent les relations entre dents foliaires et climat ([Peppe et al., 2018](#)). La saisonnalité thermique, la disponibilité en ressources hydriques ou en nutriments ainsi que la position phylogénétique impactent significativement ces relations ([Garnier &](#)

Navas, 2013). Little et al. (2010) ont ainsi démontré qu'après avoir pris en compte les liens phylogénétiques intraspecifics, il existe un lien extrêmement faible entre la présence de dent foliaire et la température moyenne annuelle (Little et al., 2010).

La LMA (inverse de la SLA) est estimée par l'épaisseur de la cuticule fossile chez certaines gymnospermes (Peppe et al., 2018). Elle est positivement corrélée au taux de CO₂ atmosphérique (Yang et al., 2015) et a permis d'estimer la température moyenne annuelle passée du Crétacé ou du Cénozoïque. Cependant, elle présente un fort biais phylogénétique et ne devrait pas être employée selon Little et al. (2010). De même, la densité stomatique du limbe (nombre de stomates/mm²) permet d'estimer le taux de CO₂ atmosphérique du Jurassique et du Dévonien en fournissant des informations écophysiologicals sur les Angiospermes ligneux fossiles (Osnas et al., 2013).

METHODES DE RECONSTRUCTION PALEOCLIMATIQUE

Selon Peppe et al. (2018), l'étude d'un gisement fossilifère doit débuter avec un échantillonnage minimum de 2 à 20 espèces fossiles. Plus l'échantillonnage est important, plus les mesures des température et précipitations moyennes annuelles seront précises. La déduction du paléoclimat s'effectue selon deux méthodes possibles : une méthode taxonomique et une non-taxonomique basée sur les relations traits fonctionnel/climat (Caruso et al., 2020).

La méthode taxonomique est particulièrement adaptée aux derniers 10 millions d'années (flores du quaternaire) (Duplessy & Ramstein, 2013). Elle consiste à identifier les taxons fossiles du gisement et les rattachant à leur « plus proche parent vivant » (Peppe et al., 2018). Elle se base sur l'hypothèse du conservatisme phylogénétique des traits selon laquelle les espèces actuelles ont conservé certaines caractéristiques écologiques ancestrales (Garnier & Navas, 2013) et que le climat est la principale source de variation phénotypique observée (Terral & Mengüel, 1999 : même hypothèse concernant les

variations de traits anatomiques du bois). La déduction du paléoclimat s'effectue en comparant les niches écologiques d'assemblages floristiques actuels se rapprochant de ceux du gisement fossilifère (Duplessy & Ramstein, 2013). Cette méthode se heurte cependant aux difficultés d'identification des espèces fossiles dues à la convergence morphologique (Reich et al., 1997), à la variabilité phénotypique (ex : hétéroblastie saisonnière) (Peppe et al., 2018), la perte des caractères lors de la fossilisation ou la difficulté d'attribution familiale de certains caractères (Dilcher, 1974).

La seconde méthode (non-taxonomique), s'appuie sur les traits foliaires (tailles, formes, épaisseur, marges...) qui reflètent les adaptations de la plante à un biome donné (Little et al., 2010 ; Garnier & Navas, 2013 ; Yang et al., 2015 ; Table 1). Selon l'hypothèse du conservatisme phylogénétique, elle suppose que les réponses des traits fonctionnels foliaires face au climat ont été immuables au cours des temps géologiques, ce qui n'a pas toujours été le cas (Little et al., 2010 ; Peppe et al., 2018). Elle consiste à réaliser un « criblage » (« screening ») d'un ou de plusieurs traits simultanément sur un nombre d'espèces ou de populations (Garnier & Navas, 2013) afin de déterminer le paléoclimat. Cet outil est calibré sur les Angiospermes dicotylédones et ne prend pas en compte toutes les zones biogéographiques ou tous les taxa (ex : les Gymnospermes) (Duplessy & Ramstein, 2013). Elle n'est valable qu'à partir du Crétacé supérieur (période de l'apparition des Angiospermes) (Caruso et al., 2020) et requiert des conditions de fossilisation optimales (Duplessy & Ramstein, 2013).

ETUDE DE CAS : RECONSTITUTION PALEOCLIMATIQUE ET PALEOECOLOGIQUE SUR L'ILE DE RUSINGA, KENYA

Michel et al. (2014) ont réalisé une reconstruction paléoclimatique et paléoécologique sur l'île de Rusinga (Kenya). Le gisement fossilifère de Rusinga R3 est formé de trois carrières contenant de nombreux

fossiles foliaires comprenant 29 morphotypes, dont 27 dicotylédones et 2 angiospermes monocotylédones, conservées dans de minces couches d'argile (Michel et al., 2014 ; Fig. 4). 350 fossiles foliaires ont été exhumés dans des zones de quelques mètres carrés, dans les lentilles minces gréseuses des argiles constituant la litière du paléosol du site R3. Les blocs de grès fendus le long des plans de la litière ont été retirés à l'aide de ciseaux et de marteaux afin de mettre en lumière les

couches fossilifères de 5-20 cm d'épaisseur. 160 des spécimens prélevés étaient conservés à plus de 25% ou possédaient des traits fonctionnels typiques permettant de les attribuer à un morphotype (i.e. un groupe morphologiquement distinct, sans lien taxonomique). La température et les précipitations moyennes annuelles passées ont été estimées selon la méthode non-taxonomique basée sur la corrélation des traits fonctionnels et du climat.

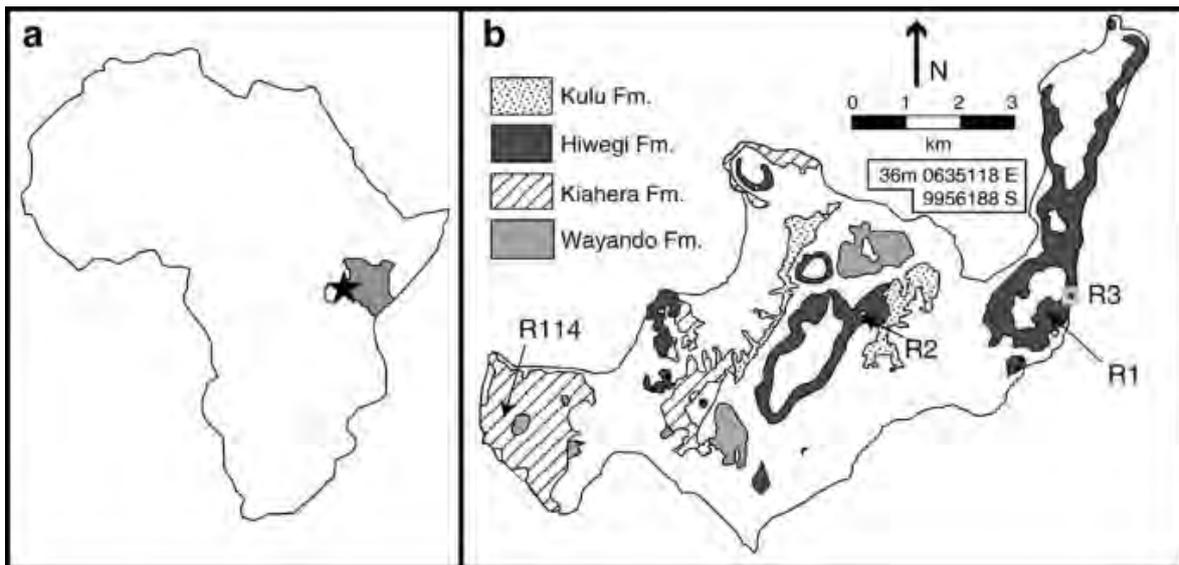


Figure 4. Localisation du gisement fossilifère de Rusinga R3 au Kenya (d'après Michel et al., 2014)

La température moyenne annuelle a été calculée à l'aide de régressions linéaires de Wolfe *via* l'analyse de la marge foliaire et de la LMA. Les précipitations moyennes annuelles ont été reconstituées à l'aide d'équations d'analyses de la surface foliaire. La masse foliaire par surface et la durée de vie des feuilles ont été estimées avec la méthode de Royer, sur la base du modèle E :

$$\log M_A = 3,070 + 0,382 (\log(LP^2/SF))$$

avec : LP, largeur du pétiole ; SF, surface foliaire.

La température moyenne annuelle reconstruite est égale à 22,6 - 34,5°C et les précipitations moyennes annuelles reconstruites varient de 1394 à 2618 mm/an. Ces gammes de valeurs sont proches des biomes des forêts tropicales humides (Fig. 5). La masse foliaire par superficie (Fig. 6) de la flore suggère que la

forêt comprenait essentiellement des taxons à feuillage persistant (9 sur 27 morphotypes), avec une proportion non négligeable de taxons à feuillage caducifolié. La LMA moyenne du site ($181,1 \text{ g.m}^{-2} > 111 \text{ g.m}^{-2}$) indique que la majeure partie de la flore était à feuillage persistant. L'étude de la LMA moyenne et l'abondance proportionnelle des taxons à grandes feuilles (100% avec IC = 6,0–9,1 mm²) sont caractéristiques des milieux forestiers fermés. D'après l'analyse du gisement fossile, l'île de Rusinga abritait au Miocène une forêt tropicale humide dense et fermée, avec une température moyenne annuelle de 22,6-34,5°C, des précipitations moyennes annuelles de 1394-2618 mm et une saisonnalité comparable à la saisonnalité actuelle de l'île de Barro Colorado, au Panama (Michel et al., 2014).

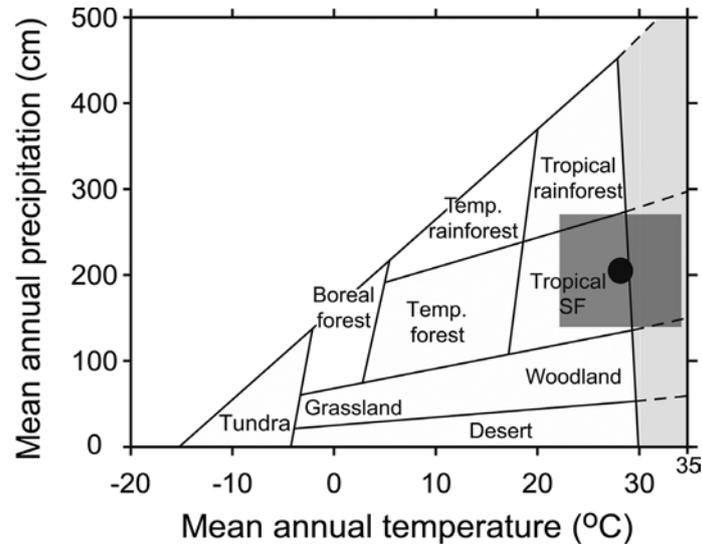


Figure 5. Reconstitution du paléobiome de Rusinga R3 grâce à la déduction des températures annuelles moyennes MAT (°C) et les MAP précipitations annuelles moyennes (cm) par analyses de la marge et de la surface foliaire. Le carré sombre représente l'ensemble des estimations climatiques du paléobiome. Le cercle noir correspond à la moyenne de ces estimations. Les zones gris clair indiquent les MAT supérieures aux gammes actuelles terrestres. Les lignes en pointillées représentent les projections de biomes en dehors de l'espace climatique moderne (d'après Michel et al., 2014 ; Peepe et al., 2018).

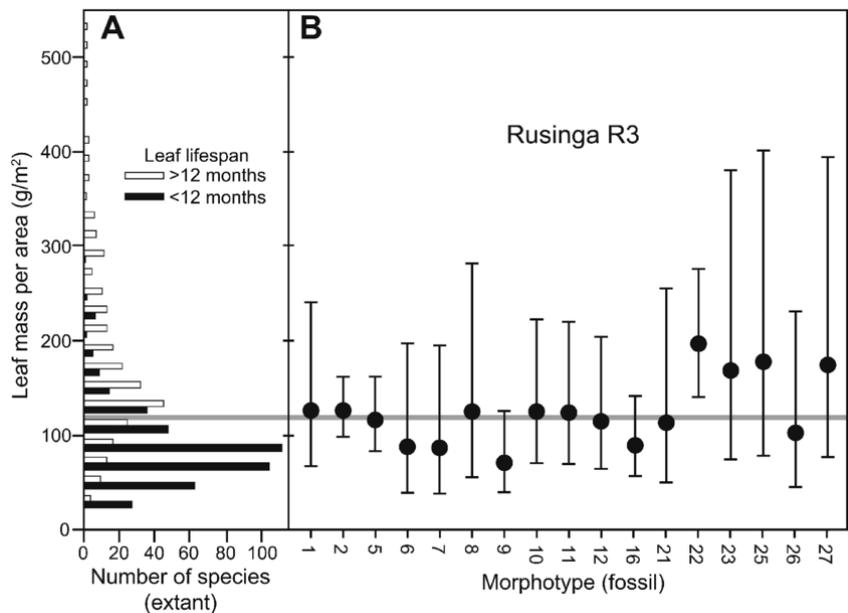


Figure 6. Estimation de la LMA (masse foliaire par zone en g/m^2) de la flore de Rusinga R3 en comparaison avec les valeurs de la végétation existante. (A) LMA et proportion de 678 espèces (Angiospermes, Gymnospermes) en fonction de leur DVF. La ligne grise à $129 g/m^2$ marque la transition entre la majorité des espèces à feuilles caduques (durée de vie des feuilles $DVF \leq 12$ mois) et celles à feuilles persistances (durée de vie des feuilles $DVF \geq 12$ mois). (B). Estimation de la LMA pour les 17 morphotypes de Rusinga R3. Les barres représentent les intervalles de confiance à 95% (intervalle = $70-196 g.m^{-2}$; $n = 16$) (d'après Michel et al., 2014).

Cet exemple de reconstitution paléoclimatique à partir d'un gisement foliaire fossile met en lumière les difficultés de reconstituer la LMA (17 des 27 morphotypes de dicotylédones de R3) (Peppe et al., 2018). La fiabilité des méthodes de reconstitution paléoclimatiques et paléoécologiques basées sur les relations entre les traits fonctionnels foliaires et le climat sont limitées par le cycle biologique spécifique de la plante, l'écologie végétale et la phylogénie. En effet, l'hypothèse selon laquelle les relations traits fonctionnels foliaires/climat ont été immuables au cours des temps géologiques et indépendante de la phylogénie est inexacte (Little et al., 2010). Par exemple, la variation phénotypique des dents foliaires est fortement corrélée à la position phylogénétique des taxa (Little et al., 2010). La dentition des feuilles modernes reflète à la fois la réponse adaptative et la plasticité phénotypique des plantes à une courte échelle de temps (saisonnalité, variabilité interannuelle, position sur l'arbre, perturbations, ensoleillement...) et le signal phylogénétique sur le long terme (évolution) (Peppe et al., 2011). Les reconstitutions paléoclimatiques et paléoécologiques basées sur les feuilles fossiles sont soumises à l'effet de facteurs supplémentaires, tels que le degré de fossilisation, la perte d'information due à l'état de conservation (Mouton, 1966), la disponibilité locale en eau, la stratification forestière (Caruso et al., 2020), l'impact du couvert végétal sur le climat (les plantes en C3 n'ont pas le même taux d'évapotranspiration que les C4 et le couvert végétal influe sur l'albédo ; Duplessy & Ramstein, 2013), la fertilité du sol ou la biodisponibilité passée des nutriments (Poorter et al., 2015). Ainsi, afin de développer de nouveaux bioindicateurs paléoclimatiques, des chercheurs se penchent sur les relations phylogénétiques entre les traits fonctionnels foliaires et le climat (Little et al., 2010).

CONCLUSION

Les traits fonctionnels foliaires sont des caractéristiques morphologiques, biochimiques,

physiologiques et phénologiques mesurables à l'échelle de l'individu (Violle et al., 2007), qui reflètent des fonctions et des stratégies écologiques des végétaux (Perez-Harguindeguy et al., 2016). Ils fournissent des informations sur le fonctionnement des écosystèmes actuels et passé : cycle de biodégradation de la litière, cycle biogéochimique de l'azote, du phosphore ou du carbone (Garnier & Navas, 2013 ; Yang et al., 2015), stratégies d'économie carbonée des végétaux (Westoby et al., 2002 ; Wright et al., 2004 ; Reich et al., 2014), composition des biocénose végétales, stratification et saisonnalité des écosystèmes forestiers (Peppe et al., 2018). Ils permettent également de reconstituer les paramètres abiotiques comme les conditions climatiques (Yang et al., 2015) des paléobiomes sous l'hypothèse du conservatisme phylogénétique (Garnier & Navas, 2013) et selon des méthodes taxonomiques ou non taxonomiques. Les traits fonctionnels foliaires sont des outils utiles de reconstruction paléoclimatique et paléoécologique (Peppe et al., 2018). Cependant ils dépendent du degré de conservation des fossiles (Mouton, 1966), qui sont susceptibles de varier d'un point de vue phénotypique (plasticité) et possèdent une empreinte phylogénétique significative pour leurs interactions avec le climat (Little et al., 2010). Ainsi, de nombreuses études sont actuellement en cours pour développer des bioindicateurs paléoclimatiques plus fiables basés sur les relations phylogénétiques entre les traits fonctionnels foliaires et le climat.

REFERENCES

- Barclay R., McElwain J., Dicher D. & Sageman B. (2007). The cuticle database: developing an interactive tool for taxonomic and paleoenvironmental study of the fossil cuticle record. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 258 : 39-55.
- Caruso C.M., Mason C.M. & Medeiros J.S. (2020). The evolution of functional traits in plants: is the giant still sleeping? *International Journal of Plant Sciences*, 181 : 1-8.

- Delwiche C.F. & Cooper E.D. (2015). The evolutionary origin of a terrestrial flora. *Current Biology*, 25 : 899-910.
- Dilcher D. (1974). Approaches to the identification of angiosperm leaf remains. *The botanical review*, 40 : 1-157
- Duplessy J.-C. & Ramstein G. (2013). *Paléoclimatologie enquête sur les climats emboîter les pièces du puzzle : comprendre et modéliser un système complexe, tome 2*. CNRS, Paris, 163p.
- Garnier E. & Navas M.L. (2013). *Diversité fonctionnelle des plantes Traits des organismes, structure des communautés, propriétés des écosystèmes*. Boeck, Paris.
- Givnish T.J. (1984). Physiological ecology of plants of the wet tropics tasks for the Science of vegetation. In: E. Medina., H.A Mooney., C. Vazquez-Yanes (éds.), *Leaf and canopy adaptations in tropical forest*. Springer, Dordrecht, pp. 51-84.
- Little S. A., Kembel S.W. & Wilf P. (2010). Paleotemperature proxies from leaf fossils reinterpreted in light of evolutionary history. *Plos One*, 5 : 15161.
- Michel L., Peppe D., Lutz J., Driese S., Dunsunsworth H. & Harcourt-Smith W. (2014). Remnants of an ancient forest provide ecological context for Early Miocene fossil apes. *Nature Communication*, 5 : 3236.
- Mouton J.-A. (1966). Sur la systématique foliaire en paléobotanique. *Bulletin de la Société botanique de France*, 113 (9) : 492-502.
- Osnas J., Lichstein J.W., Reich P.B & Pacala S. (2013). Global Leaf Trait Relationships: Mass, Area, and the Leaf Economics Spectrum. *Science*, 340 : 741-744.
- Peppe D.J., Royer D.L., Cariglino B., Oliver S.Y., Newman S. & Leight E. (2011). Sensitivity of leaf size and shape to climate: global patterns and paleoclimatic applications. *New Phytologist*, 190 : 724-739.
- Peppe D.J., Baumgartner A., Flynn A. & Blonder B. (2018). Methods in paleoecology vertebrate paleobiology and paleoanthropology. In: D.A. Croft., D. Su., S. Simpson (éds.), *Reconstructing Paleoclimate and Paleocology Using Fossil Leaves*. Springer International Publishing, New-York, pp. 289-317.
- Perez-Harguindeguy N., Diaz S. & Garnier E. (2016). Corrigendum to: new handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 64 : 715-716.
- Poorter H., Jagodzinski A.M., Ruiz-Peinado R., Kuyah S., Luo Y., Oleksyn S., Usoltsev V.A., Buckley T.N., Reich P.B. & Sack L. (2015). How does biomass distribution change with size and differ among species? An analysis for 1200 plants species from five continents. *New Phytologist*, 208 : 736-749.
- Reich P.B. (2014). The world-wide 'fast-slow' plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology*, 102 : 275-301.
- Reich P.B., Walters M.B. & Ellsworth D.S. (1997). From tropics to tundra: Global convergence in plant functioning. *Ecology*, 94 : 13730-13734.
- Terral J.-F. & Mengüel X. (1999). Reconstruction of Holocene climate in Southern France and Eastern Spain using quantitative anatomy of olive wood and archaeological charcoal. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 153 : 71-92.
- Violle C., Navas M-L. & Vile D. (2007). Que le concept de trait soit fonctionnel !. *Oikos*, 5 : 882-892.
- Westoby M., Falster D. S & Moles A.T. (2002). Stratégies écologiques végétales : quelques dimensions majeures de la variation entre les espèces. *Revue annuelle d'écologie et de systématique*, 33 : 125-159.
- Wright J., Reich P.B., Peter B. & Westoby M. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 6985 : 821-827.
- Yang Y., Peng C., Zhu Q. & Wang H. (2015). From plant functional types to plant functional traits: A new paradigm in modelling global vegetation dynamics. *Progress in Physical Geography*, 39 : 514-535.

TEST DE LA METHODE CLAMP DANS L'HERAULT

Arriubergé Sébastien ¹, Dubois Lucie ², Quimbre Gwendal ³, Tallon Suzie ⁴

Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier (UMR 5554)

Université de Montpellier, Place Eugène Bataillon, CC065, 34095 Montpellier cedex 05, France

¹ sebastien.arriuberge@etu.umontpellier.fr, ² lucie.dubois@etu.umontpellier.fr,

³ gwendal.quimbre@etu.umontpellier.fr, ⁴ suzie.tallon@etu.umontpellier.fr

Encadrement : Vincent Girard

Citation : Arriubergé S., Dubois L., Quimbre G. & Tallon S. (2021). Test de la méthode CLAMP dans l'Hérault. *Orpalm Synthesis*, 14 (2) : 37-50.

Résumé : La méthode CLAMP est une analyse multivariée reposant sur des macroflores fossiles pour estimer des données paléoclimatiques. Elle se base sur les corrélations actuelles entre morphologies foliaires et paramètres climatiques, mais aucun référentiel n'existe pour la région méditerranéenne. Appliquée à des macroflores héraultaises, elle montre qu'aucun set de calibration actuellement présent dans CLAMP ne permet d'avoir des résultats cohérents avec les données pluviométriques, les températures moyennes annuelles et les températures moyennes des trois mois les plus chauds des sites échantillonnés. En revanche, les résultats obtenus pour les températures des mois les plus froids sont proches des données météorologiques.

Mots clés : morphologie foliaire, température, pluviométrie, paléoclimat, analyse multivariée

Abstract: *Test of the CLAMP method in the Hérault region.* The CLAMP method is a multivariate analysis based on fossil leaf assemblages to estimate palaeoclimate data. It is based on extant correlations between leaf morphologies and climate parameters, but no Mediterranean analog exist. Applied to different leaf assemblages of Hérault region, it shows that none of CLAMP calibration sets allows consistent results for neither rainfall, nor mean annual temperatures, nor mean temperatures for the three warmest months, for any of the studied stations. However, the results for the mean temperature of the three coldest months are close to meteorological data.

Keywords: leaf morphology, temperature, rainfall, palaeoclimate, multivariate analysis

Plusieurs techniques sont utilisées pour estimer les climats passés. En milieu terrestre, les plantes peuvent être d'excellents indicateurs climatiques, notamment les plantes pluriannuelles (Royer et al., 2005). En effet, elles subissent des variations climatiques qui se répercutent sur la morphologie foliaire, cette dernière étant témoin d'un compromis entre le rendement photosynthétique et les ressources investies (Wright et al., 2005 ; Yang et al., 2015). La grande diversité de formes de feuilles est ainsi le reflet de

stratégies évolutives des plantes liées à leur environnement (Wolfe, 1993 ; Royer et al., 2005 ; Yang et al., 2015). Parmi les méthodes de reconstruction des paléoclimats utilisant ce type de relation, il y a la méthode standardisée dite CLAMP (*Climate Leaf Analysis Multivariate Program* ; Wolfe, 1993). Cette méthode consiste en une analyse multivariée de type Analyse Canonique des Corrélations (Wolfe, 1993). Cette méthode a été mise en place dans le but d'améliorer la précision des estimations des paléotempératures obtenues par la méthode *Leaf Margin*

Analysis (LMA ; Wolfe, 1979) ainsi que pour inférer d'autres variables climatiques (notamment les précipitations ; Wilf, 1997). Les méthodes CLAMP et LMA s'appuient sur le même principe : utiliser une relation entre une variable climatique (uniquement la température annuelle moyenne pour la LMA) et un ou plusieurs caractères morphologiques foliaires établis sur des flores modernes pour estimer cette même variable climatique dans le passé à partir de flores fossiles (Wilf, 1997). Cette relation est donc supposée ne pas varier avec le temps (Wilf, 1997). La LMA s'appuie sur une variable unique, à savoir le pourcentage de dicotylédones ligneuses actuelles à marges entières, alors que la méthode CLAMP s'appuie sur 31 caractères foliaires (Wolfe, 1993). Il a été démontré que les estimations paléoclimatiques effectuées à partir de la LMA sont comparables à celles obtenues à partir de différents modèles comme les ratios d'isotopes stables d'oxygène des hématites incrustés sur les os des mammifères fossiles (Koch et al., 1996). Pour la méthode CLAMP, les corrélations utilisées par les analyses foliaires ne fonctionnent que si le référentiel de flores modernes sur lequel se base le modèle est adapté au jeu de données étudié (Wolfe, 1995). Or, la méthode CLAMP se base essentiellement sur des référentiels américains et asiatiques (Teodoridis et al., 2011) et ne comprennent aucune donnée provenant du Sud de l'Europe (Yang et al., 2015). Le manque d'échantillons européens peut être problématique car la relation "morphologie foliaire-climat" des flores tempérées peut être différente suivant les continents (Greenwood et al., 2004) et peut amener à une différence dans les estimations de température allant jusqu'à 5°C (Jordan, 2011). Cette erreur d'estimation s'est notamment faite ressentir lors de l'étude du site nord-héraultais de Bernasso (Girard et al., 2019).

Le nord de la région héraultaise est caractérisé par plusieurs types de végétation, dont la garrigue (Bornand et al., 1997). La garrigue est une formation végétale secondaire arbustive ou buissonnante, ouverte surtout sur les versants secs, inféodée au calcaire et soumise à des incendies réguliers (Bornand et al., 1997). D'autres paramètres semblent jouer un rôle dans la formation d'une garrigue, comme l'aridité, la pluviométrie (Limousin et al., 2009 ; Smetanovà et al., 2019) et la pauvreté en nutriment des sols (Trabaud, 1994). La garrigue a peu à peu remplacé les forêts primaires du bassin méditerranéen suite à la perturbation de ces écosystèmes par l'élevage et le défrichement (Martin, 2004 ; Médail & Diadema, 2006). De plus, les incendies sont fréquents dans cette zone favorisant les milieux ouverts de type garrigue (Trabaud, 1994). Les espèces méditerranéennes possèdent des traits adaptatifs qui leur permettent de survivre au feu ou de se régénérer rapidement (Trabaud, 1987). Il est possible que l'utilisation des différents référentiels CLAMP déjà existants ne soit pas propice à la reconstitution du climat des garrigues nord-héraultaises. Nous avons donc cherché à vérifier la pertinence de l'utilisation des différents référentiels existants proposés par la méthode CLAMP pour estimer les paramètres climatiques en milieu nord-méditerranéen, ceci afin de vérifier s'il est justifié d'utiliser cette méthode pour d'hypothétiques flores fossiles méditerranéennes récentes (< 3000-4000 cal. BP).

MATERIELS ET METHODES

1- Zone d'étude

Les échantillonnages ont été réalisés sur 8 stations (Fig. 1) réparties selon 2 transects Nord-Sud.

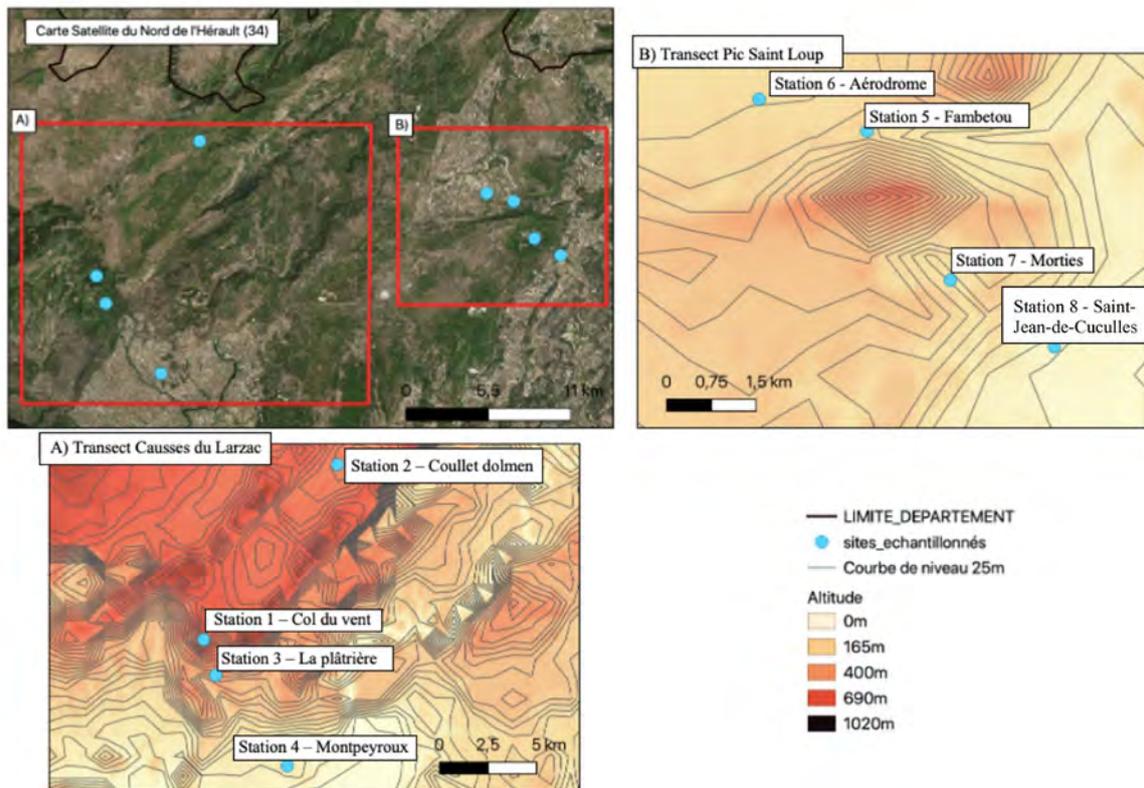


Figure 1. Localisation des 8 stations selon les 2 transects : Causse du Larzac : Col du Vent (station 1), Couillet Dolmen (station 2), la Plâtrière (station 3) et Montpeyroux (station 4) ; Pic Saint Loup : Fambetou (station 5), l'Aéroport (station 6), Mortiers (station 7) et Saint-Jean de Cuculles (station 8).

Le transect du Causse du Larzac (Fig. 1A) s'étend de la station 1 à 4. Le Causse du Larzac correspond à un plateau calcaire (Jurassique) karstique du sud du Massif Central (Audra et al., 2010). Sur ce plateau, juillet et février sont les mois les plus secs de l'année, octobre le mois le plus humide (Salvayre, 1970). Les crues ont lieu au printemps et en automne, ces dernières étant les plus fréquentes et les plus violentes, caractérisées par des temps de montée des eaux très courts de 2 à 6 heures (Salvayre, 1970). Le causse est soumis à un climat méditerranéen influencé par la micro-topographie et l'exposition impliquant de fortes variations climatiques entre des zones géographiquement très proches (Ambert, 1984). Sur ce transect, la végétation va du type méso-méditerranéen au type supra-méditerranéen (Petty & Gallion, 2011).

Le transect du Pic Saint-Loup (Fig. 1B) prend en compte les stations 5 à 8. Le Pic Saint-Loup, qui culmine à 658 mètres d'altitude, fait partie d'un grand ensemble de reliefs calcaires (Dreyfuss & Gottis, 1947) sous l'influence d'un climat méditerranéen : les étés sont chauds et secs, alternant avec des saisons hivernales et automnales douces et pluvieuses (Nkamdjou, 1986). Le relief a des effets sur la pluviométrie, qui est parfois importante (Laborde, 1982). Les stations 5 et 6 sont situées sur la face nord et les 7 et 8 sur la face sud, où il peut y avoir des variations édaphique et climatique, notamment à cause de l'effet de Foehn (Brinkmann, 1971). Cet effet implique un rafraîchissement des températures et une augmentation de l'humidité pour le versant au vent (ici face nord), tandis que l'autre versant (ici face sud) se réchauffe et subit une diminution de

l'humidité (Brinkmann, 1971). Cela se traduit par une inversion des étages de végétation en face nord du Pic Saint-Loup où l'air froid accumulé à basse altitude (Ferrier et al., 2015) chasse l'air chaud vers le haut. Ainsi, sur ce transect où la végétation est de type Supra-Méditerranéen et Méso-Méditerranéen, le chêne blanc (*Quercus pubescens*), caractéristique de l'étage Supra-Méditerranéen, se situe à plus basse altitude que le chêne vert (*Quercus ilex*), caractéristique du Méso-Méditerranéen (Battistella & Bauller, 2015).

2- Méthode de prélèvement et récupération des données

Pour chaque station, les feuilles d'au minimum 20 espèces d'Angiospermes ligneuses ont été prélevées du 28 au 29 janvier 2021. Le caractère ligneux est important car ce sont ces plantes qui sont les plus susceptibles de se fossiliser et que la méthode CLAMP a été créée pour s'appliquer aux registre fossile (Kerp, 1990). 20 espèces est la limite en dessous de laquelle il est estimé que l'ensemble des morphologies foliaires récoltées ne sont pas représentatives du climat de la station (Wolfe, 1993). Pour les individus au feuillage sempervirent, il a été pris soin de ne prélever que des feuilles matures pour limiter l'influence que pourrait avoir la croissance sur la taille et la morphologie des feuilles. Les feuilles ont été prélevées à plusieurs endroits sur les plantes et sur plusieurs individus afin de prendre en compte toute la variabilité qui peut exister. Pour les individus caducifoliés et compte tenu de la période de prélèvement, les feuilles ont été prélevées dans les litières où des feuilles matures se trouvent. Pour chaque espèce, de nombreux échantillons ont été récoltés afin d'avoir une grande variabilité de la morphologie foliaire. Les échantillons ont ensuite été séchés et triés en laboratoire.

Pour chaque taxon, les 31 caractères foliaires nécessaires à la réalisation d'une analyse CLAMP (Wolfe 1993 ; Kovach & Spicer, 1996) ont été codés pour d'obtenir la fréquence de chaque caractère par station. L'ensemble des fréquences des caractères

pour chaque station ont été utilisés dans les analyses de corrélation canonique CLAMP (Ter Braak, 1986) pour les comparer aux bases de données CLAMP existantes. Ces différentes bases de données sont appelées calibrations et regroupent des flores modernes diverses. Plus de détails sur la méthode CLAMP sont disponibles sur le site internet (<http://clamp.ibcas.ac.cn>).

La méthode CLAMP propose 7 modèles différents de calibration. 2 ont été choisis pour cette étude car ils sont censés correspondre au mieux aux données nord-héraultaises. Le premier, appelé HNS (Hémisphère Nord Sans flores alpines ; Physg3brcAZ sur CLAMP) est basé sur 144 sites de l'hémisphère Nord excluant les flores alpines. Ce modèle correspond à des flores de climat tempéré et semble donc être adapté au climat nord-méditerranéen, défini par des contrastes entre les saisons fraîches et humides et la saison estivale chaude et très sèche (Daget, 1977). Le second modèle, nommé HNA (Hémisphère Nord Avec flores alpines ; Physg3arcAZ sur CLAMP), est le même que le précédent, mais il prend également en compte des flores alpines (au total 173 sites échantillonnés dont les 144 de la calibration HNS). Ce type de calibration sera donc peut-être plus adapté à nos sites en altitude du premier transect ou du versant nord du Pic Saint-Loup. Ces deux modèles présentent deux options pour leurs données climatiques : soit celles-ci ont été estimées à partir des données météorologiques des stations météorologiques les plus proches (1), soit elles ont été interpolées à partir des données fournies par les mêmes stations météorologiques (2) (Spicer, 2009). Nous avons donc utilisé 4 modèles : HNS1, HNS2, HNA1 et HNA2.

Les analyses CLAMP ont renvoyé des données concernant la température moyenne annuelle, la température moyenne des trois mois les plus chauds, celle des trois mois les plus froids, les précipitations des trois mois les plus humides et celles des trois mois les plus secs.

3- Données climatiques Worldclim

Les données climatiques actuelles de chaque

station ont été récupérées à partir de la base de données *WorldClim 2* (base de données mondiale sur le climat et la météorologie : <https://worldclim.org> ; Hijmans et al., 2005) afin de les comparer aux estimations issues du

modèle CLAMP (Table 1). Pour la base de données WorldClim, une maille de 1 km² a été choisie afin d'observer la variation entre les stations le plus précisément possible.

Table 1. Paramètres climatiques des modèles CLAMP et Worldclim pour chaque station.

Station	T° moyenne annuelle (°C)	T° moyenne du mois le plus chaud (°C)	T° moyenne du mois le plus froid (°C)	Précipitation des trois mois les plus humides (cm)	Précipitation des trois mois les plus secs (cm)	Modèle
1	11,00	18,52	4,58	29,50	13,50	worldclim
	14,72	25,12	5,02	47,06	19,85	HNA1
	13,62	24,46	3,33	42,05	8,46	HNA2
	15,67	26,41	5,94	49,47	21,61	HNS1
	15,28	25,97	5,64	47,85	10,08	HNS2
2	11,46	19,07	4,82	26,70	12,70	worldclim
	15,49	27,20	3,90	30,40	17,43	HNA1
	14,77	26,85	2,82	27,72	5,19	HNA2
	15,36	27,82	3,66	33,97	19,31	HNS1
	14,86	27,47	3,32	34,93	5,87	HNS2
3	12,41	19,88	5,92	24,50	11,70	worldclim
	20,02	30,39	7,44	59,83	28,45	HNA1
	17,94	29,82	4,68	29,34	3,96	HNA2
	19,90	30,53	7,48	64,41	33,64	HNS1
	18,16	29,98	6,05	42,51	5,15	HNS2
4	14,27	21,95	7,45	20,80	9,90	worldclim
	15,88	24,68	7,90	41,52	13,97	HNA1
	15,04	24,02	6,63	44,35	9,34	HNA2
	16,74	25,72	8,78	43,12	14,27	HNS1
	16,33	25,13	8,50	50,53	10,33	HNS2
5	13,48	21,22	6,62	23,80	10,70	worldclim
	18,90	29,36	7,25	51,89	28,46	HNA1
	17,43	28,42	5,88	35,7	7,45	HNA2
	18,15	29,39	6,49	56,23	32,23	HNS1
	17,09	28,55	6,05	44,24	9,84	HNS2
6	13,60	21,37	6,65	23,00	10,70	worldclim
	21,03	29,25	11,90	43,79	18,06	HNA1
	19,81	28,71	10,47	35,41	7,53	HNA2
	20,54	29,44	10,92	48,28	21,07	HNS1
	19,60	28,92	10,34	41,84	10,01	HNS2
7	13,61	21,33	6,78	24,00	10,70	worldclim
	17,31	27,68	6,90	39,19	16,11	HNA1
	16,15	27,13	7,24	31,42	5,25	HNA2
	17,60	28,38	7,15	43,29	18,26	HNS1
	16,87	27,97	6,55	40,35	5,98	HNS2
8	14,22	21,97	7,30	22,60	10,00	worldclim
	20,36	29,61	9,78	61,74	28,31	HNA1
	18,50	28,56	7,85	41,09	8,23	HNA2
	19,70	29,46	9,27	66,32	31,42	HNS1
	18,30	28,42	8,53	52,71	10,39	HNS2

4- Analyse des résultats

Les données issues de l'analyse des quatre modèles CLAMP ont été comparées aux données de WorldClim. Pour chaque paramètre climatique étudié, il a été recherché s'il existe une corrélation entre les données CLAMP de chaque modèle et les données WorldClim en effectuant des régressions linéaires à l'aide de la fonction `lm` de R (R Core Team, 2020). Cette fonction permet d'associer une p-value à la régression linéaire. Si celle-ci est inférieure à 0,05, alors il y a bien une relation entre Worldclim et le modèle CLAMP et on peut considérer que le modèle CLAMP est adapté à reconstruire le paramètre étudié. La valeur du R^2 ajusté renvoyé par l'analyse permet de déterminer la performance du modèle CLAMP : plus celle-ci est proche de 1, plus le modèle CLAMP sera performant. Le R^2 , appelé coefficient de détermination, traduit la part de variation dans la variable y (ici le modèle CLAMP) expliquée par la ou les variables x (ici le modèle Worldclim). Ce R^2 est influencé par le nombre de variables x : plus il y a de variables x , plus sa valeur augmente. C'est pourquoi il faut utiliser le R^2 ajusté, qui prend en compte le nombre de variables x et qui est donc plus précis (Leach & Henson, 2007). En comparant les valeurs des R^2 ajustés des modèles qui auront une p-value inférieure à 0,05 et en regardant quel R^2 ajusté est le plus proche de 1, il sera possible de dire quel modèle et quel set de calibration est le plus adapté aux végétations nord-méditerranéennes étudiées.

RESULTATS

1- Approche qualitative

Les paramètres climatiques obtenus pour chaque station (températures : Fig. 2 ; précipitations : Fig. 3) par les modèles CLAMP et Worldclim ont été représentés dans la Table 1. Tous les sets de calibration CLAMP surestiment la température moyenne annuelle et celle des trois mois les plus chauds (Fig. 2). Ces écarts peuvent être très importants : jusqu'à 7,61°C pour la

température annuelle (station 3 avec le set HAN1) et jusqu'à 10,65°C pour la température moyenne des trois mois les plus chauds (station 3 avec le set HNS1). Pour la température des trois mois les plus froids, il n'y a pas de tendance particulière : la température peut être surestimée pour une station (station 8) et sous-estimée dans l'autre (station 2). Les écarts sont bien plus faibles que pour les 2 paramètres précédents (en moyenne de 1,38°C).

Pour chacune des stations échantillonnées, les sets de calibration CLAMP surestiment les précipitations des trois mois les plus humides (Fig. 3). Les écarts sont en moyenne de 20,09 cm, ce qui est assez important au regard des valeurs de précipitation obtenues. Les sets de calibration HNA1 et HNS1 surestiment systématiquement les précipitations des trois mois les plus secs, alors que HNA2 la sous-estime et aucune tendance générale n'est observée pour HNS2. Ce dernier set donne parfois des valeurs très proches des données de Worldclim, allant jusqu'à la quasi-parfaite superposition (station 8 par exemple). En moyenne les écarts sont seulement de 7,53 cm, donc moins importants que les écarts précédents, mais ils sont quand-même loin d'être négligeables.

2- Approche quantitative

Les résultats des régressions linéaires sont représentés dans les Figures 4 et 5 et les p-value dans la Table 2. Pour la température moyenne annuelle, celle des trois mois les plus chauds et les précipitations, des résultats similaires ont été obtenus avec des nuages de points assez dispersés (et des p-value supérieur à 0,05) (Figs. 4 et 5). Seules les régressions pour la température moyenne des trois mois les plus froids ont donné une p-value inférieure à 0,05 (Table 2). Seules les valeurs des R^2 ajustés associées à ces p-values ont donc un sens statistique et peuvent être prises en compte. Le set de calibration HNA2 associé aux données obtenues par Worldclim a donné le R^2 ajusté le plus élevé ($R^2=0,52$) pour la température moyenne des trois mois les plus froids (Table 2).

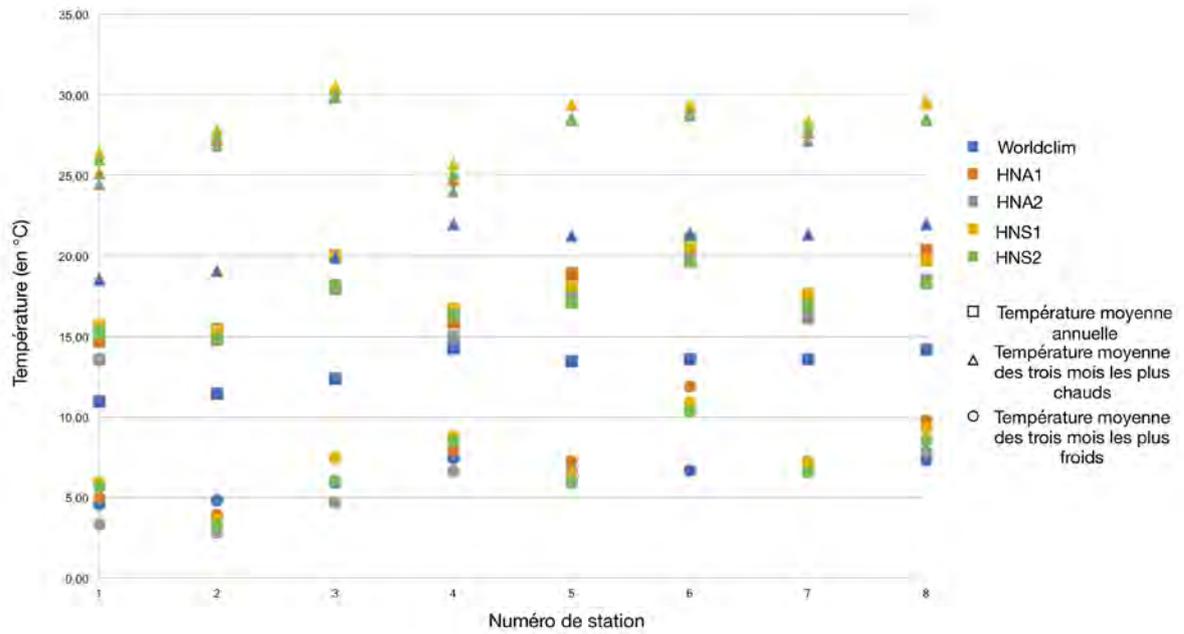


Figure 2. Distribution des températures (en °C) obtenues à partir des modèles CLAMP et Worldclim pour chaque station

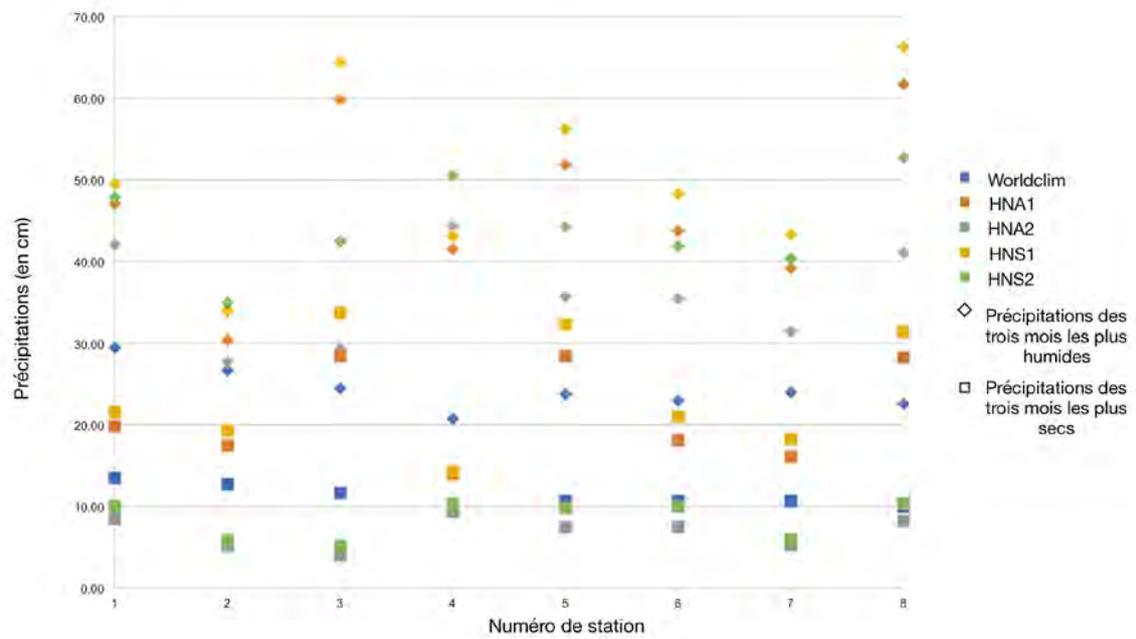


Figure 3. Distribution des valeurs de précipitations obtenues à partir des modèles CLAMP et Worldclim en pour chaque station

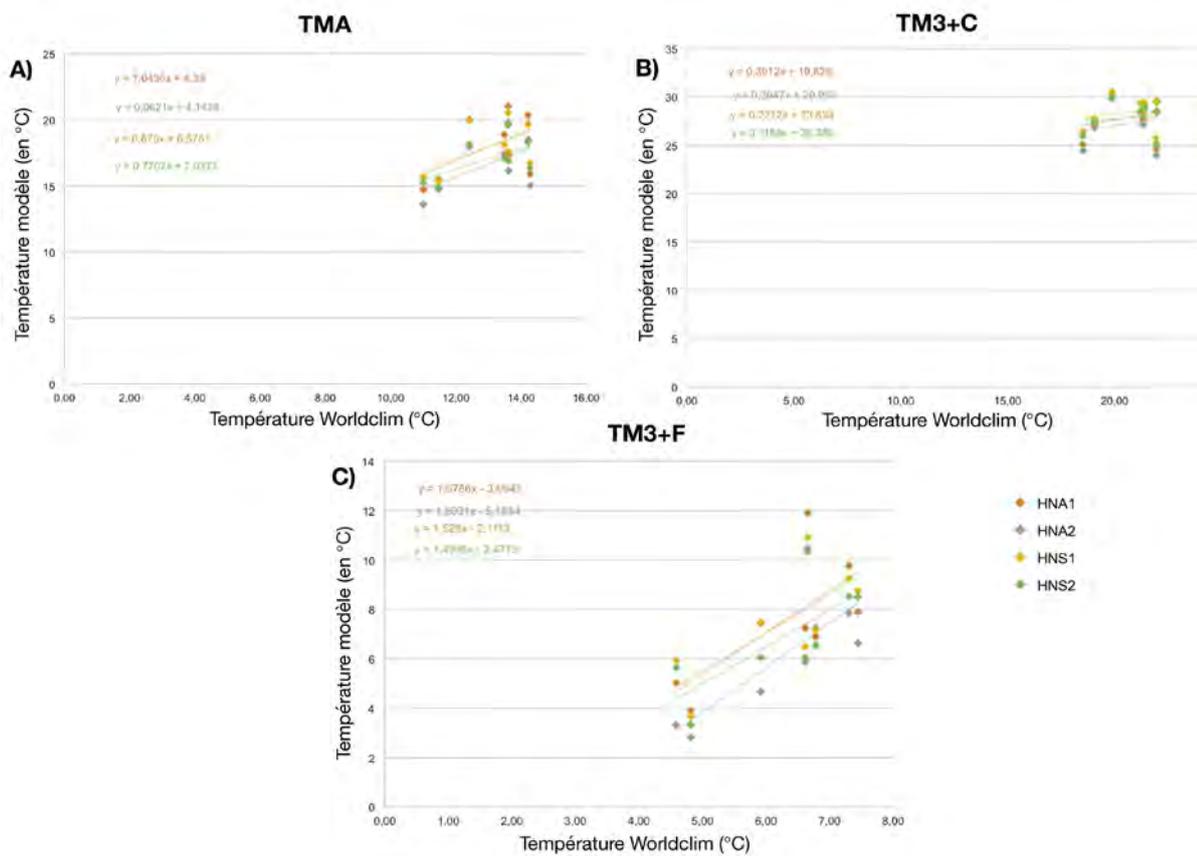


Figure 4. Régressions linéaires des données de température moyenne annuelle en A (TMA), des températures des trois mois les plus chauds en B (TM3+C) et des températures des trois mois les plus froids en C (TM3+F) pour les modèles HNA1, HNA2, HNS1 et HNS2.

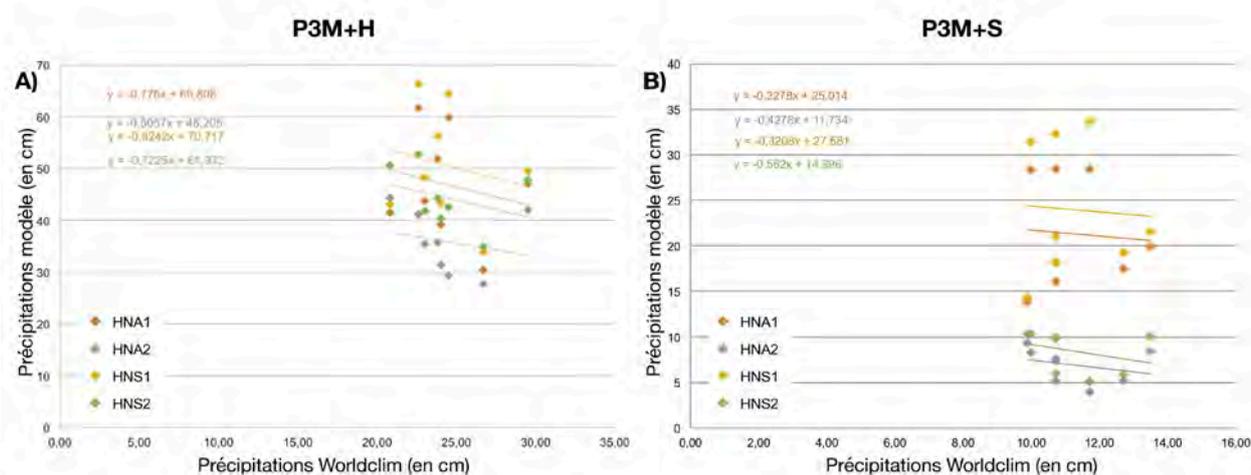


Figure 5. Régressions linéaires des données de précipitation des trois mois les plus humides en A (P3M+H) et de précipitation des trois mois les plus secs en B (P3M+S) des modèles HNA1, HNA2, HNS1 et HNS2.

Table 2. P-value et R² ajusté pour chaque régression linéaire effectuée. Les p-value en gras sont celles inférieures à 0,05, qui montrent que nous pouvons prendre les modèles associés en compte et le R² ajusté en gras est le R² ajusté maximum de ces modèles.

Variable	Modèle testé	p-value	R ² ajusté
Température moyenne annuelle	HNA 1	0,1758	0,1621
	HNA 2	0,1444	0,2059
	HNS 1	0,1563	0,1885
	HNS 2	0,1158	0,2533
Température moyenne des 3 mois les plus chauds	HNA 1	0,5601	-0,09711
	HNA 2	0,6441	-0,01224
	HNS 1	0,6746	-0,13
	HNS 2	0,8183	-0,1556
Température moyenne des 3 mois les plus froids	HNA 1	0,04557	0,4321
	HNA 2	0,02562	0,5239
	HNS 1	0,03767	0,464
	HNS 2	0,03719	0,4661
Précipitations des 3 mois les plus humides	HNA 1	0,6421	-0,1219
	HNA 2	0,6023	-0,1107
	HNS 1	0,6376	-0,1207
	HNS 2	0,4197	-0,03701
Précipitations des 3 mois les plus secs	HNA 1	0,8702	-0,161
	HNA 2	0,4839	-0,06764
	HNS 1	0,8948	-0,163
	HNS 2	0,436	-0,04534

DISCUSSION

Suite aux analyses statistiques réalisées précédemment (p-value et régression linéaire) (Table 2), il semblerait qu'aucun set de calibration CLAMP existant ne permette de reconstruire correctement les climats des différents sites étudiés. En effet, aucune des régressions linéaires effectuées à partir des sets CLAMP et Worldclim n'a permis d'obtenir des valeurs convenables pour valider l'utilisation d'un des sets CLAMP en domaine nord-méditerranéen. Parmi les 20 régressions linéaires réalisées, seulement 4 avaient une p-value inférieure à 0,05 : celles effectuées pour la température moyenne des trois mois les plus froids. C'est donc la seule variable climatique pour laquelle on peut considérer qu'il existe une relation linéaire entre les différents sets de calibrations CLAMP et des données Worldclim. Pour cette variable, c'est le set de calibration HNA2 qui donne le R^2 ajusté le plus élevé (0,52). C'est donc ce set qui permet d'avoir les résultats les plus proches de la réalité. Dans les articles utilisant cette technique de régression linéaire, on voit souvent des R^2 ajustés plus hauts (supérieurs à 0,8) (Briere et al., 1999 ; Sanli et al., 2005 ; Ghosal et al., 2020). Un R^2 ajusté faible ne discrédite pas complètement une corrélation qui est bonne statistiquement (p-value inférieure à 0,05), mais cela signifie que celle-ci peut être améliorée (Wang et al., 2012).

Pour tous les différents sets de calibration, la méthode CLAMP a tendance à surestimer les paramètres climatiques. Bartolo et al. (2020) avaient fait le même constat pour les sets HNA1 et HNS1 dans leur étude d'autres sites héraultais (Hortus et Larzac héraultais), en s'appuyant sur l'utilisation d'autres outils statistiques plus globaux, comparant entre eux l'ensemble des paramètres climatiques plutôt qu'en les comparant séparément comme cela a été fait dans cette étude. Il est probable que ces disparités soient liées à l'utilisation de calibration ayant pour registre des flores de l'hémisphère Nord dont aucune ne provient d'un écosystème nord-méditerranéen. Il peut sembler étrange que ce soit le set de

calibration HNA2 possédant des flores alpines qui soit le seul à donner des corrélations statistiquement vérifiées alors que nos sites de prélèvements ne sont pas en milieu alpin. Néanmoins, certaines de nos stations se trouvent plus en altitude et peuvent donc subir des périodes de gel allant jusqu'à 83 jours par an (Benichou & Le Breton, 1987). De plus, le gel cause une déshydratation des cellules végétales (Steponkus & Webb, 1992), tout comme la sécheresse. Les flores alpines, soumises au gel et les flores nord-méditerranéennes, soumises aux sécheresses pourraient donc partager des caractéristiques foliaires liées à la déshydratation.

Le climat dans la région héraultaise est plutôt sec (Limousin et al., 2009 ; Smetanová et al., 2019). Or les plantes sous climat sec ont tendance à avoir de plus petites feuilles, moins nombreuses (Abobatta, 2019), avec des dents plus petites pour réduire l'évapotranspiration (Givnish, 1984). La sécheresse de l'air sélectionne donc des morphologies foliaires particulières et cela pourrait biaiser la méthode CLAMP qui s'appuie sur celle-ci, expliquant les écarts observés. De la même manière, le CO_2 atmosphérique, en augmentation depuis l'ère industrielle, peut avoir un impact sur la morphologie foliaire, en diminuant leur surface d'évapotranspiration (Gutiérrez et al., 2009). La sécheresse de l'air et la hausse du CO_2 atmosphérique pourraient donc expliquer en partie l'écart entre les résultats donnés par la méthode CLAMP et les données de Worldclim.

Le climat n'est pas le seul à impacter la morphologie foliaire. Les troupeaux ovin et caprin, présents dans ces régions depuis longtemps, exercent une pression en mangeant préférentiellement les jeunes pousses tendres (Fortuny et al., 2020). Cela peut donc aussi biaiser notre étude.

Toutes ces paramètres qui modifient la morphologie foliaire peuvent donc biaiser la méthode CLAMP. La fiabilité de cette analyse pourrait donc être améliorée, par exemple par la considération d'autres caractères. Différents caractères morphologiques ne sont

pas pris en compte tels que la présence de poils (présents chez certaines espèces étudiées comme *Quercus ilex* et *Olea europaea*), d'épines ou d'autres structures particulières (Bartolo et al., 2020). La présence de poils, par exemple, est une adaptation à la sécheresse : ils permettent la rétention d'eau (Tassin, 2012). Ne pas les prendre en compte peut être source d'erreur dans la reconstitution du climat (Bartolo et al., 2020). Par contre, il ne faut pas oublier que CLAMP est une méthode utilisée pour reconstituer des paléoclimats. Or, les caractères énoncés ci-dessus ne persistent pas sur des feuilles fossiles. Améliorer la méthode CLAMP en ajoutant des caractères n'est donc peut-être pas la meilleure solution.

Les différences entre les modèles peuvent aussi s'expliquer par des biais de manipulation et d'expérience. Les feuilles, étant fragilisées par le séchage et la durée de conservation, ont pu être endommagées, biaisant la présente analyse. De plus, chaque cortège floristique prélevé sur une station a été analysé par une personne différente. Il est possible que les caractères n'aient pas été codés de la même manière en fonction des personnes. L'analyse du biais utilisateur aurait pu permettre de vérifier ce paramètre.

Enfin, il est possible que les données de Worldclim, couvrant la période de 1970 à 2000, soient en partie responsable des différences dans la distribution des valeurs. Dans un contexte de changement global des températures, on sait que le climat s'est réchauffé depuis la fin du XX^e siècle (Hansen et al., 2002). Le domaine méditerranéen est le deuxième territoire le plus impacté par le réchauffement climatique (20% au-dessus du réchauffement global) associé à une diminution de la pluviométrie comme l'annonce le MedECC (2020). Dans l'Hérault, à la station météorologique de Saint-Martin-de-Londres (située non loin de notre zone d'étude), la température annuelle augmente de 0,30°C en moyenne par décennie, depuis 1980 (ADEME, 2015). Les échantillons de feuilles récupérées reflètent les températures de l'année même ou des quelques années précédentes, qui sont sensiblement différentes

des températures de la période 1970-2000. Donc, si on suppose que les feuilles ramassées datent en moyenne de 2020, alors il manquerait 0,6 degrés ($2 \times 0,30$) aux données de Worldclim. L'écart observé pour les températures serait donc un peu réduit, mais l'écart étant de l'ordre de 10°C pour les températures moyennes annuelles et des trois mois les plus chauds et de 2°C pour celles des trois mois les plus froids, cela n'aurait pas beaucoup d'effet. Le réchauffement récent ne permet donc pas à lui seul d'expliquer les écarts entre les données CLAMP et celles de Worldclim.

Il est aussi possible que ces écarts ne soient pas réductibles en prenant en compte les points précédemment discutés. Le problème vient plus probablement du fait que les sets de calibrations utilisés pour la méthode CLAMP ne comprennent pas de plantes nord-méditerranéennes. Cela montre donc la nécessité d'ajouter des flores nord-méditerranéennes dans les sets de calibrations CLAMP déjà existants pour représenter ce climat.

CONCLUSION

D'après les analyses effectuées dans cette étude, les sets de calibrations CLAMP existant actuellement ne sont pas appropriés pour la majeure partie des paramètres climatiques de la région nord-méditerranéenne. Toutefois, il semble y avoir une assez bonne estimation de la température moyenne des trois mois les plus froids, notamment avec le set de calibration HNA2, prenant en compte des flores alpines et calculant les températures à partir d'une interpolation des données des stations météorologiques les plus proches. Cependant, les valeurs obtenues des R^2 ajustés viennent nuancer la précision de cette estimation, et montrent que le modèle n'est pas très précis. La création d'un set de calibration spécifique au climat nord-méditerranéen ou l'ajout de sites nord-méditerranéens dans les sets de calibration existants semble donc nécessaire pour pouvoir estimer les paramètres climatiques dans cette région. Cela permettra alors d'étudier des végétations ayant poussées

sous des paléoclimats susceptibles de ressembler au climat nord-méditerranéen.

REFERENCES

- Abobatta W.F. (2019). Drought adaptive mechanisms of plants – a review. *Advances in Agriculture and Environmental Science: Open Access (AAEOA)*, 2 : 42-45.
- ADEME (2015). *Quels changements climatiques dans le département de l'Hérault?* ADEME, Montpellier, 5 p.
- Ambert P. (1984). La région de Millau (Grands Causses). Présentation d'une carte géomorphologique en couleurs au 1/25 000. *Méditerranée*, 52 : 43-56.
- Audra P., D'Antoni-Nobecourt J.C. & Bigot J.-Y. (2010). Hypogenic caves in France. Speleogenesis and morphology of the cave systems. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 181 : 327-335.
- Bartolo C., Duron N., Pourtau M. & Riffis M. (2020). Évaluation de l'efficacité de la méthode CLAMP (Climate Leaf Analysis Multivariate Program) en domaine méditerranéen : Reconstruction climatique à partir de cortèges floristiques héraultais. *Orpalm Synthesis*, 13 : 25-36.
- Battistella G. & Bauller A. (2015). Morphologie foliaire et densité stomatique chez le chêne vert (*Quercus ilex* L.) dans la région du Pic-Saint-Loup (Hérault, France) : des indicateurs écologiques de première importance. *Orpalm Synthesis*, 8 : 21-32.
- Benichou P. & Le Breton O. (1987). Prise en compte de la topographie pour la cartographie des champs pluviométriques statistiques. *La Météorologie Série 7*, 19 : 23-34.
- Bornand M., Robbez-Masson J.M., Donnet A. & Lacaze B. (1997). Caractérisation des sols et paysages des garrigues méditerranéennes. *Étude Gestion des Sols*, 4 : 27-42.
- Briere J.F., Pracros P., Le Roux A.Y. & Pierre J.S. (1999). A novel rate model of temperature-dependent development for arthropods. *Environmental Entomology*, 28 : 22-29.
- Brinkmann W.A.R. (1971). What is a Foehn? *Weather*, 26 : 230-240.
- Daget P. (1977). Le bioclimat méditerranéen : Caractères généraux, modes de caractérisation. *Vegetatio*, 34 : 1-20.
- Dreyfuss M. & Gottis M. (1947). Le bassin tertiaire de Saint-Martin de Londres et l'orogénèse de l'anticlinal du Pic Saint-Loup (Hérault). *Bulletin de la Société Géologique de France*, 17 : 293-299.
- Ferrier M., Négri L. & Passerieux A. (2015). Cartographie de la zone du Pic Saint-Loup. *Orpalm Synthesis*, 8 : 9-20.
- Fortuny X., Carcaillet C. & Chauchard S. (2020). Selective and taxon-dependent effects of semi-feral cattle grazing on tree regeneration in an old-growth Mediterranean mountain forest. *Forest Ecosystems*, 7 : 1-13.
- Ghosal S., Sengupta S., Majumder M. & Sinha B. (2020). Prediction of the number of deaths in India due to SARS-CoV-2 at 5–6 weeks. *Diabetes and Metabolic Syndrome: Clinical Research and Reviews*, 14 : 311-315.
- Girard V., Fauquette S., Adroit B., Suc J.-P., Leroy S.A.G., Ahmed A., Paya A., Ali A.A., Paradis L. & Roiron P. (2019). Fossil mega- and micro-flora from Bernasso (Early Pleistocene, southern France): A multimethod comparative approach for palaeoclimatic reconstruction. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 267 : 54-61.
- Givnish T.J. (1984). Leaf and Canopy Adaptations in Tropical Forests. *Tasks for vegetation Science*, 12 : 51-84.
- Greenwood D.R., Wilf P., Wing S.L. & Christophel D.C. (2004). Palaeotemperature estimation using leaf-margin analysis: Is Australia different? *Palaios*, 19 : 129-139.
- Gutiérrez E., Gutiérrez D., Morcuende R., Verdejo A.L., Kostadinova S., Martínez-Carrasco R. & Pérez P. (2009). Changes in Leaf Morphology and Composition with Future Increases in CO₂ and Temperature Revisited : Wheat in Field Chambers. *Journal of Plant Growth Regulation*, 28 : 349-257.
- Hansen J., Ruedy R., Sato M. & Lo K. (2002). Global warming continues. *Science*, 295 : 275-276.

- Hijmans R.J., Cameron S.E., Parra J.L., Jones P.G. & Jarvis A. (2005). Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25 : 1965-1978.
- Jordan G.J. (2011). A critical framework for the assessment of biological palaeoproxies: Predicting past climate and levels of atmospheric CO₂ from fossil leaves. *New Phytologist*, 192 : 29-44.
- Kerp H. (1990). The study of fossil gymnosperms by means of cuticular analysis. *Palaios*, 5 : 548-569.
- Koch P.L., Bao H. & Wing S.L. (1996). Earliest Eocene Cooling? Comparison of Isotopic and Palaeobotanical Estimates of Temperature During the Palaeocene-Eocene Transition. *The Palaeontological Society Special Publications*, 8 : 215-215.
- Kovach W.L. & Spicer R.A. (1996). Canonical Correspondence Analysis of Leaf Physiognomy: a Contribution To the Development of a New Palaeoclimatological Tool. *Palaeoclimates*, 2 : 125-138.
- Laborde J.P. (1982). Cartographie automatique des caractéristiques pluviométriques : Prise en compte des relations pluviométrie-morphométrie. *La Houille Blanche*, 4 : 331-338.
- Leach L.F. & Henson R.K. (2007). The use and impact of adjusted R² effects in published regression research. *Multiple Linear Regression Viewpoints*, 33 : 1-11.
- Leroux M. (2001). Les climats subtropicaux dits « méditerranéens » et les climats de la Méditerranée (1^e partie). *L'Information Géographique*, 65 : 304-320.
- Limousin J.M., Rambal S., Ourcival J.M., Rocheteau A., Joffre R. & Rodriguez-Cortina R. (2009). Long-term transpiration change with rainfall decline in a Mediterranean *Quercus ilex* forest. *Global Change Biology*, 15 : 2163-2175.
- Martin S. (2004). *Caractérisation de l'anthropisation à l'Holocène en Provence et en Languedoc oriental, par les mollusques terrestres*. Thèse de doctorat, Université Panthéon-Sorbonne - Paris I, 432 p.
- Médail F. & Diadema K. (2006). Biodiversité végétale méditerranéenne et anthropisation : approches macro et micro-régionales. *Annales de Géographie*, 651 : 618.
- MedECC (2020). Climate and Environmental Change in the Mediterranean Basin - Current Situation and Risks for the Future. In : Cramer W., Guiot J. & Marini K. (éds.), *First Mediterranean Assessment Report*. Union for the Mediterranean, Plan Bleu, UNEP/MAP, Marseille, France, 632 p.
- Nkamdjou S. (1986). *Contribution au calcul de bilans d'érosion sur petits bassins représentatifs*. Mémoire de DEA, Université des Sciences et Techniques du Languedoc. 193 p.
- Petty C & Gallion B. (2011). La réserve privée du Ranquas : tout faire pour retrouver la « plus grande biodiversité » d'une forêt méditerranéenne. *Forêt méditerranéenne*, 32 : 325-334.
- Royer D.L., Wilf P., Janesko D.A., Kowalski E.A. & Dilcher D.L. (2005). Correlations of climate and plant ecology to leaf size and shape: Potential proxies for the fossil record. *American Journal of Botany*, 92 : 1141-1151.
- R Core Team (2020). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.
- Salvayre M. (1970). Hydrogéologie de la région Méridionale des Grands-Causse. *La Houille Blanche*, 6 : 557-566.
- Sanli S.G., Kizilkanat E.D., Boyan N., Ozsahin E.T., Bozkir M.G., Soames R., Erol H. & Oguz O. (2005). Stature estimation based on hand length and foot length. *Clinical Anatomy*, 18 : 589-596.
- Smetanová A., Follain S., David M., Ciampalini R., Raclot D., Crabit A. & Le Bissonnais Y. (2019). Landscaping compromises for land degradation neutrality: The case of soil erosion in a Mediterranean agricultural landscape. *Journal of Environmental Management*, 235 : 282-292.
- Spicer R.A., Valdes P.J., Spicer T.E.V., Craggs H.J., Srivastava G., Mehrotra R.C. & Yang J.

- (2009). New developments in CLAMP calibration using global gridded meteorological data. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 283 : 91-98.
- Steponkus P.L. & Webb M.S. (1992). Freez-Induced Dehydration and Membrane Destabilization in Plants. In : Somero G.N., Osmond C.B. & Bolis C.L. (éds.), *Water and Life*. Springer, Berlin, pp. 338-362.
- Tassin C. (2012). *Paysages végétaux du domaine méditerranéen : bassin méditerranéen, Californie, Chili central, Afrique du Sud, Australie méridionale*. IRD, Marseille, 424 p.
- Teodoridis V., Mazouch P., Spicer R.A. & Uhl D. (2011). Refining CLAMP - Investigations towards improving the Climate Leaf Analysis Multivariate Program. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 299 : 39-48.
- Ter Braak C.J.F. (1986). Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology*, 67 : 1167-1179.
- Trabaud L. (1987). Natural and prescribed fire: survival strategies of plants and equilibrium in mediterranean ecosystems. *Plant response to stress*, 15 : 607-621.
- Trabaud L. (1994). The effect of fire on nutrient losses and cycling in a *Quercus coccifera* garrigue (southern France). *Oecologia*, 99 : 379-386.
- Wang K., Zhang C. & Li W. (2012). Comparison of geographically weighted regression and regression kriging for estimating the spatial distribution of soil organic matter. *GIScience and Remote Sensing*, 49 : 915-932.
- Wilf P. (1997). When are Leaves Good Thermometers ? A New Case for Leaf Margin Analysis. *Palaeobiology*, 23 : 373-390.
- Wolfe J.A. (1979). *Temperature parameters of humid to mesic forests of Eastern Asia and relation to forests of other regions of the Northern Hemisphere and Australasia*, USGS Professional Paper 1964, Washington, 35 p.
- Wolfe J.A. (1993). *A Method of Obtaining Climatic Parameters from Leaf Assemblages*. U.S. Geological Survey Bulletin 2040, Washington, 71 p.
- Wolfe J.A. (1995). Palaeoclimatic Estimates from Tertiary Leaf Assemblages. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 23 : 119-142.
- Wright I.J., Reich P.B., Cornelissen J.H.C., Falster D.S., Groom P.K., Hikosaka K., Lee W., Lusk C.H., Niinemets Ü. & Oleksyn J. (2005). Modulation of leaf economic traits and trait relationships by climate. *Global Ecology and Biogeography*, 14 : 411-421.
- Yang J., Spicer R.A., Spicer T.E.V., Arens N.C., Jacques F.M.B., Su T., Kennedy E.M., Herman A.B., Steart D.C. & Srivastava G. (2015). Leaf form-climate relationships on the global stage: An ensemble of characters. *Global Ecology and Biogeography*, 24 : 1113-1125.

L'APPROCHE PEDOANTHROLOGIQUE EST-ELLE EFFICACE POUR RECONSTITUER LA COMPOSITION ET LA STRUCTURATION DES PALEOVEGETATIONS EN DOMAINE MEDITERRANEEN ?

D'Amalric Tiphaine¹, Foster India², Lavergne Romane³, Passelergue Maddalena⁴, Romiguier Léo⁵

*Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier (UMR 5554)
Université de Montpellier, Place Eugène Bataillon, CC065, 34095 Montpellier cedex 05, France*

¹ titi.damalrik@gmail.com, ² indiafoster23@gmail.com, ³ romane2000@icloud.com,
⁴ passemadda@gmail.com, ⁵ leo.romiguier@etu.umontpellier.fr

Encadrement : Adam Ali

Citation : D'Amalric T., Foster I., Lavergne R., Passelergue M. & Romiguier L. (2021). L'approche pédoanthracologique est-elle efficace pour reconstituer la composition et la structuration des paléoévgétations en domaine méditerranéen ? *Orpalm Synthesis*, 14 (2) : 51-63.

Résumé : La pédoanthracologie est un domaine scientifique fondé sur l'analyse de charbons de bois contenus dans les sols. Afin de tester son efficacité paléoécologique en milieu méditerranéen, deux sites localisés près de Montaud et de Saint-Hilaire-de-Beauvoir (région de Montpellier), incendiés en 2010 et 2019 respectivement, ont été étudiés. Nos résultats montrent que la pédoanthracologie permet de caractériser la biomasse de la végétation avant incendie. Cependant, cette approche est tributaire de la présence de charbons de bois macroscopiques dans les sols, point majeur qui peut faire défaut à cause de processus post-dépositionnels entraînant leur fragmentation, comme leur lessivage intervenant suite à des événements météorologiques torrentiels.

Mots clés : biomasse, charbon de bois, climat méditerranéen, incendie, végétation

Abstract: *Is the pedoanthracological approach useful for reconstructing the composition and structuring of palaeovegetations in the Mediterranean area?* Pedoanthracology is a scientific domain based on the analysis of charred wood in soils. In order to test its paleoecological efficiency in Mediterranean context, two sites located near Montaud and Saint-Hilaire-de-Beauvoir (Montpellier region), burned in 2010 and 2019 respectively, have been studied. Our results show that pedoanthracology may be used to characterize the biomass of vegetation before fire. However, this approach is dependent on the presence of macroscopic charcoals in the soil, a major point that may be lacking due to post-depositional processes leading to their fragmentation, such as leaching following torrential weather events.

Keywords: biomass, charcoal, Mediterranean climate, fire, vegetation

« Comprendre le passé pour agir dans le présent et anticiper le futur » est un des points forts de la paléoécologie, discipline scientifique

multiscale et pluridisciplinaire. De nombreux outils et méthodes de la paléoécologie mobilisent différents indicateurs qui permettent reconstituer les écosystèmes du passé (Minihan & Oxley, 1966 ; Hallock & Glenn, 1986 ; Strom et al.,

2004 ; Sheldon & Tabor, 2009 ; Hennekam & Lange, 2012). Lorsque l'on s'intéresse à des milieux forestiers actuels ou anciens, à leur exploitation ou aux usages des végétaux ligneux par les communautés passées, l'étude des charbons de bois (anthracologie) s'avère incontournable (<https://www.inrap.fr/les-sciences-de-l-archeologie/L-anthracologie>).

La pédoanthracologie est une facette de l'anthracologie qui permet la reconstitution de la végétation ligneuse incendiée à partir de charbons de bois produits et enfouis dans les sols. Les charbons de bois sont issus de la combustion incomplète de bois (carbonisation ou pyrolyse). Ils sont produits à des températures généralement comprises entre 280° et 500°C sous conditions réductrices (Umbanhowar & Mcgrath, 1998 ; Whitlock & Larsen, 2001). Produits lors des feux de forêt et enfouis dans le sol au cours du temps, les charbons de bois représentent en effet de bons bioindicateurs paléoécologiques lorsqu'il s'agit de reconstituer les peuplements végétaux avant l'occurrence d'un feu (Scott et al., 2000). Leur nombre, leur taille ou leur nature nous fournissent des indices permettant de dater, d'évaluer l'intensité d'un incendie et de déterminer les espèces végétales dominantes incendiées (Tinner & Hu, 2003 ; Robin et al., 2013).

Il est à noter que la grande majorité des charbons de bois macroscopiques (>500 micromètres) proviennent d'espèces végétales ligneuses : les plantes ayant une quantité de bois limitée ne produisent presque que des charbons de bois microscopiques (Umbanhowar & Mcgrath, 1998 ; Schlachter & Horn, 2010). Néanmoins, avec le temps et les processus post-dépositionnels, les charbons de bois macroscopiques se fragmentent. Ils peuvent alors être transportés par divers agents comme le vent et l'eau, et finalement disparaître de la zone incendiée.

Propice et sensible aux incendies, la garrigue est une formation végétale typique des régions soumises au climat méditerranéen (Kozłowski, 2012). Ces milieux bénéficient d'un fort ensoleillement et d'un climat chaud, particulièrement sec en période estivale. Ces caractéristiques augmentent le risque

d'incendie (Kozłowski, 2012) et donc la production de charbon de bois. Les analyses pédoanthracologiques semblent alors constituer une option intéressante pour reconstruire l'histoire des végétations en milieu méditerranéen. Nous allons dans ce travail tester cette hypothèse.

Nous cherchons dans ce travail à déterminer si, en milieu méditerranéen, l'étude de la relation entre la quantité de charbon produite et la quantité de biomasse brûlée est une approche adaptée et efficace pour reconstituer la composition et la structure des peuplements végétaux d'un écosystème incendié.

MATERIEL ET METHODES

1- Sites d'étude

Afin d'identifier les incendies importants qui ont eu lieu dans la région et de choisir nos sites d'échantillonnage, nous avons utilisé *Prométhée* (<https://www.promethee.com/>), une base de données officielle qui référence les incendies en France méditerranéenne. Le premier site sélectionné est situé sur la commune de Montaud et sur la commune de Guzargues (43°44'41"N3°55'50"E), a connu des feux successifs en 1977, 1999 et 2010. Le deuxième situé sur la commune de Saint-Hilaire-de-Beauvoir (43°45'25"N4°1'38"E), a connu un feu en 2019. Ces deux sites sont éloignés d'une distance de 5,8 km. Ces deux zones relativement proches géographiquement étant soumises à un climat similaire, nous supposons que la végétation et leur dynamique écologique qui les caractérisent est comparable.

Le site de Montaud/Guzargues est actuellement caractérisé par une garrigue basse et buissonnante. Néanmoins, sur certaines zones, une végétation plus haute de type pré-forestière à pin d'Alep (*Pinus halepensis*) est observée. Ces pinèdes sont certainement des vestiges épargnés par les différents feux qui ont impacté ces sites. En ce qui concerne Saint-Hilaire de Beauvoir, c'est dans un paysage en reconstruction que nous avons échantillonné. La végétation est essentiellement constituée d'arbustes et d'herbacées pionniers plutôt pyrophiles. Des

individus âgés de pin d'Alep sont aussi observés dans les zones alentours non incendiées. Enfin, que ce soit dans l'un ou dans l'autre site, des indices témoignant d'un incendie sont clairement visibles : débris de bois carbonisés, cicatrices de feu sur les arbres survivants ou encore des chandelles. Les vestiges carbonisés de tronc encore en position verticale et les chandelles nous apportent des informations sur le type de végétation incendié. À Saint-Hilaire de Beauvoir, une grande majorité des chandelles sont des pins d'Alep tandis que dans la garrigue de Montaud, le faible diamètre des chandelles indique qu'il s'agit probablement d'arbustes appartenant à d'autres espèces.

2- Échantillonnage des charbons de bois

Pour chaque site et à une altitude différente, nous avons réalisé 3 quadrats de 25 m². Dans chacun des quadrats, nous avons délimité 5 parcelles de 1 m² (sur les quatre angles et au centre du quadrat). Après avoir retiré les restes des individus (*Asparagus acutifolius*, *Phillyrea angustifolia*, *Quercus coccifera*, *Smilax aspera*, *Viburnum tinus*...), les débris de bois et les pierres qui encombraient les parcelles, nous avons récolté en surface 1 à 2 cm de sédiments contenant du charbon de bois.

Pour le site de Montaud (27 janvier 2021), nous n'avons malheureusement pas observé la présence de charbons de bois macroscopiques, malgré la présence de plusieurs chandelles, des marques du passage du feu sur les arbres (parties brûlées sur certains flancs du tronc) et une végétation en cours de recolonisation/régénération. Ainsi, l'absence de macrocharbons de bois ne nous a pas permis d'analyser et de produire des résultats pour ce site.

Le 28 janvier 2021, nous avons prospecté une autre zone incendiée, située sur la commune de Saint-Hilaire-de-Beauvoir. Après l'échantillonnage du sédiment sur ce site en suivant le protocole présenté, nous avons étudié les échantillons en laboratoire : nous avons tamisé 1 kg de sédiment par parcelle à l'aide de deux tamis, l'un de maille de 4mm et l'autre de 2mm. Après avoir laissé sécher

pendant 1 semaine le sédiment tamisé, nous avons trié les fragments de charbons de bois macroscopiques (> 0,5 mm) (Magnan, 2009) et nous les avons pesés, en différenciant chaque parcelle de chaque quadrat. En effet, des études antérieures ont montré que les charbons de bois macroscopiques sont peu déplacés (vent lors de l'incendie, précipitations...) contrairement aux charbons de bois microscopiques (Clark & Patterson, 1997). Les charbons de bois macroscopiques étant des indicateurs locaux de l'incendie passé et par manque de matériel et de temps, nous avons restreint notre étude à ces derniers. Afin de relever le taux de fragmentation des macrocharbons de bois, nous avons calculé la proportion de charbons de bois passés au tamis 4 mm et 2 mm pour chacun des trois quadrats échantillonnés à Saint-Hilaire-de-Beauvoir.

3- Relation quantité de charbon de bois / biomasse brûlée

Afin de tester la méthode de Bassoul et al. (2012) et de Lestienne (2016), utilisant la relation quantité de charbon (anthracomasse)/biomasse brûlée comme indicateur potentiel du type de végétation brûlée, nous avons reconstruit la dynamique post-incendie des paysages naturels dans la région au Nord de Montpellier (France). Pour ce faire, nous avons analysé les différentes photographies prises sur le terrain à Montaud. Cette zone est intéressante pour représenter la dynamique post-incendie des végétations méditerranéennes de la région de Montpellier car les différents feux n'ont pas brûlé sur toute la zone. Nous avons estimé l'âge de ces communautés végétales à partir des données du site Prométhée (année actuelle - année du dernier incendie) et avons déterminé la biomasse des différents stades de succession post-incendie (Aidoud, 1997).

De plus, à l'aide de photographies satellites (*Google Earth* et *Google Maps*) et de *Prométhée*, nous avons pu déterminer l'âge et le type de structures végétales qui ont brûlé en 2019 à Saint-Hilaire-de-Beauvoir et en 2010 à Montaud/Guzargues. Enfin, nous avons comparé les données de Montaud (dynamique

de la végétation des garrigues et biomasse associée) avec celles de Saint-Hilaire-de-Beauvoir (type de végétation, biomasse, âge et analyse des charbons de bois). Ces deux zones possèdent des dynamiques végétales similaires et comparables, de par leur proximité (5,8 km de distance) et leur climat similaire.

4- Représentations graphiques et analyses statistiques

Les résultats obtenus par l'analyse de charbons de bois sont représentés sous forme de boîtes à moustaches. Le test de Wilcoxon a été utilisé pour comparer les médianes des différentes anthracomasses (totales, tamis de 4mm et de 2mm) des trois quadrats de la zone de Saint-Hilaire-de-Beauvoir. Les quantiles (25%, 50% et 75%) et les p-values des tests sont retranscrits dans des tables.

RESULTATS

Après un incendie, la végétation méditerranéenne évolue en formant successivement différents types de formation végétale (Table 1). Dans la région de Montpellier, la première formation végétale observée après un incendie est une garrigue basse et buissonnante avec une biomasse entre 7 et 80 tonnes par hectare (Table 1). D'après nos observations, ce type de formation végétale a rarement plus d'une dizaine d'années. Ce paysage évolue ensuite en paysage pré-forestier. Les végétaux, essentiellement des arbustes et de jeunes arbres, ont alors entre une vingtaine et une trentaine d'années. Toutefois, sa biomasse ne se différencie pas de celle de la garrigue basse et buissonnante (Table 1). Enfin, quand la végétation atteint une quarantaine d'années, elle correspond à de grands arbres et arbustes de taille importante formant un peuplement à affinité forestière. La biomasse de ces garrigues hautes ou des pinèdes méditerranéennes peut atteindre jusqu'à 600 tonnes de matière organique par hectare

(Table 1).

La végétation qui a brûlé à Saint-Hilaire-de-Beauvoir correspondait à une pinède méditerranéenne. En effet, les photographies satellites montrent que pour ce site, nous avons échantillonné sur une zone qui était boisée avant l'incendie (Fig. 1). Les photographies de Google Street View, qui montrent une végétation similaire à 150 mètres de la zone d'échantillonnage, confirment l'existence d'une zone boisée et nous permettent d'identifier les espèces végétales dominantes : le pin d'Alep semble être majoritaire bien que certains feuillus comme le chêne vert (*Quercus ilex*) sont également présents. Une strate arbustive relativement fermée est également visible, suggérant que cette formation ne correspond pas aux premiers stades de la succession végétale après perturbation. Contrairement au site de Saint-Hilaire-de-Beauvoir, les images satellites du site de Montaud/Guzargues montrent que la végétation brûlée en 2010 semblait être basse mais était néanmoins composée de nombreux jeunes arbres et arbrisseaux, correspondant ainsi à un stade jeune de garrigue (Fig. 2). Cette même zone a été photographiée en 2011, soit environ un an après l'incendie, et montre un paysage en reconstruction. Nous observons sur cette image que le sol a été mis à nu et que la végétation est très réduite. Enfin, une photo récente (2019) de la zone d'échantillonnage nous permet d'illustrer l'évolution de la dynamique des populations végétales des garrigues post-incendie. Nous observons sur la photographie que le paysage présente une strate de végétation plus basse par rapport à 2009, caractérisée par des herbacées et des petits arbustes. La topographie du paysage étant importante dans la répartition des charbons de bois post-incendie, les photographies de la Figure 2 illustrent la conformation du terrain de Montaud/Guzargues où nous avons échantillonné au creux et sur la pente d'un vallon.

Table 1. Estimation de l'âge et de la biomasse (en tonnes par hectare (ha)) des différentes structures végétales de la garrigue méditerranéenne reconnue à Montaud (d'après, Aidoud, 1997). Les photos ont été réalisées par les auteurs

Âge de la formation végétale / Date de l'incendie / Commune concernée	Type de paysage / Estimation de la biomasse végétale	Photographie
11 ans Incendie de 2010 Montaud	Paysage bas buissonnant 7 à 80 t/ha	
22 ans Incendie de 1999 Montaud	Paysage pré-forestier 7 à 80 t/ha	
44 ans Incendie de 1977 Montaud	Pinède recolonisée 90 à 600 t/ha	

À une échelle plus locale, la masse des macrocharbons de bois produits lors des incendies est aussi un indice du type de végétation brûlée, en particulier en la comparant à la biomasse de cette dernière. Ainsi, la masse de charbon de bois en gramme par kilogramme de sédiment (anthracomasse) en fonction des trois quadrats échantillonnés à Saint-Hilaire-de-Beauvoir a été représentée sur la [Figure 3](#).

Sur cette figure, nous observons que les quadrats 2 et 3 ont une médiane assez proche (5,2 g/kg pour le quadrat 2 et 6,2 g/kg pour la quadrat 3). De la même manière, leurs quantiles à 25% et 75% sont assez proches,

avec 4 et 5,8 g/kg pour le quadrat 2 et 3,4 et 6,7 g/kg pour le quadrat 3. Ainsi, l'anthracomasse relevée dans les quadrats 2 et 3 est comparable. Le quadrat 1, quant à lui, montre une médiane plus grande (7,9 g/kg) que celles des quadrats 2 et 3. En ce qui concerne l'étendue des données, les quadrats 1 et 2 ont un écart interquartile faible (respectivement 1,3 et 1,8 g/kg) tandis que celui du quadrat 3 est plus important (3,7 g/kg). Cependant, les p-value réalisées lors des tests de Wilcoxon étant supérieures à 0.05, la différence entre les 3 médianes n'est pas significative ([Table 2](#)).



Figure 1. Photos satellites avant (2014 et 2018) et après incendie (2021) à Saint-Hilaire-de-Beauvoir. Les 3 quadrats sont représentés par les icônes jaunes. Les deux photos de 2014 sont issues de Google Street View d'une zone proche (150 m environ) et similaire, en termes de végétation, à la zone d'échantillonnage. Les deux autres photos (2018 et 2021) sont issues de Google Earth.

La répartition des tailles des charbons de bois macroscopiques apportant de nombreuses informations, en particulier sur le taux de fragmentation et la structuration de la végétation, nous avons représenté la proportion de la masse des charbons de bois dont la taille est comprise entre 2 et 4mm et ceux dont la taille est supérieure à 4 mm sur la Figure 4.

Nous pouvons alors observer que pour les quadrats 1 et 2, la proportion de la masse totale attribuée aux charbons de bois de tailles supérieures à 4 mm est d'environ 83,5% (les médianes sont respectivement de 0,82 et 0,85) contre environ 16,5% pour les charbons de bois dont la taille est comprise entre 2mm et

4mm (les médianes étant respectivement de 0,18 et 0,15). Toutefois, les tests de Wilcoxon montrent que la différence de proportion de la masse totale par quadrat est uniquement significative pour le quadrat 2 (Table 3). En ce qui concerne le quadrat 3, 47% de la masse totale correspond à la masse de charbons de bois de tailles supérieures à 4 mm. Bien que la différence de proportion de la masse totale du quadrat 3 soit faible, la p-value calculée lors du test de Wilcoxon étant inférieure à 0,05, la proportion de la masse totale attribuée aux deux classes de taille de macro-charbons de bois est significativement différente (Table 3).

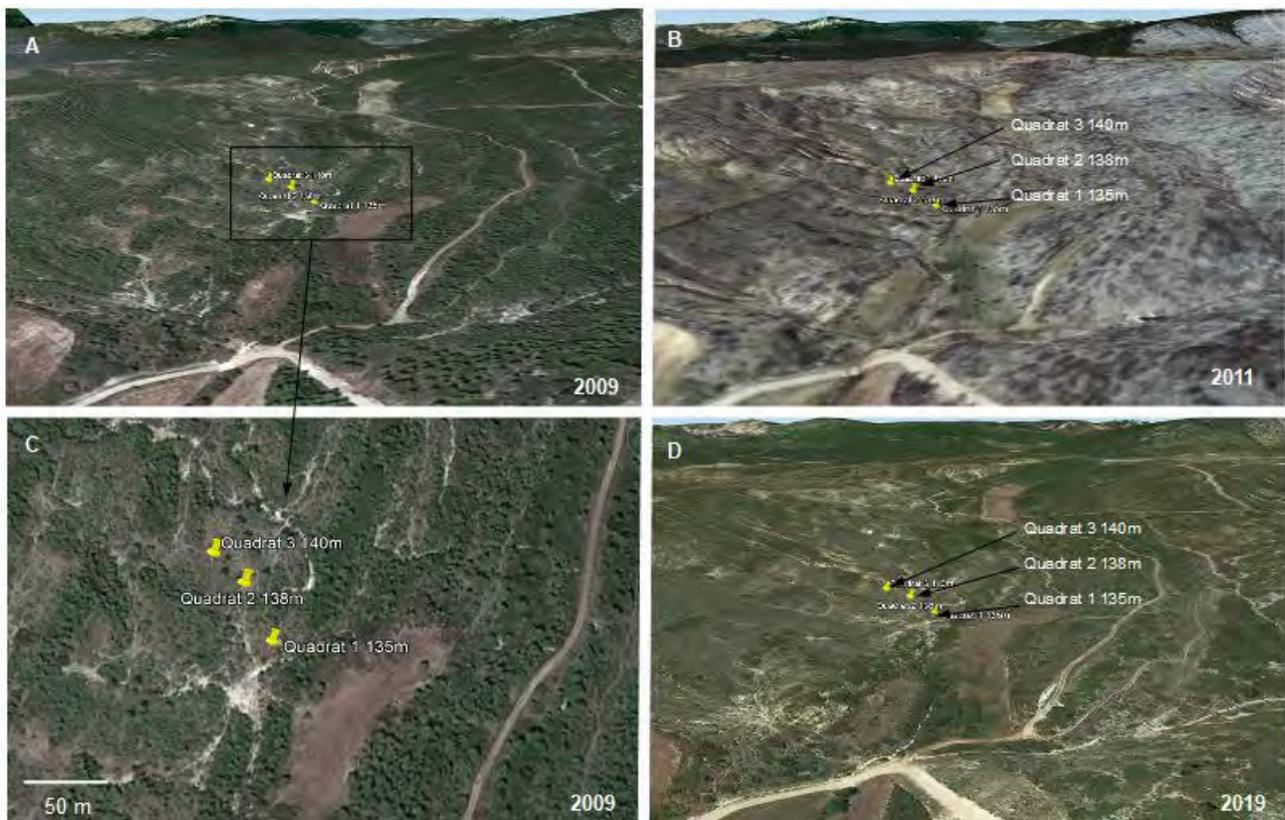


Figure 2. Images satellites du paysage de la garrigue de Montaud/Guzargues issues de Google Earth. En A, une photo du paysage pré-incendie prise en 2009, en B, une photo du paysage post-incendie prise en 2011 et en D, la photo la plus récente du même paysage (2019). Enfin, en C, une image satellite du site d'échantillonnages pré-incendie datant de 2009. Les quadrats sont représentés par une icône jaune. Le chiffre à la fin de leur nom indique l'altitude du quadrat (ex : Quadrat 1 135m : le quadrat 1 se situe à 135 mètres au-dessus du niveau de la mer).

DISCUSSION

1- Biomasse, anthracomasse et transport post-incendie des charbons de bois, un frein à la reconstruction des paysages incendiés

Comme précisé dans la partie dédiée aux résultats, nous n'avons malheureusement pas trouvé de charbons de bois macroscopiques dans le sédiment échantillonné sur le site de Montaud/Guzargues. Plusieurs raisons peuvent expliquer ce résultat. En premier lieu, ce site est caractérisé par une garrigue basse, formation végétale typique du milieu méditerranéen (Fig. 2). Les périodes estivales étant particulièrement sèches dans les régions soumises au climat méditerranéen, les feux de

garrigues sont récurrents, en particulier si ces écosystèmes sont situés à proximité de zones très anthropisées. Les végétaux ont donc peu de temps pour grandir entre deux feux, ce qui implique le maintien d'une végétation arbustive basse, fournissant une biomasse relativement faible par rapport à une formation boisée dense où la strate arbustive est bien développée (Table 1). Les garrigues sont touchées par des feux de surface brûlant les végétations composées essentiellement d'arbrisseaux et d'herbacées lesquelles produisent une quantité de charbon relativement faible (Umbanhowar, 1996 ; Pearl, 1999 ; Lestienne, 2016). Mais, si la faible biomasse de la garrigue semble appuyer ces constats, elle n'explique pas l'absence totale de charbons de bois dans les lieux d'échantillonnage (Aidoud, 1997). Nous

avons cependant observé de nombreux charbons de bois dans le lit du ruisseau (à sec) du vallon où nous avons échantillonné. Cette observation nous amène à une explication : le terrain étant en pente et l'incendie étant vieux de 11 ans, l'essentiel des charbons de bois produits lors de ce feu a pu être déplacé au cours du temps pour se retrouver majoritairement en bas des pentes. Des épisodes de fortes précipitations tels que les épisodes cévenols pourraient expliquer le déplacement des charbons de bois (Gardner & Whitlock, 2001 ; Enache & Cumming, 2007). Certaines études montrent aussi que lors de ces transports, la fragmentation des charbons de bois est renforcée (Bassoul et al., 2012 ; Chrzavzez, 2013). Comme nous n'avons analysé que les charbons macroscopiques, il se peut que la présence de charbons de bois microscopiques, en particulier dans la zone échantillonnée en bas de pente, nous ait échappé. Cependant, d'autres études ont mis en évidence que les charbons de bois

microscopiques sont plus propices à être déplacés post-incendie que les charbons de bois macroscopiques, ce qui impliquerait un enfouissement à une certaine distance de leur lieu de production et le plus souvent dans une zone d'accumulation. Ils sont alors utilisés comme indices paléoenvironnementaux régionaux, tandis que les macrocharbons de bois sont utilisés comme indices paléoenvironnementaux locaux (Clark & Patterson, 1997 ; Clark et al., 1998 ; Ohlson & Tryterud, 2000 ; Gardner & Whitlock, 2001 ; Whitlock & Larsen, 2001). Les herbacés, nombreuses en garrigue, produisant presque uniquement des débris carbonisés microscopiques expliqueraient en partie l'absence de charbons de bois (Umbanhowar, 1996 ; Umbanhowar & Mcgrath, 1998 ; Pearl, 1999). Pour ce qui est des arbrisseaux, il est fort probable que lors des aléas de fortes précipitations, les macrocharbons aient été fragmentés en microcharbons de bois puis lessivés jusqu'aux cours d'eau.

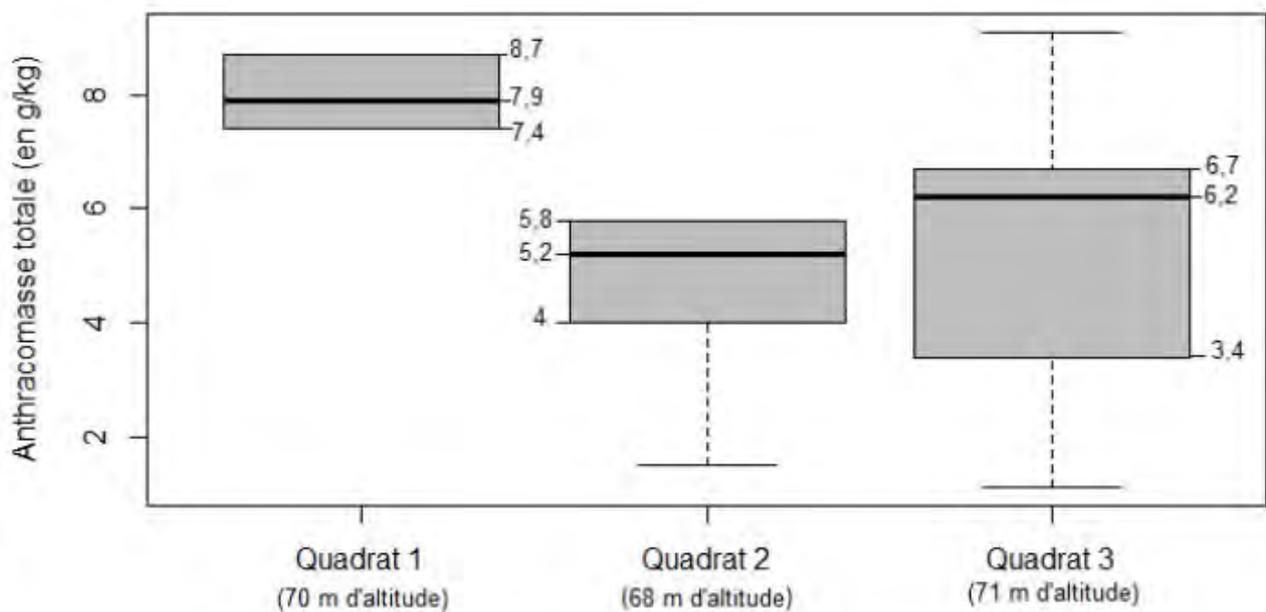


Figure 3. Anthracomasse totale pour 1kg de terre tamisée (tamis 4mm + tamis 2mm) en fonction des quadrats d'échantillonnage. L'asymétrie en bas de la boîte à moustaches de la médiane montre une plus grande proportion de petites valeurs que de grandes valeurs. Inversement, l'asymétrie en haut montre une plus grande proportion de grandes valeurs.

Table 2. P-values obtenues par les tests de Wilcoxon réalisés sur les anthracomasses totales (tamis 4mm + tamis 2 mm) des trois quadrats.

Test Wilcoxon	Quadrat 1	Quadrat 2	Quadrat 3
Quadrat 1		0,4206	0,3095
Quadrat 2	0,4206		1
Quadrat 3	0,3095	1	

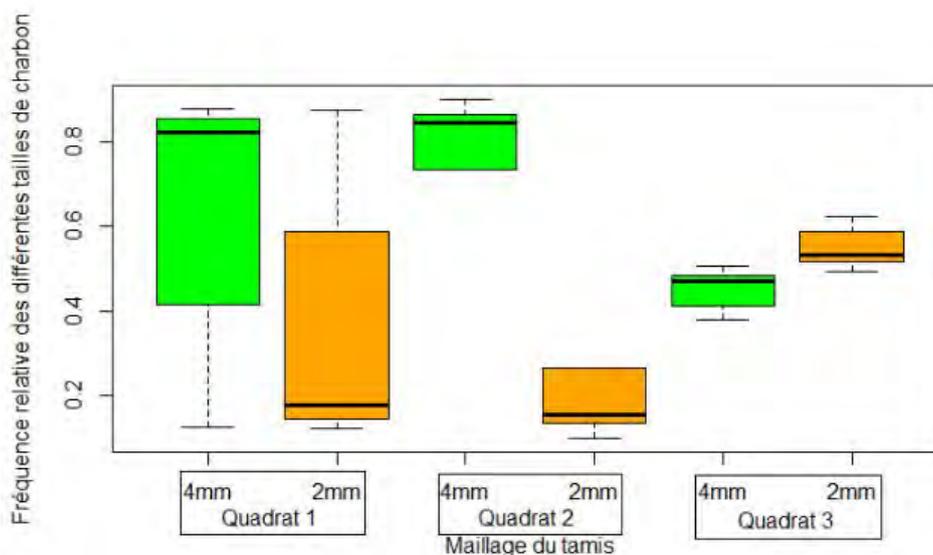


Figure 4. Fréquence relative des différentes tailles de charbon en fonction des quadrats.

Ce site nous permet de montrer que l'étude de l'anthracomasse macroscopique n'est pas toujours efficace pour la reconstruction d'un paysage passé en climat méditerranéen. En effet, lorsque celui-ci est soumis à de fortes perturbations, la fragmentation et le déplacement des charbons de bois est un frein à la reconstruction des paysages passés. Elle montre aussi que le choix du site d'échantillonnage dans les zones où la

végétation est basse, ici la garrigue mais qui peuvent être aussi des maquis ou des steppes, est très important. Les zones d'accumulation et de dépôt semblent être le choix le plus avisé bien que de nombreuses difficultés, en particulier identifier la provenance et l'âge précis du charbon en fonction de son enfouissement, ont été mis en évidence dans de précédentes études (Whitlock & Larsen, 2001).

Table 3 : P-values obtenues par les tests de Wilcoxon réalisés sur les anthracomasses des tamis à mailles de 4 et 2 mm des trois quadrats. Les astérisques (*) désignent les p-values significatives.

Test Wilcoxon	Quadrat 1 (4 mm)	Quadrat 1 (2 mm)	Quadrat 2 (4 mm)	Quadrat 2 (2 mm)	Quadrat 3 (4 mm)	Quadrat 3 (2 mm)
Quadrat 1 (4 mm)		0,4206	0,5476		0,4206	
Quadrat 1 (2 mm)	0,4206			0,6004		0,4206
Quadrat 2 (4 mm)	0,5476			0,01587*	0,05556	
Quadrat 2 (2 mm)		0,6004	0,01587*			0,05556
Quadrat 3 (4 mm)	0,4206		0,05556			0,01587*
Quadrat 3 (2 mm)		0,4206		0,05556	0,01587*	

2- Biomasse et anthracomasse : une méthode de reconstruction efficace uniquement sur certaines formations végétales ?

Contrairement à la garrigue basse de Montaud/Guzargues, la **Table 1** et la **Figure 1** nous informent que la zone brûlée que nous avons échantillonnée à Saint-Hilaire-de-Beauvoir était une garrigue de type pinède méditerranéenne. Les données issues du site Prométhée et les images satellites prises au cours du temps nous ont permis de déterminer l'âge minimum de cette formation végétale, correspondant à 41 ans. Ainsi, la biomasse de cette station avant l'incendie aurait donc été importante (**Table 1**). Contrairement au site de Montaud/Guzargues, le site de Saint-Hilaire-de-Beauvoir présente une quantité assez importante de macrocharbons de bois. En effet, la **Figure 3** montre que les médianes de l'anthracomasse des trois réplicats sont toujours comprises entre 5 et 8 grammes de charbons de bois par kg de terre échantillonnée. Bien qu'il semble y avoir une légère différence entre le quadrat 1 et les quadrats 2 et 3, les tests statistiques montrent que l'anthracomasse macroscopique de ces 3 quadrats n'est pas significativement différente. Ainsi, bien que la topographie du paysage entre les quadrats soit différente (zone d'accumulation pour le quadrat 2), la

répartition des charbons de bois est assez représentative de la végétation présente sur ce lieu puisqu'il n'y a pas de différences significatives entre les trois quadrats. L'importante quantité de charbons de bois macroscopiques atteste qu'à l'inverse du site de Montaud/Guzargues, le déplacement des charbons de bois sur le site de St-Hilaire de Beauvoir est limité. En effet, ces derniers sont rarement bien déplacés à plus de 100 mètres de la zone de formation, contrairement au microcharbons de bois, qui quant à eux, sont souvent déplacés sur de longues distances (jusqu'à 7 km) (Whitlock & Millspaugh, 1996 ; Clark & Patterson, 1997 ; Ohlson & Tryterud, 2000 ; Whitlock & Larsen, 2001). Ces derniers étant produits par fragmentation des charbons de bois macroscopiques, qui sont en quantité importante à Saint-Hilaire de Beauvoir, nous pouvons en déduire que la proportion de microcharbons de bois est limitée. Cette particularité pourrait être expliquée par le fait que le site n'a pas connu de trop fortes perturbations.

Le rapport de proportion 4mm/2mm montre que pour les quadrats 1 et 2, les charbons de bois ≥ 4 mm sont plus présents (80%) que ceux ≥ 2 mm (20%), contrairement au quadrat 3 qui a une répartition à peu près égale des deux tailles de charbons de bois (**Fig. 4**). L'hétérogénéité dans la répartition des charbons de bois d'un quadrat à l'autre

pourrait s'expliquer par un assemblage différent de végétaux, une intensité différente de l'incendie ou encore par la topographie du site.

La présence en grande quantité de charbons de bois macroscopiques sur cette station indiquerait que la biomasse brûlée était assez conséquente. Or, la formation végétale pré-incendie de ce site, une pinède méditerranéenne, est caractérisée par une biomasse importante (Table 1). Ainsi, le site de Saint-Hilaire-de-Beauvoir semble montrer que la méthode de reconstruction de paysage post-incendie en se basant sur la relation quantité de biomasse brûlée/ quantité de charbon formé serait efficace pour une formation végétale de type pinède méditerranéenne. Cependant, l'incendie de Saint-Hilaire-de-Beauvoir est un incendie très récent (1 an et demi au moment de l'échantillonnage), ce qui implique que l'action du temps sur la fragmentation des charbons de bois et de leur déplacement est limitée. Ainsi, à l'image du site de Montaud/Guzargues, il est probable que les résultats d'un échantillonnage sur la même zone à Saint-Hilaire-de-Beauvoir, dans quelques années, montre une présence faible de charbons de bois macroscopiques, ces derniers ayant été fragmentés et déplacés au cours du temps (Whitlock & Larsen, 2001). Néanmoins, des études précédentes ont montré que les charbons de bois issus de la combustion de certains grands arbres, comme *Pinus halepensis* ou le pin maritime (*Pinus pinaster*) ont un taux de fragmentation plus faible que d'autres espèces, conservant ainsi un nombre de macro-charbons de bois (supérieur à 1mm) assez conséquent (Chrzavzez, 2013 ; Chrzavzez et al., 2014). Le pin d'Alep composant la plupart des pinèdes méditerranéennes et étant certainement l'espèce végétale dominante de la parcelle brûlée (Fig. 1), il se peut donc que la fragmentation et le déplacement des charbons de bois produits lors des incendies de pinèdes méditerranéennes soient réduits. Ce processus impliquerait donc que la méthode de reconstitution paléoenvironnementale testée ici puisse permettre une reconstruction cohérente des

paysages passés sur ces formations végétales.

CONCLUSION

L'hétérogénéité de la structure de la garrigue méditerranéenne explique pourquoi la méthode de reconstruction des paysages méditerranéens qui se base sur la relation biomasse brûlée/charbon produit et plus généralement l'étude de l'anthracomasse, est plus ou moins efficace. La fréquence élevée des feux dans cette région et les aléas météorologiques sont sources de déplacement et de mélange des charbons de bois de différents feux, générant ainsi une fragmentation élevée, une absence de macro-charbons de bois rendant impossible une datation de l'occurrence de l'incendie.

Dans une future étude et afin de confirmer nos résultats, il serait intéressant de réitérer la même expérience dans des écosystèmes méditerranéens différents et augmenter le nombre de réplicats sur un même site. De plus, une étude approfondie de la relation entre l'âge, la biomasse et la dynamique des formations végétales méditerranéennes permettrait l'acquisition de données plus fiables et plus précises. Enfin, l'analyse des microfragments de charbons de bois pourrait aussi constituer une expérience supplémentaire pour confirmer les hypothèses évoquées dans cette étude et mieux comprendre l'effet du climat méditerranéen sur les processus post-positionnels des charbons de bois produits lors des feux de garrigues. Une étude sur ce sujet pourrait aussi permettre de mieux comprendre l'impact des charbons de bois enfouis dans le sédiment sur la dynamique de la végétation méditerranéenne post-incendie.

REFERENCES

- Aidoud A. (1997). Fonctionnement des écosystèmes méditerranéens. Conférences du Laboratoire d'Écologie Végétale, Université de Rennes 1. 50 p.
- Bassoul M., Pécot M. & Peyric M. (2012). Caractérisation de la végétation pré-incendie par la pédoanthracologie. ORPALM Synthesis, 5 : 41-48.

- Chravzev J. (2013). Approche expérimentale de la conservation des charbons de bois dans les gisements paléolithiques : processus post-dépositionnels, fragmentation et représentativité des assemblages anthracologiques. Thèse de Doctorat. Université Nice Sophia-Antipolis, 459 p.
- Chravzev J., Théry-Parisot I., Fiorucci G., Terral J.-F. & Thibaut B. (2014). Impact of post-depositional processes on charcoal fragmentation and archaeobotanical implications: experimental approach combining charcoal analysis and biomechanics. *Journal of Archaeological Science*, 44 : 30-42.
- Clark J.S., Lynch J., Stocks B.J. & Goldammer J.G. (1998). Relationships between charcoal particles in air and sediments in west-central Siberia. *The Holocene*, 8 (1) : 19-29.
- Clark J.S. & Patterson W.A. (1997). Background and Local Charcoal in Sediments: Scales of Fire Evidence in the Paleorecord. In : J.S. Clark, H. Cachier, J.G. Goldammer & B. Stocks (éds.) *Sediment Records of Biomass Burning and Global Change*. Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 23-48.
- Enache M.D. & Cumming B.F. (2007). Charcoal morphotypes in lake sediments from British Columbia (Canada): an assessment of their utility for the reconstruction of past fire and precipitation. *Journal of Paleolimnology*, 38 (3) : 347-363.
- Gardner J.J. & Whitlock C. (2001). Charcoal accumulation following a recent fire in the Cascade Range, northwestern USA, and its relevance for fire-history studies. *The Holocene*, 11 (5) : 541-549.
- Hallock P. & Glenn E.C. (1986). Large foraminifera; a tool for paleoenvironmental analysis of Cenozoic carbonate depositional facies. *PALAIOS*, 1 (1) : 55-64.
- Hennekam R. & de Lange G. (2012). X-ray fluorescence core scanning of wet marine sediments: methods to improve quality and reproducibility of high-resolution paleoenvironmental records. *Limnology and Oceanography. Methods*, 10 (12) : 991-1003.
- Kozłowski T.T. (2012). *Fire and Ecosystems*. Elsevier, Amsterdam, 557 p.
- Lestienne M. (2016). *Variabilité des assemblages de charbons de bois des sols boréaux en fonction des peuplements forestiers*. Master 2 Ecologie Biodiversité, parcours Esosystèmes, Université de Montpellier.
- Magnan G. (2009). *Fréquence passée des feux et successions végétales dans les tourbières ombrotrophes près de Radisson, Québec nordique*. Maîtrise en Sciences Géographiques, Université de Laval, Québec.
- Minihan E.D. & Oxley M.L. (1966). Pre-Cretaceous Geology of Pool Creek Field, Jones County, Mississippi. *American Association of Petroleum Geologists Bulletin*, 50 (10) : 2320-2320.
- Ohlson M. & Tryterud E. (2000). Interpretation of the charcoal record in forest soils: forest fires and their production and deposition of macroscopic charcoal. *The Holocene*, 10 (4) : 519-525.
- Pearl C. A. (1999). *Holocene environmental history of the Willamette Valley, Oregon: insights from an 11,000-year record from Beaver Lake*. Ph.D. Thesis, University of Oregon, USA, 300 p.
- Robin V., Knapp H., Rickert B.-H., Talon B. & Nelle O. (2013). Comparaison de signaux anthracologiques Holocènes issus de différents types d'archives en Allemagne : vers une reconstitution plus précise de l'histoire des incendies ? *Quaternaire*, 24 (2) : 167-177.
- Schlachter K.J. & Horn S.P. (2010). Sample preparation methods and replicability in macroscopic charcoal analysis. *Journal of Paleolimnology*, 44 : 701-708.
- Scott A., Moore J. & Brayshay B. (2000). Introduction to fire and the paleoenvironment. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, 164 (1-4) : 7-11.
- Sheldon N.D. & Tabor N.J. (2009). Quantitative paleoenvironmental and paleoclimatic reconstruction using paleosols. *Earth-Science Reviews*, 95 (1) : 1-52.

- Strom A., Francis R. C., Mantua N. J., Miles E. L. & Peterson D. L. (2004). North Pacific climate recorded in growth rings of geoduck clams: A new tool for paleoenvironmental reconstruction. *Geophysical Research Letters*, 31 : L06206.
- Tassin C. (2017). *Paysages végétaux du domaine méditerranéen : Bassin méditerranéen, Californie, Chili central, Afrique du Sud, Australie méridionale, Paysages végétaux du domaine méditerranéen : Bassin méditerranéen, Californie, Chili central, Afrique du Sud, Australie méridionale*. Institut de Recherche pour le Développement Éditions, Marseille, 421 p.
- Tinner W. & Hu F.S. (2003). Size parameters, size-class distribution and area-number relationship of microscopic charcoal: relevance for fire reconstruction. *The Holocene*, 13 (4) : 499-505.
- Umbanhowar C.E. (1996). Recent Fire History of the Northern Great Plains. *The American Midland Naturalist*, 135 (1) : 115-121.
- Umbanhowar C.E. & Mcgrath M.J. (1998). Experimental production and analysis of microscopic charcoal from wood, leaves and grasses. *The Holocene*, 8 (3) : 341-346.
- Whitlock C. & Larsen C. (2001). Charcoal as a Fire Proxy. In: J.P. Smol, H.J.B. Birks & W.M. Last (éds.), *Tracking Environmental Change Using Lake Sediments. Vol. 3: Terrestrial, Algal, and Siliceous Indicators*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 75-97.
- Whitlock C. & Millspaugh S.H. (1996). Testing the assumptions of fire-history studies: an examination of modern charcoal accumulation in Yellowstone National Park, USA. *The Holocene*, 6 (1) : 7-15.

LA REPARTITION SPATIALE DE DIFFERENTS CHEMOTYPES DE THYM EN FONCTION DE PARAMETRES ENVIRONNEMENTAUX ABIOTIQUES PERMET DE COMPRENDRE LEUR DISTRIBUTION FUTURE EN CONTEXTE DE CHANGEMENT CLIMATIQUE

Marius Bigel¹, Manon Boche², Mathilde Ducros³, Maxime Philippon⁴

Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier (UMR 5554)

Université de Montpellier, Place Eugène Bataillon, CC065, 34095 Montpellier cedex 05, France

¹ mariusbigel34@gmail.com, ² manon.boch@gmail.com, ³ mathilde.ducros31@free.fr,

⁴ mphilippon34@gmail.com"

Encadrement : Jean-Frédéric Terral

Citation : Bigel M., Boche M., Ducros M. & Philippon M. (2021). La répartition spatiale de différents chémotypes de thym en fonction de paramètres environnementaux abiotiques permet de comprendre leur distribution future en contexte de changement climatique. *Orpalm Synthesis*, 14 (2) : 65-79.

Résumé : Le thym (*Thymus vulgaris*) est caractérisé par différents chémotypes dont les composés chimiques qui les définissent sont déterminés génétiquement et soumis à la sélection naturelle. Dans cette étude, nous montrons que la répartition géographique des chémotypes de thym est influencée par des paramètres abiotiques du milieu. En effet, la fréquence relative des chémotypes, évaluée à partir de l'étude de 11 populations, est corrélée avec les températures moyennes annuelles et avec l'altitude. Ces résultats permettent d'établir des modèles prédisant les températures moyennes annuelles et l'altitude en fonction de l'abondance relative des chémotypes de *T. vulgaris*.

Mots clés : *Thymus vulgaris*, altitude, climat, composés chimiques, régression linéaire

Abstract: *Spatial distribution of different thyme chemotypes according to abiotic environmental parameters allows to understand their future distribution in the context of climate change.* Thyme (*Thymus vulgaris*) is characterized by different chemotypes whose defining chemical compounds are genetically determined and subject to natural selection. In this study, we show that the geographical distribution of thyme chemotypes is influenced by abiotic environmental parameters. Indeed, the relative frequency of chemotypes assessed from the study of 11 populations is correlated with mean annual temperatures and altitude. These results make it possible to establish linear models predicting mean annual temperatures and altitude in relation to the relative abundance of *T. vulgaris* chemotypes.

Keywords: *Thymus vulgaris*, altitude, climate, chemical compounds, linear regression

Le climat méditerranéen est caractérisé par des hivers doux et humides et des étés secs et chauds (Seager et al., 2019). Le pourtour méditerranéen est situé sur une zone

de transition entre le climat continental tempéré des latitudes moyennes et le climat chaud et sec des déserts nord africains (Douguedroit & Zimina, 1987). Sur le plan géographique, le pourtour méditerranéen est

très urbanisé à cause des côtes touristiques de cette mer semi-fermée (Ducrocq, 2018). Cette région est composée de milieux très anthropisés et dégradés (Ducrocq, 2018). Les feux d'origine naturelle ou anthropique, la coupe, le pâturage participent à l'ouverture des milieux (Cervera et al., 2019).

Les garrigues sont des milieux ouverts à semi-ouverts présents dans la zone méditerranéenne (Cramer, 2018). Elles sont souvent constituées d'espèces végétales xérophiles et sempervirentes pouvant résister au stress hydrique (Cramer, 2018). Trois principales strates peuvent être distinguées dans ce milieu (Lang, 2019) : (1) la strate arborescente (> 2 m), composée d'érables (*Acer campestre*, *A. monspessulanum*), de chênes (*Quercus ilex*, *Q. pubescens*) et de pin d'Alep (*Pinus halepensis*) ; (2) la strate arbustive (< 2 m), qui comprend des arbustes hauts (*Juniperus oxycedrus*, *J. phoenicea*, *Phillyrea media*, *Rhamnus alaternus*...) et des chaméphytes (*Genista scorpius*, *Lavandula latifolia*, *Rosmarinus officinalis*, *Thymus vulgaris*...) ; (3) la strate herbacée, avec par exemple l'aphyllanthe (*Aphyllanthes monspeliensis*), l'asphodèle (*Asphodelus ramosus*) ou le brachypode rameux (*Brachypodium retusum*). Le genre *Thymus* (Lamiaceae) comprend 214 espèces (Jalas, 1971) et se retrouve du Nord de l'Europe jusqu'en Afrique, avec une prépondérance sur le pourtour méditerranéen (Kosakowska et al., 2020). *Thymus vulgaris*, le thym commun, est un chaméphyte poussant principalement sur les sols calcaires de la région méditerranéenne en constituant des formations dites secondaires (Bertrand, 1966). Il n'est toutefois pas le seul thym à occuper ces milieux. D'autres espèces du groupe *T. serpyllum* (Thym serpolet) sont également présentes dans la région, mais elles sont généralement moins thermophiles que *T. vulgaris* (Jarić et al., 2015).

Comme un grand nombre d'autres espèces de Lamiacées, *T. vulgaris* possède des poils sécréteurs d'essences aromatiques (Werker, 1993). Ces arômes sont particulièrement appréciés en cuisine pour leurs goûts parfumés (Aubaile-Sallenave, 1996), mais ils sont également utilisés à des fins médicinales

(Boukhatem et al., 2014) ou agricoles (Ghomari et al., 2014). Les arômes sont des composés volatils issus de molécules hydrocarbonées (Fernandez et al., 2002). Ces molécules sont impliquées dans la protection des plantes face aux stress abiotiques (Edreva et al., 2007), notamment face au stress hydrique (Tátrai et al., 2016). Elles ont pour fonction la photoprotection, la protection contre l'oxydation et la stabilisation des structures (Edreva et al., 2007). Chez *T. vulgaris*, plusieurs types d'arômes peuvent être mis en évidence (Gouyon et al., 1986). Il existe donc des types chimiques (ou chémotypes) différents au sein de la même espèce. En région méditerranéenne, six chémotypes de thym sont répertoriés. Parmi eux, deux chémotypes phénoliques (carvacrol et thymol) et quatre chémotypes terpéniques (géraniol, α -terpinéol, thuyanol et linalol) sont recensés (Gouyon et al., 1986). Les chémotypes sont divergents du point de vue de leur structure moléculaire leur donnant une odeur et un goût différents (Linhart & Thompson, 1995). En effet, le thymol et le carvacrol sont des molécules cycliques et phénoliques (Kleinwaechter et al., 2015). Les chémotypes terpéniques sont acycliques et monoterpéniques (Vaičiulytė & Ložienė, 2015 ; Haluk, 2005). Parmi eux, le géraniol et le linalol sont composés d'une chaîne moléculaire droite (Haluk, 2005) (Annexe 1).

D'après Gouyon et al. (1986), ces variations chimiques seraient déterminées génétiquement chez le thym, donc héréditaires. Effectivement, la distribution des chémotypes serait définie par l'environnement et notamment par la composition des sols (Gouyon et al., 1986). Les composés phénoliques sont codés par des allèles récessifs alors que les chémotypes terpéniques le sont par des allèles dominants (Gouyon et al., 1986). Or, un caractère héréditaire présentant un polymorphisme peut être soumis à la sélection naturelle permettant une meilleure adaptation au milieu (Darwin, 1859). Par conséquent, les variations des proportions des chémotypes de *T. vulgaris*, dans le temps et l'espace, sont probablement déterminées par des pressions environnementales (Gouyon et al., 1986).

D'ailleurs, selon des études antérieures (Thompson, 2002 ; Thompson et al., 2013), les chémotypes phénoliques se retrouvent plus fréquemment à basse altitude et haute température et inversement pour la répartition des chémotypes terpéniques. De plus, parmi les composés phénoliques, le carvacrol est davantage présent que le thymol dans des zones où le climat y est très doux (Thompson, 2002 ; Thompson et al., 2013). En raison du changement climatique actuel, une hausse des températures ainsi qu'une diminution des précipitations sont attendues dans les prochaines années dans les zones subtropicales et notamment dans la région méditerranéenne (Dufresne & Royer, 2008). Ces changements pourraient donc avoir des répercussions sur l'expression des chémotypes chez *T. vulgaris*.

Afin d'anticiper la probable influence du changement climatique sur les populations de thym, nous nous intéressons à l'impact des paramètres abiotiques du milieu sur la fréquence des chémotypes de *T. vulgaris* dans la région méditerranéenne. Pour ce faire, nous testons la relation entre la fréquence des différents chémotypes et la hauteur des précipitations, la température et l'altitude par extension, dans plusieurs populations situées aux alentours de Montpellier. Nous nous attendons alors à observer des tendances similaires pour l'étude de la température et celle de l'altitude : plus l'altitude augmente, plus la température diminue. De plus, nous formulons l'hypothèse selon laquelle davantage de chémotypes à composés phénoliques seront observés à hautes températures et basses altitudes et inversement, davantage de chémotypes à composés terpéniques devraient être comptabilisés à basses températures et hautes altitudes. Parmi les composés phénoliques, le carvacrol devrait être présent en plus grande fréquence que le thymol à hautes températures et basses altitudes. Enfin, nous pensons que la hauteur des précipitations aura également un impact sur les populations de thym et notamment une influence négative sur les chémotypes phénoliques. Si une corrélation entre fréquence en chémotypes et facteurs environnementaux est mise en évidence, un

modèle prédictif pourra être établi. Ce modèle nous permettrait de prédire l'évolution de la répartition des chémotypes dans les prochaines années ainsi que d'anticiper les conséquences de ces futurs changements sur les populations de *T. vulgaris*.

MATERIEL ET METHODES

1- Matériel biologique et présentation des stations

Parmi les six chémotypes de *T. vulgaris* présents en région méditerranéenne, cinq ont été rencontrés et identifiés sur le terrain. Seuls ceux-ci ont donc été utilisés lors de cette étude. Il s'agit de deux chémotypes phénoliques (Phé) : le carvacrol (Ca) et le thymol (Ty), ainsi que trois chémotypes terpéniques (Ter) : le thuyanol (Th), le linalol (Li) et le géraniol (Ge). La détermination de ces chémotypes est détaillée par la suite.

La **Figure 1** situe géographiquement les 11 stations échantillonnées pour cette étude. La **Table 1** décrit les stations en précisant leurs coordonnées GPS et certaines de leurs caractéristiques environnementales fournies par Météo France via l'OSU OREME (<https://oreme.org/>).

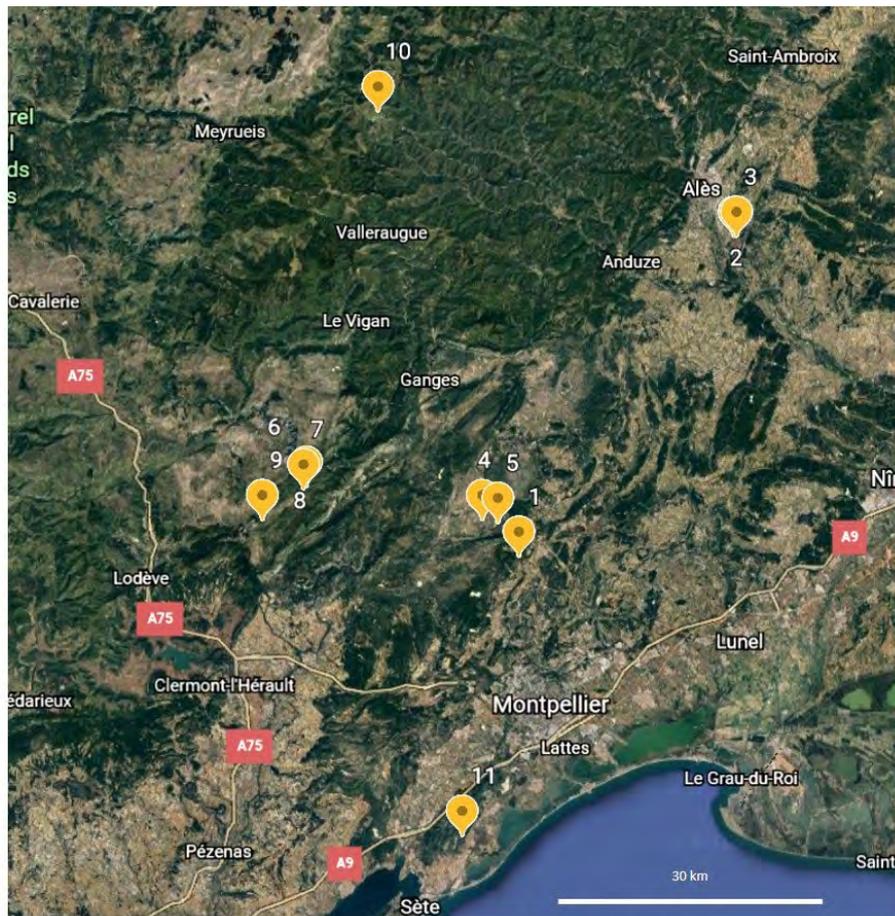
2- Méthode d'échantillonnage

Identification des chémotypes

Des odeurs de référence sont établies par l'ensemble du groupe puis elles sont utilisées pour identifier chaque chémotype. Ty est le chémotype de *T. vulgaris* le plus connu, nous l'avons donc classé comme odeur de référence. Ca a une odeur similaire au Ty mais plus forte et plus âcre. A l'inverse, Li est caractérisé par une odeur florale, boisée et savonneuse. Ensuite, le Th se définit par un parfum doux et résineux. Enfin, le Ge est un chémotype à l'odeur citronnée. Pour identifier les chémotypes des individus sur le terrain, un échantillon est récupéré sur l'individu à déterminer, puis il est écrasé dans la paume de la main pour y dégager les arômes. Une fois l'odeur dégagée et identifiée, l'échantillon est classé dans le chémotype correspondant. Tous les individus présents sur la surface obtenue

par l'aire minimale et identifiés par les 4 opérateurs de l'étude sont dénombrés pour

recenser les effectifs de chaque chémotype sur une station.



- | | |
|--|---------------------------------|
| 1. Saint-Jean-de-Cuculles | 7. Le Coulet 2 (Lavogne) |
| 2. St Hilaire 1 (La Rouquette) | 8. Ferrussac 1 (Dolmens) |
| 3. St Hilaire 2 (oliveraie abandonnée) | 9. Ferrussac 2 (Dolmens) |
| 4. Mas-de-Londres | 10. L'Abeuradou |
| 5. Col de Fambetou (Mas-de-Londres) | 11. Massif de la Gardiole (sud) |
| 6. Le Coulet 1 (Lavogne) | |

Figure 1. Situation géographique des 11 stations échantillonnées et utilisées pour cette étude

Méthode de l'aire minimale et comptage des différents chémotypes

La méthode de l'aire minimale (Guinochet, 1973) a pour objectif d'obtenir la proportion d'espèces présentes dans le couvert végétal. La méthode consiste à atteindre une surface où la proportion des espèces que l'on observe tend vers un équilibre, c'est-à-dire lorsque leurs fréquences relatives deviennent stables.

Cette démarche a été appliquée avec les chémotypes de *T. vulgaris*. Pour obtenir cette aire minimale, la méthode des quadrats peut être utilisée. Lors des périodes de terrain, les 27, 28 janvier et 28 février 2021, les quadrats ont été placés de façon systématique sur un peuplement de *T. vulgaris*, pour dénombrer les différents chémotypes sur les lieux de l'expérience. Les aires de quadrat

commencent à 1 m² et sont doublées à la fin de chaque échantillonnage (Fig. 2). Toutefois, par erreur, les aires de quadrat n'ont pas été doublées correctement sur les stations de Mas-de-Londres et du Col de Fambetou. Nous avons choisi de garder les données

correspondant aux dernières surfaces doublées de ces stations puisqu'une stabilisation a été observée avec les proportions des chénotypes aux dernières surfaces (non-doublées) mesurées.

Table 1. Présentation des stations échantillonnées et de leurs caractéristiques. T correspond à la température moyenne annuelle en °C, S correspond à la surface totale de la station et P correspond à la précipitation moyenne annuelle en mm. Les données climatiques ont été fournies par Météo France via l'OSU OREME (<https://oreme.org/>). Les opérateurs sont : BIG, Bigel et al. ; JFT, J.-F. Terral.

Stations	Codes	Opérateur	Coordonnées GPS	S (m ²)	T (°C)	P (mm)	Altitude (m)
Gardiole (sud)	1	BIG	43°28'33,2"N 03°45'34,1"E	64	14,69	705	70
St-Jean-de-Cuculles	2	BIG	43°45'18,1"N 03°50'06,7"E	128	13,3	744	124
St Hilaire 2 (oliveraie abandonnée)	3	JFT	44°04'31,8"N 04°08'02,7"E	64	13,3	868,2	152
St Hilaire 1 (La Rouquette)	4	JFT	44°04'31,4"N 04°07'50,7"E	32	13,3	744	164
Mas-de-Londres	5	BIG	43°47'29,0"N 03°47'04,9"E	24	12,8	736	193
Col de Fambetou (Mas de Londres)	6	BIG	43°47'19,1"N 03°48'22,3"E	12	12,8	736	246
Le Coulet 1 (Lavogne)	7	BIG	43°49'24,4"N 03°32'34,8"E	64	11,4	766	552
Le Coulet 2 (Lavogne)	8	JFT	43°49'15,3"N 03°32'20,4"E	64	11,4	766	564
Ferrussac 1 (Dolmens)	9	BIG	43°47'23,7"N 03°28'59,7"E	64	11,4	766	623
Ferrussac 2 (Dolmens)	10	JFT	43°47'24,0"N 03°28'59,1"E	32	11,4	766	625
L'Abeuradou	11	JFT	44°11'53,0"N 03°38'16,0"E	128	10,1	770	989

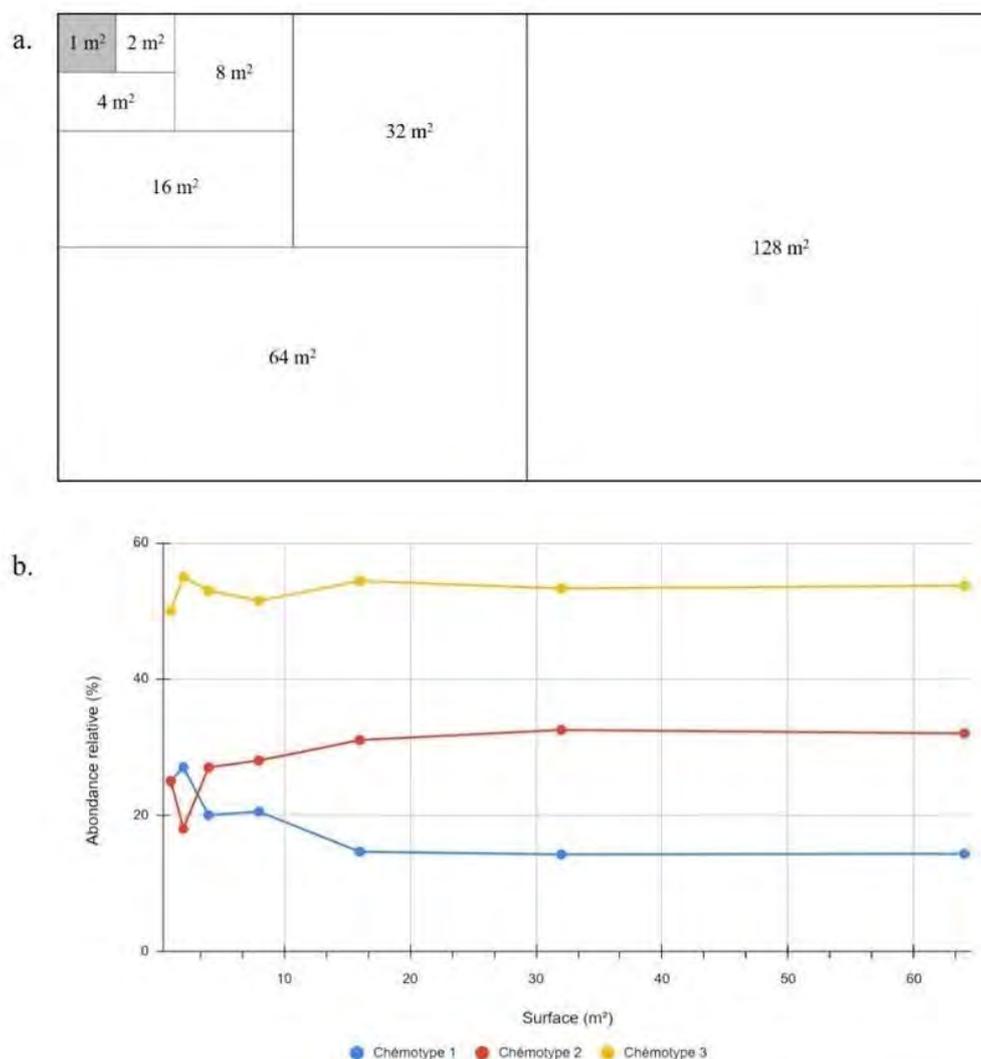


Figure 2. Représentation de la méthode des carrés emboîtés utilisée pour déterminer l'aire minimale d'étude (a) et représentation théorique des variations de l'abondance relative des différents types chimiques associée à l'augmentation de la surface échantillonnée (b), d'après la méthode de l'aire minimale (Guinochet, 1973).

3- Utilisation des données de terrain

Les données de toutes les stations présentées précédemment ont été utilisées dans l'étude. Cependant, l'échantillonnage à la station Saint-Jean-de-Cuculles est erroné à partir de 64 m² : nous avons dû être aidés par un groupe de personnes n'ayant pas eu la sensibilisation aux différentes odeurs contrairement à nous. Par ailleurs, les deux chémotypes présents majoritairement sur ce site étaient le thymol et le carvacrol, les deux composés phénoliques particulièrement difficiles à différencier. Afin de limiter les erreurs, nous avons choisi de prendre comme

aire minimale 64 m² pour l'étude de corrélation du carvacrol et du thymol. Pour les corrélations étudiant l'abondance relative des individus terpéniques et phénoliques en fonction des paramètres abiotiques, nous avons choisi de garder l'ensemble des données de cette station, les chémotypes présents étant composés seulement de chémotypes phénoliques.

4- Analyses statistiques

Pour chaque site échantillonné, la fréquence relative des chémotypes a été calculée en divisant l'effectif recensé d'un chémotype par

rapport à l'effectif total d'individus de la station. Les fréquences relatives exprimées en pourcentage ont été utilisées pour l'analyse des données.

Ensuite, le test de Pearson a été effectué entre la fréquence des différents chémotypes ou familles de chémotypes (Phé et Ter) et les trois paramètres environnementaux testés : la température moyenne annuelle (MAT, °C), l'altitude et les précipitations moyennes annuelles (P, mm).

Le test de Pearson est un indice reflétant une relation linéaire entre deux variables continues (Dress, 2007). Ce coefficient de corrélation (r) varie entre -1 et +1, 0 étant une relation nulle ne correspondant à aucune corrélation entre les variables (Dress, 2007). Un r négatif indique une corrélation inverse entre les deux variables (Plackett, 1983). La formule utilisée pour le test est :

$$r = \frac{\sum_{i=1}^n (X_i - \underline{X})(Y_i - \underline{Y})}{\sqrt{\sum_{i=1}^n (X_i - \underline{X})^2} \sqrt{\sum_{i=1}^n (Y_i - \underline{Y})^2}}$$

avec X_i , donnée brute relevée de la première variable ; \underline{X} , moyenne des X_i ; Y_i , données brutes de la deuxième variable ; \underline{Y} , moyenne des Y_i ; n , nombre de mesures effectuées.

La p -Value est calculée pour chaque coefficient de Pearson en utilisant leur degré de liberté (DDL). Si celle-ci est inférieure à 0,05, la corrélation testée est significative.

Le cas échéant, pour établir des modèles prédictifs, un modèle linéaire a été utilisé puisque la distribution de nos données a affiché une tendance linéaire par rapport aux variations des paramètres environnementaux. Un modèle linéaire est un modèle de type fonction affine. Il se base sur une variable y , ici l'abondance des chémotypes, en fonction d'une variable x associée, dans notre étude, à un paramètre environnemental : $y = ax + b$. De ce fait, si une corrélation linéaire est avérée par le test de Pearson, alors la construction d'un modèle prédictible fiable des paramètres environnementaux (variable y) en fonction de l'abondance des chémotypes (variable x) peut être réalisée. Ces modèles permettront de prédire la répartition spatiale

des chémotypes de *T. vulgaris* selon les paramètres abiotiques du milieu actuels et futurs. Une station dont les données n'ont pas été utilisées dans les tests de corrélation a été juxtaposée au modèle afin d'en tester sa fiabilité.

RESULTATS

1- Abondances et fréquences relatives observées

Sur l'ensemble de nos stations, 1712 individus ont été échantillonnés et affiliés à un chémotype sur la base de l'odeur qu'ils dégagent. Les Phé sont trois fois plus abondants que les Ter (75,7 % de présence contre 24,3 %) et sont présents en majorité en dessous de 600 m d'altitude. Les Ter ont une abondance croissante à partir de cette altitude jusqu'à être majoritaires dans les stations les plus hautes en altitude. Parmi les composés phénoliques, les chémotypes Ty et Ca représentent respectivement 56,3 % et 43,7 % des observations. Au sein des Ter, le chémotype Ge (64,7 %) est plus abondant que le Li (22,8 %) et le Th (12,5 %), très peu rencontrés. Les chémotypes Phé sont exclusivement présents sur 40 % des stations échantillonnées (Table 2).

2- Corrélation entre l'abondance relative des chémotypes et les facteurs environnementaux

Grâce au test de corrélation de Pearson, des différences significatives entre les variations de l'abondance des chémotypes et l'altitude ainsi que la température ont été avérées. Ce n'est pas le cas avec les précipitations (Table 3). L'abondance de Th et de Li sont les seules n'indiquant aucune corrélation significative avec les paramètres environnementaux. L'abondance des Phé est corrélée positivement avec la température ($r = 0,854$, $p = 0,001$) et négativement avec l'altitude ($r = -0,906$, $p < 0,001$). En ce qui concerne l'abondance des chémotypes Ter, des corrélations négatives avec la température et positive avec l'altitude sont observées. Parmi les phénoliques, l'abondance en Ca est

corrélée négativement avec l'altitude ($r = -0,699$, p -values = 0,017) et l'abondance du chémotype Ty est corrélée positivement avec ce paramètre ($r = 0,699$, $p = 0,017$). Au sein

des Ter, le pourcentage en Ge est le seul à être corrélé de manière significative avec la température ($r = 0,815$, $p = 0,002$) et l'altitude ($r = 0,815$, $p = 0,002$) (**Table 3**).

Table 2. Résumés statistiques de l'abondance des chémotypes observés sur chacune des stations. Eff correspond au nombre d'individus au total échantillonnés sur une station et Pct correspond aux pourcentages observés des chémotypes sur une station. Un réplicat de la station 1 a été réalisé justifiant ainsi les valeurs arrondies observées pour les effectifs.

Stations	Phénolique		Terpénique		Carvacrol		Thymol		Geraniol		Thuyanol		Linalol	
	Eff	Pct (%)	Eff	Pct (%)	Eff	Pct (%)	Eff	Pct (%)	Eff	Pct (%)	Eff	Pct (%)	Eff	Pct (%)
	1	128	100	0	0	29,5	23,05	98,5	76,95	0	0	0	0	0
2	389	100	0	0	213	54,76	176	45,24	0	0	0	0	0	0
3	141	85,98	23	14,02	71	50,35	70	49,65	7	30,43	4	17,39	12	52,17
4	111	86,05	18	13,95	48	43,24	63	56,76	1	5,56	4	22,22	13	72,22
5	49	100	0	0	33	67,35	16	32,65	0	0	0	0	0	0
6	121	100	0	0	73	60,33	48	39,67	0	0	0	0	0	0
7	61	81,33	14	18,67	17	27,87	44	72,13	2	14,29	4	28,57	8	57,14
8	103	81,1	24	18,9	41	39,81	62	60,19	18	75	3	12,5	3	12,5
9	41	64,06	23	35,94	7	17,07	34	82,93	21	91,3	2	8,7	0	0
10	91	48,15	98	51,85	30	32,97	61	67,03	57	58,16	0	0	41	41,84
11	61	22,02	216	77,98	4	6,56	57	93,44	163	75,46	35	16,2	18	8,33
Total	1296	75,70	416	24,30	566,5	43,71	729,5	56,29	269	64,66	52	12,5	95	22,84

*Table 3. Matrice de la corrélation de Pearson entre les pourcentages des différents chémotypes de Thymus vulgaris et trois paramètres environnementaux : les précipitations moyennes annuelles (MAP, mm), les températures moyennes annuelles (MAT, °C) et l'altitude (m). Les corrélations notées en gras sont significatives à un niveau de signification $\alpha=0,05$ **

Variables	MAP (mm)	MAT (°C)	Altitude (m)
% phénoliques	0,056	0,854	-0,906
% terpéniques	-0,056	-0,854	0,906
% Carvacrol	0,241	0,594	-0,699
% Thymol	-0,241	-0,594	0,699
% Geraniol	-0,098	-0,813	0,815
% Thuyanol	0,378	-0,419	0,301
% Linalol	0,529	-0,11	-0,034

3- Modélisation de l'abondance des chémotypes en fonction des paramètres environnementaux et modèles prédictifs

Les corrélations significatives de la fréquence relative des Phé (et donc des Ter) en fonction de l'altitude et de la température permettent la réalisation de modèles prédictifs. Les régressions linéaires de l'abondance des chémotypes Ter et Phé par rapport aux paramètres climatiques (altitude et température) suivent un modèle très homogène, la grande majorité des échantillonnages étant situés dans le modèle prédit (intervalle de confiance à 95 %) (Figs. 3 et 4). Ainsi, une abondance plus importante des chémotypes Phé (Ca et Ty) à basse altitude et à des températures annuelles plus chaudes est observée. A l'inverse, une abondance plus importante des chémotypes terpéniques est retrouvée en haute altitude et à des températures annuelles plus froides (Figs. 3 et 4).

Pour tester la fiabilité des modèles établis, les données d'une nouvelle station (Le Puech, Lodève), non intégrées pour établir le modèle, ont été utilisées. Les données relatives à cette station sont les suivantes : MAT = 12,7 °C ; Altitude = 163 m ; Pourcentage phénoliques = 84,05 % et Pourcentage terpéniques = 15,95 %. Sur le modèle prédictif comprenant le facteur température (Fig. 4), la température prédit une abondance attendue très similaire à l'abondance des chémotypes observés puisqu'une superposition des paramètres de la station par rapport au modèle prédictif est visible. De même, pour le modèle avec l'altitude (Fig. 3), l'altitude correspondant à la station prédit une abondance légèrement plus importante des chémotypes phénoliques par rapport à ce qui a été observé. La distribution des chémotypes observés de cette station concorde avec les prédictions de nos modèles puisque les données sont situées dans les intervalles de confiance.

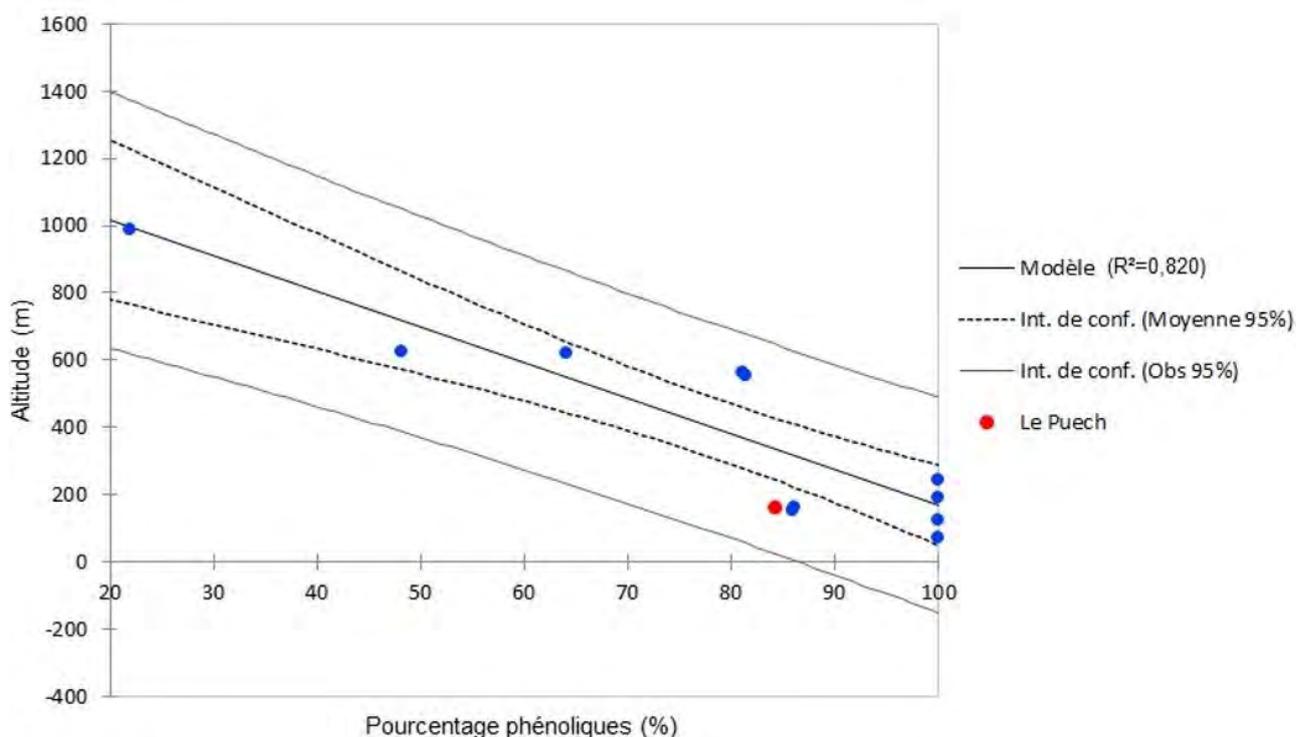


Figure 3. Modèle de l'altitude en fonction de l'abondance des chémotypes phénoliques (Ca et Ty) prédit. Les points bleus représentent les stations échantillonnées. Le point rouge représente une station juxtaposée au modèle et dont l'abondance et l'altitude sont connues (station Le Puech, Lodève).

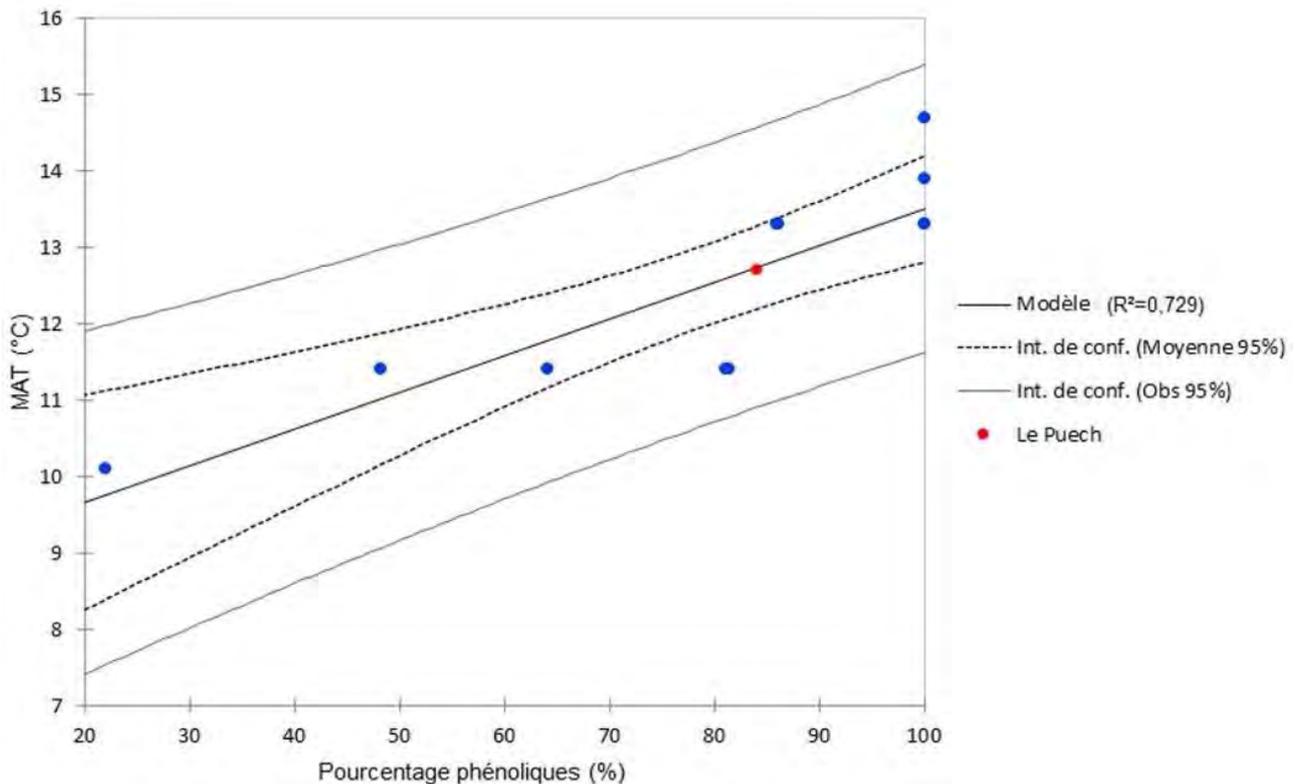


Figure 4. Modèle de la température en fonction de l'abondance des chémotypes phénoliques (Ca et Ty) prédits. Les points bleus représentent les stations échantillonnées. Le point rouge représente une station juxtaposée au modèle et dont l'abondance et l'altitude sont connues (station Le Puech, Lodève).

DISCUSSION

D'après les résultats obtenus, la distribution des chémotypes phénoliques et terpéniques semblent liées à la température moyenne annuelle et à l'altitude du milieu. L'altitude et la température sont deux paramètres abiotiques étroitement liés, suivant une relation linéaire (Du et al., 2017). Nous pouvons déduire que la température semble avoir une incidence directe sur la sélection des chémotypes alors que celle de l'altitude est indirecte. Les individus phénoliques seraient davantage sélectionnés à des températures moyennes annuelles supérieures à 11°C environ et à des altitudes inférieures à 700 m pour leur résistance aux fortes chaleurs et à la sécheresse. A l'inverse, les individus terpéniques observés à des températures plus faibles seraient sélectionnés pour leur capacité

à résister aux périodes de froids hivernaux.

Selon des études antérieures, chez *T. vulgaris*, les types chimiques phénoliques sont davantage présents sur des sols calcaires peu profonds et à des altitudes inférieures à 400 m où le climat est doux (Thompson, 2002). De plus, il existe une corrélation positive entre la diminution de la fréquence des gelées et l'abondance des chémotypes phénoliques (Thompson, 2002 ; Thompson et al., 2013). Il est également montré que les composés terpéniques sont davantage présents sur des sols relativement profonds et humides où les températures peuvent descendre jusqu'à -10 °C, à plus de 400 m d'altitude ou au niveau de zones de dépressions localisées comme dans le bassin de Saint-Martin-de-Londres (Thompson, 2002 ; Thompson et al., 2013). Amiot et al. (2005) ont d'ailleurs mis en

évidence la tolérance de ces chémotypes face aux périodes de gel. Les résultats de notre étude ont tendance à converger avec ceux des études antérieures.

Parmi les composés phénoliques, la répartition des chémotypes thymol et carvacrol serait également influencée par l'altitude. Le thymol serait davantage sélectionné à des altitudes supérieures à 250 m car il permettrait une résistance plus importante face au froid. Au contraire, le carvacrol permettrait une meilleure survie des individus lors des étés chauds mais ceux-ci seraient plus sensibles aux environnements frais. Ces résultats vont dans le même sens que certaines études dans lesquelles il est décrit que le carvacrol est plus fréquent que le thymol dans les zones où le climat est relativement chaud, à basse altitude (Thompson, 2002 ; Thompson et al., 2013). Cependant cette corrélation significative avec l'altitude n'est pas observée avec le paramètre température. Or, ces deux conditions environnementales sont liées entre elles (Du et al., 2017). Ce résultat pourrait s'expliquer par des erreurs d'identification des chémotypes, le thymol et le carvacrol ayant des fragrances très proches. Il est également probable que les températures utilisées ne soient pas représentatives de la zone échantillonnée.

Parmi les trois chémotypes terpéniques, le chémotype géraniol, dont la répartition est influencée par l'altitude et la température, est représentatif du groupe des terpéniques car il s'agit du chémotype terpénique retrouvé en plus grande abondance. Aucune corrélation n'a été avérée entre les chémotypes thuyanol et linalol et les paramètres abiotiques. Leurs fréquences relativement faibles sur les stations peuvent expliquer ce résultat. Des stations situées à plus haute altitude auraient peut-être permis de mettre en évidence plus de corrélations significatives entre nos variables.

La distribution des chémotypes phénoliques et terpéniques n'est pas influencée par la hauteur des précipitations moyennes annuelles. Ce facteur abiotique n'interviendrait donc pas dans le processus de sélection naturelle des

types chimiques. Nous pouvons alors supposer qu'il n'influence pas la valeur sélective (fitness) des différents chémotypes. Selon Gouyon et al. (1986), la hauteur des précipitations pourrait avoir un impact sur le niveau d'humidité du milieu. Celui-ci aurait une influence indirecte sur la répartition des chémotypes en changeant les propriétés du sol ou encore en modifiant les pressions de prédation ou de compétition.

Nos modèles permettent de prédire l'abondance de nos chémotypes en fonction des paramètres climatiques. Dans un contexte de réchauffement climatique (Dufresne & Royer, 2008), les prédictions des températures annuelles moyennes de la surface du globe affichent une augmentation de 3 à 5°C pour 2100 (<https://meteofrance.com>). La prise en compte de ces prédictions permet de visualiser l'évolution des proportions de chémotypes au cours de ces prochaines années. Les chémotypes terpéniques ne semblent pas être favorisés par ces changements climatiques futurs et une forte diminution des proportions risque d'être observée au cours du temps. De nombreux problèmes pourraient apparaître au sein des populations de *T. vulgaris* tels que la perte de diversité génétique. Depuis ces dernières années, les populations de thym à chémotypes phénoliques ont tendance à s'étendre davantage en altitude (Thompson et al., 2013) certainement influencés par l'augmentation moyenne des températures, ce qui est en accord avec les modèles prévisionnels. La station Le Puech révèle une forte concordance entre les proportions de chémotypes attendus par nos modèles et les proportions de chémotypes observés. Nos modèles prédictifs sont donc en accord avec la représentation des données à cette station mais l'utilisation de stations supplémentaires est nécessaire pour renforcer leur fiabilité.

L'étude présente néanmoins des imperfections et des limites. L'utilisation des températures et des précipitations moyennes annuelles ne sont pas suffisamment représentatives du milieu. Des écarts entre les valeurs réelles de ces paramètres et les moyennes annuelles sont constatés entre les saisons et d'une année à

l'autre (Fumière, 2019). La prise en compte des périodes de fortes chaleurs et de précipitations est nécessaire pour améliorer la précision des résultats obtenus lors de cette étude. Les variations de ces facteurs pourraient avoir des conséquences sur la répartition des populations de *T. vulgaris*.

Par ailleurs, l'identification des chémotypes par olfaction est source d'erreurs. L'élaboration d'un protocole, tel qu'un test à l'aveugle, pour tester la fiabilité de nos sens avant l'identification des chémotypes aurait permis de connaître le risque d'erreur de notre méthode. Nous avons en particulier souvent eu des doutes sur l'identification du carvacrol et du thymol sur le terrain, leurs fragrances étant très proches (Kleinwaechter et al., 2014). Par ailleurs, nous étions quatre personnes à effectuer ce travail, or chacun a une sensibilité différente. Cette sensibilité pouvait également varier d'un jour à l'autre ou encore d'un moment à un autre de la journée. Afin de pallier ces imprécisions, il aurait fallu un moyen de détermination des chémotypes plus sûr et objectif comme l'utilisation d'un nez électronique (Vouillamoz et al., 2009).

Nous avons également fait une erreur d'échantillonnage sur deux stations, en ne doublant pas l'aire d'échantillonnage. Cette erreur ne devrait cependant pas impacter nos données car les analyses statistiques ont été effectuées sur les pourcentages de l'aire minimale. Les fréquences relatives s'étant stabilisées, le biais devrait être négligeable.

Finalement, les modèles prédictifs réalisés ont leurs limites : l'altitude et la température ne sont pas les seuls facteurs abiotiques à influencer les chémotypes. D'autres facteurs comme le cortège végétal, la dégradation du milieu ou encore l'herbivorie peuvent avoir un impact sur les types chimiques présents. En effet, les préférences alimentaires des différents chémotypes de *T. vulgaris* sont variables selon les espèces. Par exemple les sauterelles *Leptophyes punctitatum* consomment davantage du thym à thymol et les limaces *Deroceras reticulatum* consomment davantage des thym à chémotype terpénique (géraniol et terpinéol)

(Linhart et al., 1999). Cette étude met donc en relief des variations interspécifiques dans l'herbivorie de *T. vulgaris*, ce qui favoriserait un maintien de l'hétérogénéité et du polymorphisme des chémotypes (Linhart et al., 1999).

Comme tout modèle prédictif, les modèles réalisés possèdent des intervalles de confiance : au-delà d'une certaine altitude, seuls des chémotypes terpéniques devraient être identifiés et, à l'inverse, en dessous d'un certain seuil altitudinal, seuls des chémotypes phénoliques devraient être présents. Ce même raisonnement peut s'appliquer au gradient de température (Du et al., 2017). Par conséquent, le modèle de régression linéaire ne peut être utilisé que dans un intervalle précis de données.

CONCLUSION

Dans cette étude, il a été mis en évidence que la température et, par extension, l'altitude ont un impact sur la répartition des chémotypes de *T. vulgaris*. Les chémotypes phénoliques sont plus adaptés aux milieux où la température est élevée et, à l'inverse, les chémotypes terpéniques sont mieux adaptés aux milieux où la température est faible. Les populations de *T. vulgaris* sont donc impactées par le changement climatique actuel. Dans les prochaines années, avec l'augmentation de la température de l'air (Dufresne & Royer, 2008), les individus terpéniques se retrouveront à des altitudes plus hautes avec une probable disparition de leur présence en plaine. Les composés phénoliques seront certainement les chémotypes majoritaires dans l'ensemble des populations de *T. vulgaris*.

A l'avenir, il serait intéressant d'augmenter le nombre de stations, pour affiner les modèles analytiques initiaux. La continuité de cette étude pourrait se faire en affinant les analyses entre l'abondance des chémotypes et les paramètres abiotiques du milieu. Pour cela, effectuer des analyses sur les 3 mois les plus chauds ou les plus froids de l'année pourrait établir une meilleure représentation des variations des populations de *T. vulgaris*. Ces données permettraient d'évaluer les seuils

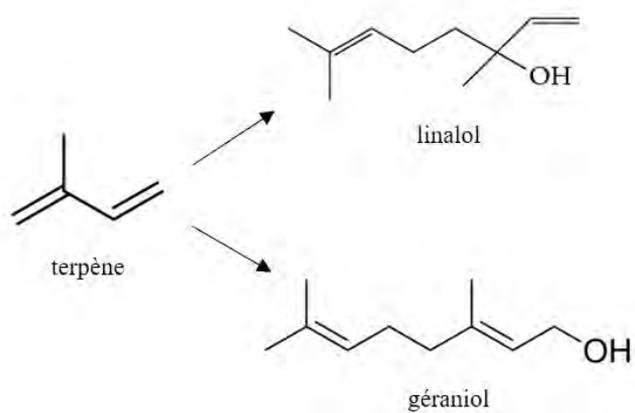
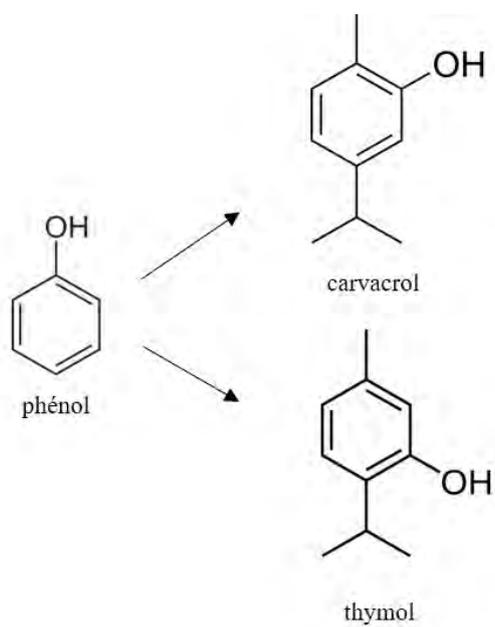
altitudinaux et de températures pour lesquels les proportions de chémotypes phénoliques ou terpéniques auraient atteint un équilibre avec l'exclusion d'un des deux groupes.

REFERENCES

- Amiot J., Salmon Y., Collin C. & Thompson J. (2005). Differential resistance to freezing and spatial distribution in a chemically polymorphic plant *Thymus vulgaris*. *Ecology Letters*, 8(4) : 370-377.
- Aubaile-Sallenave F. (1996). La Méditerranée, une cuisine, des cuisines. *Social Science Information*, 35(1) : 139-194.
- Bertrand G. (1966). Pour une étude géographique de la végétation. *Revue géographique des Pyrénées et du Sud-Ouest*, 37(2) : 129-144.
- Boukhatem M.N., Ferhat M.A., Kameli A., Saidi F., Taibil H. & Djamel T. (2014). Valorisation de l'essence aromatique du Thym (*Thymus vulgaris* L.) en aromathérapie anti-infectieuse. *International Journal of Innovation and Applied Studies*, 8(4) : 1418-1431.
- Cervera T., Pino J., Marull J., Padró R. & Tello E. (2019). Understanding the long-term dynamics of forest transition: From deforestation to afforestation in a Mediterranean landscape (Catalonia, 1868–2005). *Land Use Policy*, 80 : 318-331.
- Cramer W. (2018). Chapter 4. Impacts on terrestrial biodiversity and ecosystems. In : J.-P. Moatti, & S. Thiébaud (éds.), *The Mediterranean Region under Climate Change. A Scientific Update: Abridged English/French Version*. IRD Editions, Marseille, pp. 57-60.
- Darwin C. (1859). *L'origine des espèces au moyen de la sélection naturelle ou La lutte pour l'existence dans la nature*. Traduit de l'Anglais par Edmond Barbier sur l'édition anglaise définitive, Alfred Coste (eds.), Paris, 604 p.
- Douguedroit A. & Zimina R.P. (1987). Le climat méditerranéen en France et en U.R.S.S. *Méditerranée*, 61(2) : 75-84.
- Dress F. (2007). *Les probabilités et la statistique de A à Z : 500 définitions, formules et tests d'hypothèse*. Dunod, Paris, 208 p.
- Du M., Liu J., Zhang X., Li Y. & Tang Y. (2017). Spatial distributions of surface-air-temperature on the Tibetan Plateau and its recent changes. *International journal of energy and environment*, 11 : 88-93.
- Ducrocq V. (2018). Chapter 2. Climate change in the Mediterranean region. In : J.-P. Moatti, & S. Thiébaud (éds.), *The Mediterranean Region under Climate Change. A Scientific Update: Abridged English/French Version*. IRD Editions, Marseille, pp. 35-36.
- Dufresne J.-L. & Royer J.-F. (2008). Simulation de l'évolution du climat aux échelles globales et régionales. *La Houille Blanche*, 94(2) : 33-37.
- Edreva A., Velikova V., Tsonev T., Dagnon S., Gürel A., Aktas L. & Gesheva E. (2007). Stress-protective role of secondary metabolites: diversity of functions and mechanisms. *General and Applied Plant Physiology*, 34 : 67-78.
- Fernandez X., Kerverdo S. & Duñach E. (2002). Les hétérocycles dans la chimie des arômes. *L'actualité chimique*, 256 : 4-14.
- Fumière Q. (2019). *Impact du changement climatique sur les précipitations extrêmes dans le Sud-Est de la France : apport des modèles résolvant la convection profonde*. Thèse de Doctorat, Université Toulouse-3 Paul Sabatier, 138 p.
- Ghomari F.N., Kouache B., Arous A. & Cherchali S. (2014). Effet de traitement par fumigation du thym (*Thymus vulgaris*) sur le *Varroa destructor* agent de la varroase des abeilles. *Nature & Technologie, B- Sciences Agronomiques et Biologiques*, 10 : 34-38.
- Gouyon P.-H., Vernet P., Guillerm J.-L. & Valdeyron G. (1986). Polymorphisms and Environment: The Adaptive Value of the Oil Polymorphisms in *Thymus vulgaris* L. *Heredity*, 57(1) : 59-66.
- Guinochet M. (1973). *Phytosociologie*. Edition Masson, Paris, 227 p.
- Haluk J.-P. (2005). Les arbres à parfums. *Bulletin de l'Académie Lorraine des Sciences*, 44 : 3-36.

- Jalas J. (1971). Notes on *Thymus* L. (Labiatae) in Europe. I. Supraspecific classification and nomenclature. *Botanical Journal of Linnean Society*, 64(2) : 199-235.
- Jarić S., Mitrović M. & Pavlović P. (2015). Review of Ethnobotanical, Phytochemical, and Pharmacological Study of *Thymus serpyllum* L. *Evidence-Based Complementary and Alternative Medicine*, 2015 : 101978.
- Kleinwaechter M., Paulsen J., Bloem E., Schnug E. & Selmar D. (2015). Moderate drought and signal transducer induced biosynthesis of relevant secondary metabolites in thyme (*Thymus vulgaris*), greater celandine (*Chelidonium majus*) and parsley (*Petroselinum crispum*). *Industrial Crops and Products*, 64 : 158-166.
- Kosakowska O., Bączek K., Przybył J.L., Pawełczak A., Rolewska K. & Węglarz Z. (2020). Morphological and Chemical Traits as Quality Determinants of Common Thyme (*Thymus vulgaris* L.), on the Example of 'Standard Winter' Cultivar. *Agronomy*, 10(6) : 909-924.
- Lang M. (2019). *Caractérisation de l'hétérogénéité spatiale de milieux naturels à partir d'imagerie optique très haute résolution spatiale : cas d'application aux milieux méditerranéens de garrigue*. Thèse de Doctorat, AgroParisTech, 312 p.
- Linhart Y.B., Chaouni-Benabdallah L., Parry J.-M. & Thompson J. (1999). Selective herbivory of thyme chemotypes by a mollusk and a grasshopper. *Ecologia Mediterranea*, 25(2) : 147-151.
- Linhart Y.B. & Thompson J. (1995). Terpene-based selective herbivory by *Helix aspersa* (Mollusca) on *Thymus vulgaris* (Labiatae). *Oecologia*, 102(1) : 126-132.
- Plackett R.L. (1983). Karl Pearson and the Chi-Squared Test. *International Statistical Review*, 51(1) : 59-72.
- Seager R., Osborn T.J., Kushnir Y., Simpson I.R., Nakamura J. & Liu H. (2019). Climate Variability and Change of Mediterranean-Type Climates. *Journal of Climate*, 32(10) : 2887-2915.
- Tátrai Z.A., Sanoubar R., Pluhár Z., Mancarella S., Orsini F. & Gianquinto G. (2016). Morphological and Physiological Plant Responses to Drought Stress in *Thymus citriodorus*. *International Journal of Agronomy*, 2016 : 4165750.
- The Angiosperm Phylogeny Group (2016). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 181 : 1-20.
- Thompson J. (2002). Population structure and the spatial dynamics of genetic polymorphism in thyme. In: E. Stahl-Biskup & F. Saez (éds.), *Thyme: The Genus Thymus*. Taylor and Francis, London and New York, pp. 44-74.
- Thompson J., Gauthier P., Amiot J., Ehlers B.K., Collin C., Fossat J., Barrios V., Arnaud-Miramont F., Keefover-Ring K. & Linhart Y.B. (2007). Ongoing Adaptation to Mediterranean Climate Extremes in a Chemically Polymorphic Plant. *Ecological Monographs*, 77 (3) : 421-439.
- Thompson J., Charpentier A., Bouguet G., Charmasson F., Roset S., Buatois B., Vernet P. & Gouyon P.-H. (2013). Evolution of a Genetic Polymorphism with Climate Change in a Mediterranean Landscape. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110 (8) : 2893-2897.
- Vaičiulytė V. & Ložienė K. (2015). Metabolomic analysis and effects of meteorological factors on phenolic and non-phenolic chemotypes of *Thymus pulegioides* L. cultured in the same locality. *Industrial Crops and Products*, 77 : 494-498.
- Vouillamoz J.F., Schaller M., Carron C.-A. & Bozzi-Nising A. (2009). Discrimination des chémotypes de thym vulgaire avec le 'nez électronique' SMart Nose®. *Revue Suisse de Viticulture, Arboriculture, Horticulture*, 41(6) : 345-348.
- Werker E. (1993). Function of essential oil-secreting glandular hairs in aromatic plants of Lamiaceae: a review. *Flavour and Fragrance Journal*, 8(5) : 249-255.

ANNEXE 1. Formules topologiques de deux chémotypes phénoliques et deux chémotypes terpéniques (d'après Haluk, 2005 ; Kleinwaechter et al., 2015).



VARIATION DE LA MORPHOLOGIE FOLIAIRE DU COMPLEXE *PHILLYREA LATIFOLIA-MEDIA* AU REGARD DE PARAMETRES ECOLOGIQUES

Enora Blas-Guillemet ¹, Thomas Bonnacasa ², Léo Deveaux ³

Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier (UMR 5554)

Université de Montpellier, Place Eugène Bataillon, CC065, 34095 Montpellier cedex 05, France

¹ enora.blasguillemet@gmail.com, ² thomas.bonnacasa@gmail.com,

³ leo.deveaux@hotmail.fr

Encadrement : Vincent Girard, Jean-Frédéric Terral

Citation : Blas-Guillemet E., Bonnacasa T. & Deveaux L. (2021). Variation de la morphologie foliaire du complexe *Phillyrea latifolia-media* au regard de paramètres écologiques. *Orpalm Synthesis*, 14 (2) : 81-93.

Résumé : Cette étude compare la morphologie foliaire de différents individus de filaire (*Phillyrea latifolia* et *P. media*), collectés aux alentours du Pic Saint-Loup (Hérault). Elle a pour but de déterminer s'il existe une corrélation entre la morphologie des feuilles, l'environnement écologique ainsi que le climat et ainsi de déterminer si l'espèce est un bon indicateur de ces paramètres. Nos résultats semblent montrer qu'il n'y a pas de relations établies entre la morphologie des feuilles échantillonnées et le climat. Il serait intéressant de réaliser cette étude sur une répartition géographique plus large.

Mots clés : climat, plasticité, morphométrie foliaire, altitude

Abstract: *Variation in leaf morphology of the complex Phillyrea latifolia-media according to ecological parameters.* This study compares the foliar morphology of different individuals of the *Phillyrea latifolia* and *P. media*, collected around the Pic Saint-Loup (Hérault). Its purpose is to determine if there is a correlation between leaf morphology, ecological environment, and climate; and whether the species is a good indicator of these parameters. Our results suggest that there are no established connections between the morphology of the sampled leaves and climate. It would be interesting to carry out this study on a wider geographical distribution.

Keywords: climate, plasticity, leaf morphometry, altitude

Les plantes n'ont pas la capacité des animaux de migrer dans des lieux plus favorables quand les conditions climatiques se dégradent. Elles doivent trouver des moyens d'adaptation pour supporter ces changements climatiques. Un de ces moyens peut être de modifier la morphologie des feuilles suivant le climat.

D'après l'inventaire national du patrimoine naturel (INPN, <https://inpn.mnhn.fr>), le genre

Phillyrea comporte en France 3 espèces : le filaire à feuilles larges (*P. latifolia*), le filaire à feuilles étroites (*P. angustifolia*) et le filaire intermédiaire (*P. media*). Ces arbustes, de l'ordre des Lamiales et de la famille des Oleaceae, sont principalement présents sur les côtes méditerranéennes et en Corse. Le filaire à feuilles larges et le filaire intermédiaire sont difficiles à distinguer sur le terrain (Vassiliadis, 1999 ; Benmaissa & Stambouli-Meziane, 2021) : les critères donnés par *Flora*

Gallica (Tison & De Foucault 2014) sont les feuilles des rejets à base subcordée (*P. latifolia*) ou arrondie (*P. media*) et l'apex du fruit ombiliqué (*P. latifolia*) ou apiculé (*P. media*). Bien que *P. media* ait souvent été considéré comme une forme hybride entre *P. latifolia* et *P. angustifolia* (par exemple, Deplanque, 1994 in Vassiliadis, 1999), il est maintenant accepté comme une espèce bien distincte (Tison & De Foucault 2014). La distinction entre *P. latifolia* et *P. media* n'ayant pas été faite durant notre étude, nous considérerons ci-après le complexe *P. latifolia-media*.

Ces deux espèces vivent dans des endroits chauds et secs de type garrigue et sont souvent associés au chêne vert (*Quercus ilex*). Elles possèdent des feuilles simples courtement pétiolées, ovales et larges avec un apex obtus. Le contour du limbe peut être lisse ou finement denté. La feuille est l'organe de la photosynthèse chez la majorité des plantes. En assurant les principaux échanges entre la plante et l'atmosphère, elle est l'interface entre ces 2 milieux. De ce fait, l'environnement a un impact sur la morphologie des feuilles, entre autres via les températures maximales, moyennes et minimales ou encore via la quantité de précipitations : c'est ce que nous allons appeler "paramètres climatiques" dans la suite de l'étude. Certaines interactions entre la plante et son environnement ont été étudiées à travers ces traits fonctionnels, comme l'influence de la luminosité et de l'humidité du sol sur la taille des feuilles (Suding et al., 2008 ; Violle et al., 2009).

Notre travail porte sur des traits morphologiques foliaires de *Phillyrea latifolia-media*. Les feuilles étudiées ont été échantillonnées sous différentes conditions d'exposition, dans plusieurs stations situées à des altitudes différentes et soumises à des conditions climatiques variées. Compte tenu du rôle biologique et fonctionnel des feuilles, nous nous attendons à observer des variations de mensurations en fonction des paramètres climatiques. Plusieurs paramètres peuvent influencer la morphologie foliaire. La température est un facteur écologique qui

influe sur le développement d'une plante (Higuchi et al., 1999 ; Mediavilla et al., 2012). Tout comme la disponibilité en eau (Ogaya & Penuelas, 2006 ; Xu et al., 2009) ou l'ensoleillement (Xu et al., 2009). Nous cherchons à savoir si cette influence est visible au niveau de la morphologie foliaire. Le but de notre étude est de mesurer la variation des traits morphologiques foliaires chez le filaire à feuille large et d'interpréter les différences entre stations en termes de réponse à différentes situations écologiques. Nous étudierons notamment l'effet de la température et de l'exposition au soleil.

MATERIELS ET METHODES

1- Contexte géographique et écologique de la zone d'étude

Les feuilles de *Phillyrea latifolia-media* ont été récoltées dans l'Hérault dans 7 sites différents, chacun ayant des contraintes géographiques et climatiques différentes (Table 1). Nous avons relevé, à l'aide d'un GPS *Garmin Dakota*TM, l'altitude et la position géographique des différents sites d'échantillonnage que nous avons ensuite reportés sur une carte (Fig. 1).

2- Matériel biologique

Dans chaque station, nous avons récolté les feuilles de 4 individus, se trouvant assez proches les uns des autres pour être sûr qu'ils soient bien dans le même milieu de vie. Quarante feuilles ont été prélevées sur chaque individu, 20 sur la face ensoleillée de l'arbuste, (Sud-sud-ouest), et 20 ayant poussé dans l'ombre (Nord). Ainsi, nous pouvons étudier l'influence de l'ensoleillement sur la morphologie foliaire. Dans certaines stations, les individus étaient trop petits pour que l'on puisse différencier deux faces, nous avons donc collecté seulement 20 feuilles sur ces filaires et avons pris au moins 8 individus, afin d'avoir toujours au moins 8 ensembles d'échantillons à analyser (Table 1). Certaines stations ne présentaient que très peu d'individus, nous n'allons donc pas les prendre en compte dans les résultats de cette étude sous peine de diminuer sa fiabilité.

Table 1. Coordonnées GPS, paramètres climatique et géographique des stations échantillonnées. La ligne grisée correspond à la station ne possédant pas assez d'échantillons. Alt, Altitude (m) ; Tmoy, Température moyenne annuelle (°C) ; Tmax, Température maximale du mois le plus chaud (°C) ; Tmin, Température minimale du mois le plus froid (°C) ; Pmoy, Précipitations moyenne annuelles (mm) ; Nb, Nombre de faces échantillonnées ; Dif NS, Différenciation Nord/Sud pour tous les individus.

Stations	Lati	Long	Alt	Tmoy	Tmax	Tmin	Pmoy	Nb	Dif NS
Coulet	43.82602	3.54672	534	11.46	25.40	0.80	804.00	10	Oui
Platrière	43.72811	3.46797	400	12.41	25.90	2.00	736.00	2	Oui
Montpeyroux	43.68552	3.51328	134	14.27	28.30	3.10	632.00	9	Non
Fambetou	43.78794	3.807	249	13.48	27.60	2.30	704.00	10	Non
Aérodrome	43.79297	3.78466	184	13.60	27.80	2.20	687.00	8	Non
Mortiès	43.76529	3.82398	183	13.61	27.70	2.50	710.00	9	Non
Saint-Jean de Cuculles	43.75502	3.84541	148	14.22	28.40	2.80	669.00	13	Non

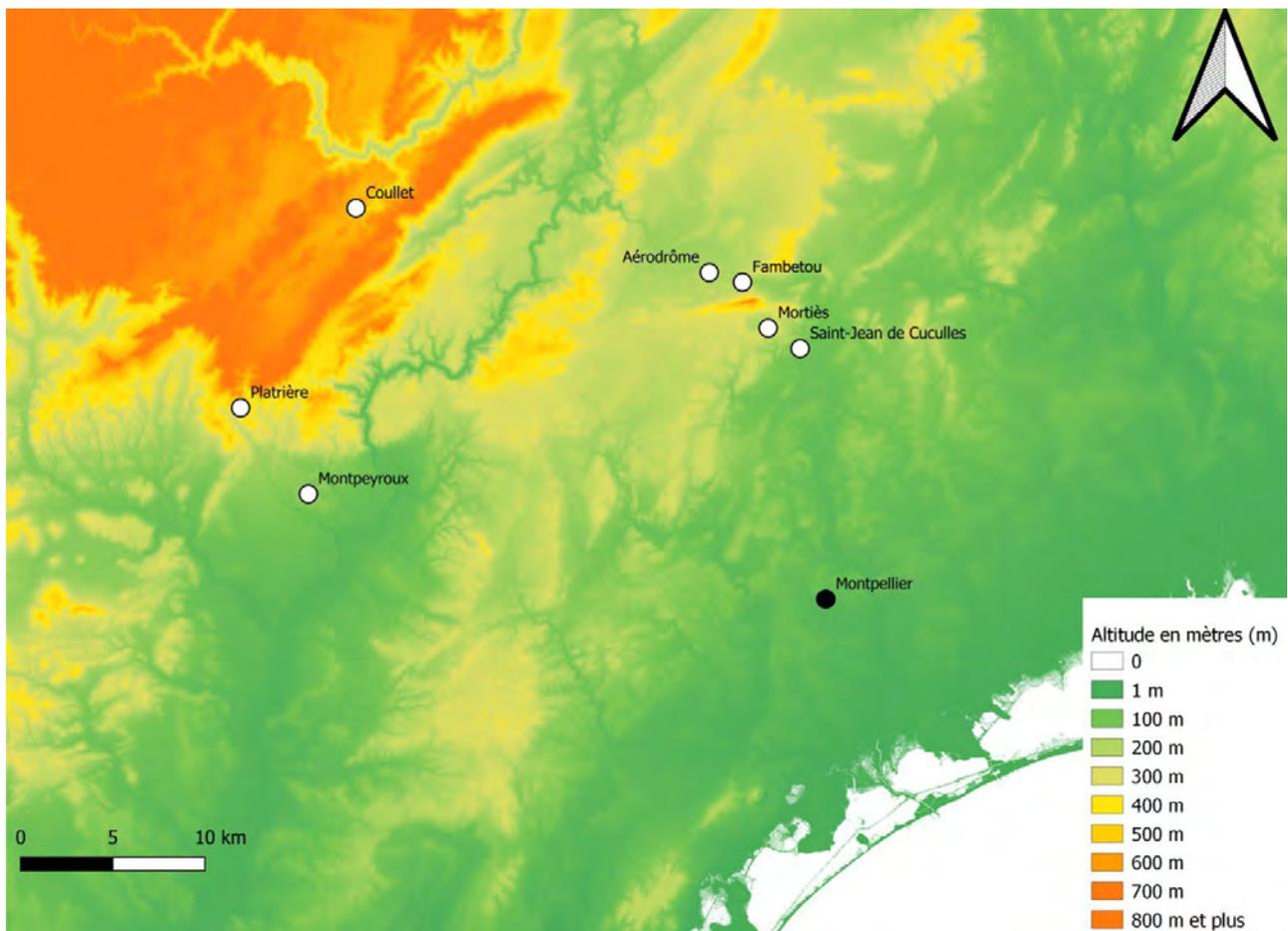


Figure 1. Localisation et altitude des stations. La ville de Montpellier a été incluse comme repère spatial

Nous avons prélevé les feuilles avec le pétiole pour avoir la feuille entière. Nous n'avons pas récupéré les feuilles qui se trouvaient au bout des tiges dont la croissance a été réalisée en fin de saison de végétation ni celles dont le limbe avait été abimé, même légèrement. Dans certains sites, certaines feuilles avaient été lésées par un animal phytophage. Cependant, pour certaines stations, les individus ne présentaient aucune feuille intacte. Aussi, nous avons prélevé les feuilles les plus intactes. Enfin, les feuilles récoltées ont été placées en herbier pour éviter leur pourrissement et les conserver planes.

3- Méthodes

Afin d'effectuer les mesures, les feuilles ont été prises en photos sur des pages blanches, avec le moins d'ombre possible. Toutes les feuilles étaient alignées et placées dans le même sens, pétiole vers le bas, avec un bout de papier millimétré placé à côté pour l'échelle. Après de nombreux essais pour permettre une automatisation maximale tout en préservant la fiabilité des mesures, nous avons mis en place le protocole suivant. Nous avons exploité les photos *via* le Logiciel *ImageJ* (Abramoff et al., 2004). Nous avons enregistré l'échelle en tirant une ligne sur le papier millimétré (Analyse -> Set Scale...) et renseigné la taille du trait avec l'unité correspondante, ainsi que l'unité. Ensuite, nous avons traité les images en les convertissant en 8bit (Image -> Type -> 8-bit) puis en créant le maximum de contraste pour l'analyse (Image -> Adjust -> Threshold). Nous avons effacé le pétiole de chaque feuille sur l'image grâce à l'outil "Paintbrush". Ensuite, nous avons sélectionné chaque feuille grâce à l'outil "Wand" et l'avons ajouté dans le ROI manager (Analyse -> Tools -> ROI manager...). Nous avons mesuré avec le même logiciel les paramètres suivants (Analyse -> Set measurements...) :

- Aire de la feuille (Area, cm²)
- Le périmètre de la feuille (Perimeter, cm)

- La Longueur (L) et la largeur (l) de la feuille, via le rectangle le plus ajusté à la feuille (Bounding rectangle, cm)
- Le rapport Longueur/largeur (AR, s.u.) (la variable longueur/largeur est un indice de forme : plus ce rapport est élevé, plus la forme de la feuille est allongée)
- La Circularité (Circ. = $4\pi * \left(\frac{\text{Aire}}{\text{Périmètre}}\right)^2$ (Chitwood et al., 2014), cm ; paramètre à cocher: Shape descriptors).
- Autres paramètres qui se sont avérés peu fiables et/ou inutiles pour la suite de l'étude, tels que la position du centroïde par rapport à l'image où l'asymétrie des feuilles.

Ces mesures ont été complétées à la main : nous avons positionné 4 points sur chaque feuille dans l'ordre suivant : apex, bord droit (à l'endroit le plus large de la feuille), bord gauche (à l'endroit le plus large de la feuille), liaison pétiole/Limbe. Nous avons récupéré les coordonnées par rapport à l'image pour chacun de ces points (Analyse -> Measure, Colonnes X et Y).

Grâce à ces coordonnées, nous avons pu calculer les angles α et β (Fig. 2a). Pour cela, nous avons calculé des segments :

$$\sqrt{(xB - xA)^2 + (yB - yA)^2}$$

avec les points A et B ayant respectivement les coordonnées (xA;yA) et (xB;yB). Nous avons alors déterminé 2 triangles non-isocèles : le premier dans la partie supérieure de la feuille, la seconde dans la partie inférieure de la feuille. Enfin, nous avons calculé les angles dans ces triangles grâce au théorème d'Al-Kashi :

$$\arccos\left(\frac{a^2 + b^2 - c^2}{2ab}\right)$$

Nous avons également calculé la longueur et la largeur de la feuille grâce aux points, afin de la comparer à celle mesurée automatiquement par image J. Nous avons alors calculé l_0 (Fig. 2a), ainsi que le rapport l/l_0 .

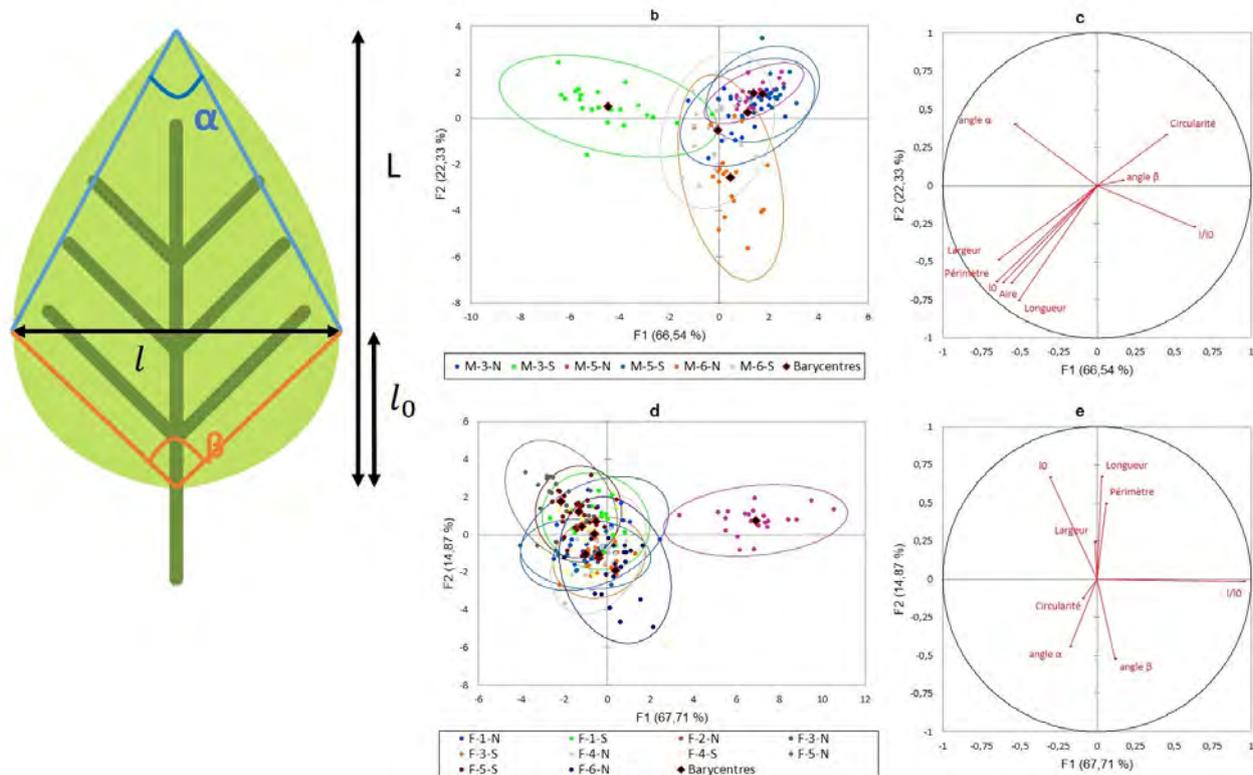


Figure 2. Schéma des données calculées grâce aux points (a) et Résultats des Analyses Factorielle Discriminante (AFD) pour les stations seules. (b) Nuages de points et (c) cercle de corrélations, de la station Montpeyroux. (d) Nuages de points et (e) cercle de corrélations, de la station Fambétou.

Méthodes d'analyse des données

Toutes les données ainsi récoltées ont été organisées dans un tableau puis analysées sous Excel à l'aide du plug-in XLStat. Dans un premier temps, la reproductibilité des mesures a été testée à travers la mesure des erreurs potentielles de mesures (erreurs intra- et inter-opérateurs). Les données obtenues sur plusieurs sessions de mesures ont été comparées à l'aide d'un test de khi-2.

Nous avons utilisé des méthodes d'analyse statistique multivariées pour traiter les données acquises. En premier lieu, une Analyse en Composante Principale (ACP), méthode adaptée à des jeux de données quantitatives comprenant de nombreux individus statistiques et de nombreuses variables (caractères morphologiques par exemple), a été réalisée en ajoutant des variables passives (températures moyennes annuelles, MAT en °C ; moyenne des précipitations annuelles, MAP en mm ; altitude en m). Nous avons ensuite réalisé une

analyse des corrélations entre les variables environnementales et celles morphométriques. Les données ont été également traitées à l'aide d'une Analyse Factorielle Discriminante (AFD) pour maximiser les variations inter-stations. Enfin, une Classification Hiérarchique Ascendante (CAH) a été réalisée afin de visualiser sous forme d'un arbre hiérarchique les différences entre stations.

Afin d'alléger les légendes, un code a été établi pour chaque échantillon sous la forme suivante : Initiale de la station-Numéro de l'individu-Face échantillonnée. Par exemple pour la face sud de l'individu 3 à la station de Montpeyroux le code sera : M-3-S. Les données climatiques utilisées (Table 1) sont issues du site worldclim.org à une résolution 30s (précises au km²) et sont en partie modélisées, elles représentent une moyenne des variables bioclimatiques sur 30 ans (1970 à 2000).

RESULTATS

1- Test d'erreurs intra et inter opérateur

Afin de vérifier la cohérence des données obtenues par les deux opérateurs ayant effectué les mesures, les feuilles de la station « la Plâtrière » ont été effectuées 2 fois par chaque opérateur, et des tests de khi-2 ont été réalisés pour comparer les jeux de données. Ces tests ont été réalisés avec une certitude de 95% et un degré de liberté de 8. Le seuil de significativité du khi-2 est donc de 2,73.

Test inter opérateur

La statistique du khi-2 obtenue est d'environ 0,860. Cette valeur étant bien inférieure au seuil de significativité, il n'y a pas de différence statistiquement significative entre les mesures des deux opérateurs.

Test intra opérateur

Pour l'opérateur 1, la statistique du khi-2 est d'environ 0,999. Pour l'opérateur 2, la statistique du khi-2 est d'environ 0,128. Ces valeurs étant bien inférieures au seuil de significativité, les données récoltées ne varient pas de façon significative si les mesures ne sont pas toutes effectuées dans la même session, pour les 2 opérateurs.

Nous avons comparé les valeurs de longueur et de largeur des feuilles calculées grâce aux points à celle mesurée automatiquement par le logiciel image J. Globalement, les deux mesures n'étaient pas statistiquement différentes, mais celles effectuées via les points présentaient une statistique de khi-2 ainsi qu'un écart-type plus faible, c'est donc celles-ci que nous avons utilisées. Par conséquent, les mesures sont reproductibles et le changement d'opérateur ne génère pas d'erreurs de mesure significatives.

2- Variabilité des traits foliaires au sein des stations Montpeyroux et Fambétou

Dans un premier temps, les données ont été traitées à l'aide d'une ACP. Mais, la variation entre les stations étant tenue, nous avons

privilegié l'AFD qui a permis de maximiser les différences inter-stations par rapport à la variabilité totale, tout en comparant la variabilité morphologique, station par station.

Variabilité au sein de la station Montpeyroux

Les résultats de l'AFD nous montrent que l'axe 1 explique environ 66% de la variance, et l'axe 2 environ 22% (Fig. 2b,c). La majorité des variables mesurées sont explicatives de la variance. Nous observons que la largeur, la Longueur, le Périmètre, l'Aire et l_0 expliquent les deux axes dans le négatif, et que la circularité explique les axes de façon inverse à ces 5 paramètres. L'angle α explique l'axe F1 dans le positif et l'axe F2 dans le négatif, et de façon antagoniste à l_0 . Ces deux derniers paramètres expliquent les données de façon complémentaire par rapport aux précédents (Fig. 2c).

Lorsque l'on regarde les nuages de points (Fig. 2b), les échantillons sont assez groupés excepté un individu (M-3-S), peut-être en raison d'un problème à l'échantillonnage ou lors de la prise de mesure. Cet individu peut être considéré comme un point aberrant (*outlier*). Outre M-3-S, les individus nord et sud ne semblent pas se distinguer en dépit de leur situation d'ensoleillement.

Variabilité au sein de la station Fambétou

L'AFD nous montre que l'axe 1 explique environ 68% de la variance, et l'axe 2 environ 15% (Fig. 2d,e). Sur l'axe 2, parmi les valeurs explicatives, nous observons que la Longueur, le Périmètre et l_0 expliquent les données de la même façon, et de manière opposée aux angles α et β . Sur l'axe des abscisses, seul l_0 est explicatif (Fig. 2e).

De la même manière que la station précédente (Montpeyroux), la distribution des individus est homogène, hormis pour un point (F-2-N) qui est décentré (Fig. 2d). Ce point peut être considéré comme aberrant (*outlier*) et semble être expliqué majoritairement par la valeur de l_0 , bien supérieure à celle des autres échantillons. Outre ce point, il ne semble pas y avoir de séparations entre les individus nord et sud, même en regardant seulement les

barycentres.

3- Différences entre les stations de Montpeyrroux et de Fambétou

En faisant une AFD comprenant les données des deux stations, nous avons obtenu un axe 1 expliquant environ 40% de la variabilité, et un axe 2 expliquant environ 27% (Fig. 3a,b). Exceptée la largeur, toutes les valeurs mesurées semblent explicatives. A l'instar de « Fambetou » analysée indépendamment, nous observons que la Longueur, le Périmètre, l_0 et l'Aire expliquent les données de manière similaire, et de façon inverse à la circularité et aux angles α et β . Cet ensemble représente plutôt l'axe y. L'axe des abscisses est lui majoritairement expliqué par l/l_0 (Fig. 3b).

L'observation des nuages de points nous montre qu'ils sont assez groupés (Fig. 3a). Cependant, une différence semble se dessiner entre les deux stations selon l'axe 2. Ce patron se confirme en observant uniquement les Barycentres (Fig. 3c), grâce auxquels les individus de « Fambetou » sont caractérisés par des coordonnées négatives, alors que ceux de « Montpeyrroux » sont positives.

4- Distinction de toutes les stations échantillonnées

Dans les analyses qui vont suivre, la station de la Platrière n'a pas été prise en compte car trop peu d'individus ont été échantillonnés en raison de la rareté du filaire (Table 1).

L'AFD réalisée explique environ 90% de la variance totale sur les 3 premiers axes (F1: 54% ; F2: 24% ; F3: 14% ; Fig. 4a,c,d). Les variables explicatives sur F1 sont la Circularité et l/l_0 . Celles pour F2 sont l'Aire, le Périmètre, la Longueur, l_0 et l/l_0 dans le positif, et la Circularité dans le négatif (Fig. 4b). Enfin, pour F3, les variables

explicatives sont la Longueur et l_0 , qui expliquent les données de façon inverse à l/l_0 et aux angles α et β . L'observation des nuages de points (Fig. 4a,c,d) ne semblent pas montrer de différences à première vue, que ce soit sur les axes 1-2; 1-3 ou 2-3. Mais, à l'observation des barycentres des groupes (stations) définies à priori, un patron ou une tendance de variation morphologique semble se dessiner. Sur les axes 1-2 (Fig. 4e), « Fambetou » et « Aéroport » sont très proches, et peuvent être inclus dans un seul et même groupe. « St Jean de Cuculles » semble le plus excentré. Sur les axes 1-3 et 2-3 (Fig. 4f,g), mis à part une séparation des stations Montpeyrroux et Aéroport située au-dessus de l'axe des abscisses, aucun patron de variation ne semble clairement apparaître.

Enfin, la classification hiérarchique ascendante (CAH) réalisée sur la matrice de distance entre les différentes stations a permis de discriminer 3 ensembles (Fig. 4h) : le groupe 1, contenant les stations de Fambetou, Coulet, Aéroport et Mortiers ; le groupe 2 constitué de « Montpeyrroux », et le groupe 3 (« St Jean de Cuculles »).

5- Relations entre les variables actives et passives

D'après l'ACP, validée par l'analyse de corrélation, les variables environnementales (variables passives : MAT, MAP, Altitude) sont significativement corrélées avec les variables morphométriques (variables actives). En effet, les p-values sont toutes inférieures à 0,0001. Ainsi, les variables environnementales jouent un rôle dans la tendance à la structuration géographique de la variabilité morphométrique et leur rôle peut être établi en les comparant aux variables actives.

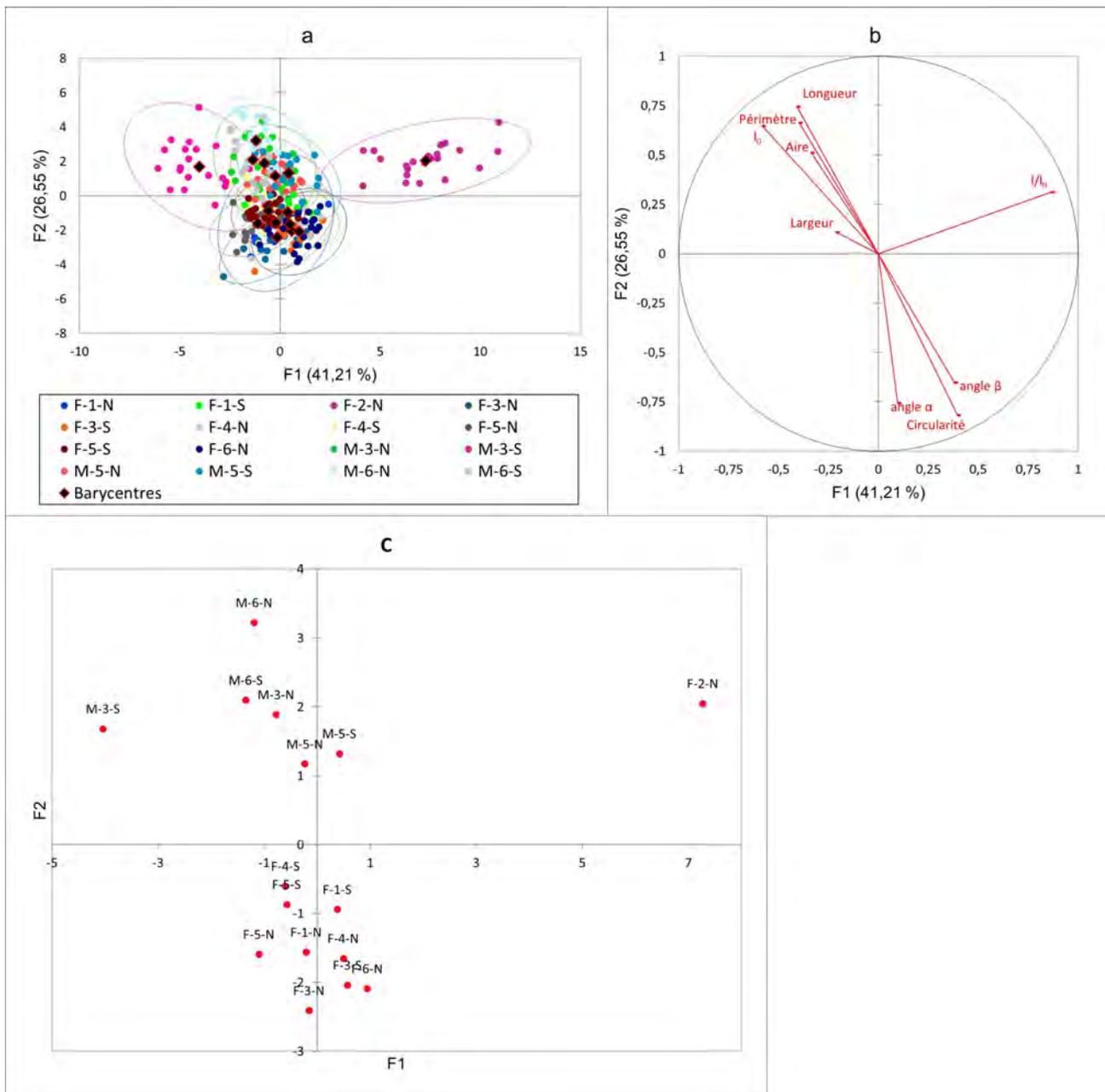
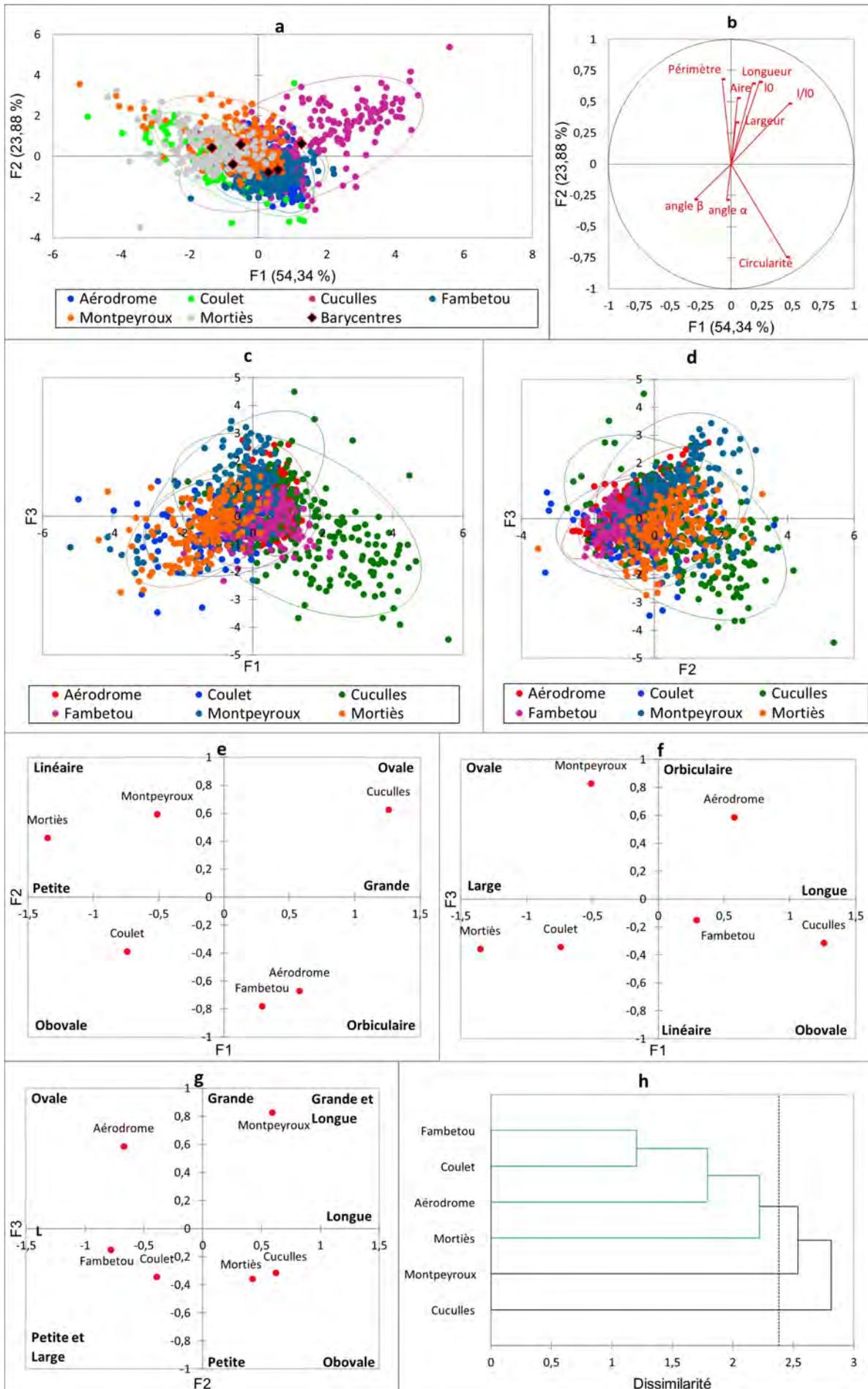


Figure 3. Résultats des Analyses Factorielle Discriminante (AFD) pour la comparaison des stations Montpeyroux - Fambétou. (a) Nuages de points. (b) Cercle de corrélations. (c) Barycentres des nuages de points.

Figure 4 (page suivante). Résultats des Analyses Factorielle Discriminante (AFD) et de la Classification Ascendante Hiérarchique (CAH) pour la comparaison générale. (a) Nuages de points sur les axes 1 - 2. (b) Cercle de corrélations pour les axes 1 - 2. (c) Nuages de points sur les axes 1 - 3. (d) Nuages de points sur les axes 2 - 3. (e) Barycentres des nuages de points pour les axes 1 - 2. (f) Barycentres des nuages de points pour les axes 1 - 3. (g) Barycentres des nuages de points pour les axes 2 - 3. (h) Cladogramme de la dissimilarité entre les stations.



DISCUSSION

1- Traits foliaires et climat

Nous pouvons nous permettre de comparer nos stations entre elles car nos analyses montrent que la variance est successivement plus élevée, en partant de la dichotomie nord/sud par individu jusqu'à la comparaison entre stations. En d'autres termes, la variance intra-individu est inférieure à la variance intra-population, qui est inférieure à la variance inter-population. L'absence de séparations visibles entre les sous-populations échantillonnées en face nord et en face sud des arbres montre qu'il ne semble pas y avoir de lien entre la morphologie foliaire et l'exposition.

Les trois groupes distingués grâce à l'AFD et la CAH révèlent les facteurs responsables des variations, sachant que l'on va considérer que « St-Jean-de-Cuculles » possède le microclimat le plus chaud, « Montpeyroux » un microclimat intermédiaire, et les autres stations, un climat globalement plus froid et homogène. Ainsi, la position des barycentres de l'AFD indique que les feuilles sont ovales en climat chaud, et obovales en conditions plus fraîches. Cette conclusion n'est toutefois pas évidente lorsqu'on regarde les données selon d'autres axes. On pourrait également y voir une tendance à l'allongement des feuilles en climat chaud, ce qui pourrait induire une diminution relative de la largeur du limbe.

Le fait que les 3 groupes de stations déterminés avec la CAH aient chacun une morphologie foliaire différente est assez vraisemblable au regard des analyses. Cependant, il est compliqué de mettre en avant un trait foliaire qui serait prédictif du climat dans lequel la feuille a été prélevée. En regardant les feuilles *a posteriori*, nous ne voyons pas de différences flagrantes entre les trois groupes de stations.

2- Filaire et chêne, des tendances similaires ?

C'est dans les zones les plus chaudes que les arbres semblent mettre en place des feuilles

plus allongées. Cette année, d'autres étudiants ont étudié les variations de traits foliaires chez *Quercus ilex*, d'après des collectes réalisées sur les mêmes stations que les nôtres (Laethier et al. 2021). Leurs résultats montrent que l'altitude est un bon prédictif écologique : les feuilles ont tendance à passer d'ovale à obovale en fonction de l'altitude (donc de la température et de la quantité de précipitation). D'autres études présentent des résultats qui indiquent aussi que les feuilles développées sous des températures élevées ont tendance à être plus grandes que celles soumises à des températures plus faibles (Mediavilla et al. 2012 ; Battistella & Bauller, 2015 ; Cornet & Fontaine, 2019).) Mais cette relation n'est pas une règle absolue : Higuchi et al. (1999) montrent sur le chérimolier (*Annona cherimola*) que 2 mois après la germination, la superficie des feuilles était plus élevée à basse température (15/20°C) qu'à haute température (25/30°C), et un travail antérieur d'ORPALM (Essis-Essoh et al., 2017) montre également une relation inverse. Ces études ont été réalisées sur diverses espèces de ligneux (par exemple, *Pinus pinaster*, *Quercus ilex*, *Q. suber*), ce qui peut expliquer ces incohérences.

Nos résultats ne permettent pas d'établir un lien entre la morphologie foliaire et l'exposition au soleil, sur la base de l'échantillonnage à des points cardinaux distincts sur l'arbre. Ces données correspondent aux résultats de trois études antérieures sur le chêne vert (Battistella & Bauller, 2015 ; Essis-Essoh et al., 2017 ; Cornet & Fontaine, 2019). Une étude (Bartholomé et al., 2013) montre une différence de morphologie foliaire entre les zones ensoleillées et les zones ombragées : les feuilles semblent être plus petites quand elles sont exposées au soleil, ce qui est cohérent avec les résultats de Xu et al. (2008, 2009). Il est là aussi difficile de comparer nos données à ces travaux, car toutes les études citées ont été réalisées sur des modèles différents du nôtre : *Quercus acutissima*, *Q. ilex* et *Robinia pseudoacacia*.

La superficie et l'épaisseur des feuilles est plus élevée chez *Quercus ilex*, mais la densité

est plus importante chez *Phillyrea latifolia-media* (Ogaya & Penuelas 2006). Le filaire aurait un taux de transpiration plus faible que le chêne vert pendant les périodes sèches. Ce dernier serait donc moins résistant à la chaleur et à la sécheresse. Il pourrait, à terme, perdre son avantage concurrentiel dans les boisements méditerranéens dominés par le chêne vert (Ogaya & Penuelas, 2003).

3- Biais et limites potentiels

Un certain nombre de biais potentiels sont dus à l'échantillonnage. Le problème pourrait se trouver au niveau de la qualité des feuilles. En effet, même si nous avons fait notre maximum pour sélectionner des feuilles intactes, certaines stations présentaient une majorité d'individus ayant des feuilles avec un limbe partiellement lésé par des phytophages. La préférence alimentaire des phytophages nous a amené à sélectionner les feuilles les moins abîmées, qui ont peut-être des caractéristiques particulières qui pourraient influencer sur la morphologie des feuilles, comme une quantité plus forte de tanins ou un limbe plus épais. De plus, les zones manquantes dues à la phytophagie ne sont *a priori* pas constantes entre chaque feuille, ce qui nous amène probablement à surestimer la variance présente au sein d'un individu et d'une station. Enfin, les feuilles que nous avons récoltées étaient globalement positionnées à hauteur d'Homme, ce qui n'est peut-être pas représentatif des feuilles présentes ailleurs sur l'arbre. Les feuilles récoltées l'ont été sur des unités de croissance différentes, pouvant également induire un biais. La prise de photos a induit un biais non-quantifiable, car plusieurs objectifs ont été utilisés. Un test de reproductibilité des photos entre les appareils aurait pu être effectué, où bien l'utilisation d'un même scanner pour tous les échantillons. Il aurait donc été judicieux d'utiliser un même appareil photo avec un objectif de qualité, comme l'ont fait Royer et al. (2005).

Les tests intra et inter-opérateur ont permis de mettre en évidence qu'il ne semble pas y avoir de biais significatifs lors des mesures. Cependant, la variabilité observée des échantillons est probablement brouillée par la

variabilité intrinsèque inhérente aux mesures. En effet, le logiciel présente forcément des biais dans la reconnaissance des feuilles. Ce biais peut être accentué par les photos présentant de légères ombres. Le fait que toutes les feuilles ne soient pas parfaitement à l'horizontale peut également influencer les mesures. En effet, nous avons constaté que pour calculer la largeur et la longueur, le logiciel *ImageJ* crée un rectangle ajusté à la feuille avec les bords parallèles à ceux de l'image : si la feuille n'est pas parfaitement dans la verticale (axe représenté par la nervure principale), la longueur est alors sous-estimée et inversement pour la largeur. Les points que nous avons sélectionné à la main n'étaient probablement pas parfaits également. Cependant, les erreurs semblent être relativement faibles car l'absence de différences significatives entre les valeurs obtenues par *imageJ* et celles calculées grâce à nos points, montre que les résultats des deux méthodes sont cohérents. Les erreurs dues à ces mesures sont minimales et non significatives.

Les données climatiques que nous avons utilisées restent assez globales, et ne sont pas sensibles aux microclimats pouvant être présents aux niveaux de nos stations malgré la précision au km², ce qui signifie que l'influence des différents paramètres météorologiques est probablement sous-estimée, biaisée par ce qui se trouve à proximité des stations et induit un microclimat. De ce fait, les données sont probablement plus fiables pour une station située dans une plaine dépourvue d'obstacle que pour une station située à proximité d'un relief et d'un cours d'eau par exemple. La faible dispersion géographique de nos stations est également une limite probable à notre interprétation, peut-être que les micro-variations de climats ne sont pas suffisantes pour observer une différence, que l'on observerait plus facilement sur une échelle plus globale, avec des variations de climats plus importantes.

La disponibilité en eau est un paramètre qui peut influencer sur la morphologie des feuilles et que nous n'avons pas pu mesurer. Deux

études, dont l'une réalisée sur le même modèle biologique que nous, *Phillyrea latifolia-media*, tendent à montrer que la sécheresse diminuerait la taille des feuilles (Ogaya & Penuelas, 2006 ; Xu et al., 2009). Il serait intéressant d'étudier ce paramètre pour voir s'il a une influence dans notre étude, par exemple en mettant en place une zone de sécheresse expérimentale au pied de plusieurs filaires, dans des stations similaires à celles que nous avons échantillonnées.

CONCLUSION

Notre étude a permis de mettre en évidence une tendance de variation de morphologie foliaire probablement liée à des contraintes écologiques. En effet, les feuilles situées dans les endroits les plus frais de nos transects semblent être plus allongées, sans que cette différence ne soit remarquable et induise un changement de forme du limbe. A travers notre étude, la prédiction climatique à partir des mensurations de la feuille ne semble pas réalisable. Une aire géographique plus large permettrait probablement d'observer des résultats bien plus divers et d'avoir une meilleure prédiction climatique.

REFERENCES

- Abramoff M.D., Magalhães P.J. & Ram S.J. (2004). Image processing with ImageJ. *Biophotonics International*, 11 : 36-42.
- Bartholomé O., Clochey L., Genneté L. & Torres L. (2013). Rôle de facteurs environnementaux sur la plasticité foliaire chez *Quercus ilex*, mesurée sur un échantillonnage réalisé dans la vallée de Galeizon (Gard, France). *Orpalm Synthesis*, 6 : 47-57.
- Battistella G. & Bauller A. (2015). Morphologie foliaire et densité stomatique chez le chêne vert (*Quercus ilex* L.) dans la région du Pic Saint-Loup (Hérault, France) : des indicateurs écologiques de première importance. *Orpalm Synthesis*, 8 : 43-54.
- Benmaïssa A., Stambouli-Meziane H. (2021). The genus *Phillyrea* L. (Lamiales Oleaceae) in the Tlemcen Region (western Algeria). *Biodiversity Journal*, 12 (1) : 231-234.
- Chitwood D.H., Ranjan A., Martinez C.C., Headland L.R., Thiem T., Kumar R., Covington M.F., Hatcher T., Naylor D.T., Zimmerman S., Downs N., Raymundo N., Buckler E.S., Maloof J.N., Aradhya M., Prins B., Li L., Myles S. & Sinha N.R. (2014). A Modern Ampelography: A Genetic Basis for Leaf Shape and Venation Patterning in Grape. *Plant Physiology*, 164 : 259-272.
- Cornet F. & Fontaine M. (2019). Les traits foliaires sont-ils de bons indicateurs de variations environnementales régionales ? Le cas du chêne vert (*Quercus ilex* L.) dans la région du Pic Saint-Loup (Hérault, France). *Orpalm Synthesis*, 12(2) : 35-52.
- Essis-Essoh E., Essis-Essoh Y. & Malarte A. (2017). Morphologie foliaire et densité stomatique chez le chêne vert (*Quercus ilex* L.) dans la région du Pic St-Loup (Hérault, France) : étude 2017. *Orpalm Synthesis*, 10(2) : 93-106.
- Higuchi H., Sakuratani T. & Utsunomiya N. (1999). Photosynthesis, leaf morphology, and shoot growth as affected by temperatures in cherimoya (*Annona cherimola* Mill.) trees. *Scientia Horticulturae*, 80 : 91-104.
- Laethier S., Mauc J., Ollivier G. & Voisin M. (2021). Variation de la morphologie foliaire chez le chêne vert (*Quercus ilex* L.) en fonction d'un gradient altitudinal. *Orpalm Synthesis*, 14 (2) : 9-22
- Mediavilla S., Gallardo-López V., González-Zurdo P. & Escudero A. (2012). Patterns of leaf morphology and leaf N content in relation to winter temperatures in three evergreen tree species. *International Journal of Biometeorology*, 56 : 915-926.
- Ogaya R. & Penuelas J. (2003). Comparative field study of *Quercus ilex* and *Phillyrea latifolia*: photosynthetic response to experimental drought conditions. *Environmental and Experimental Botany*, 50 : 137-148.
- Ogaya R. & Penuelas J. (2006). Contrasting foliar responses to drought in *Quercus ilex* and *Phillyrea latifolia*. *Biologia Plantarum*, 50 : 373-382.
- Royer D.L., Wilf P., Janesko D.A., Kowalski

- E.A. & Dilcher D.L. (2005). Correlations of climate and plant ecology to leaf size and shape: potential proxies for the fossil record. *American Journal of Botany*, 92 : 1141-1151.
- Suding K.N., Lavorel S., Chapin F.S., Cornelissen J.H.C., Díaz S., Garnier E., Goldberg D., Hooper D.U., Jackson S.T. & Navas M-L. (2008). Scaling environmental change through the community-level: a trait-based response-and-effect framework for plants: scaling community-level processes. *Global Change Biology*, 14 : 1125-1140.
- Tison J.-M. & De Foucault B. (2014). *Flora Gallica : Flore de France*. Biotope, Mèze, 1195 p.
- Vassiliadis C. (1999). *Évolution et maintien de l'androdioécie : étude théorique et approches expérimentales chez Phillyrea angustifolia L.* Thèse de doctorat, Université de Lille 1, 142 p.
- Violle C., Garnier E., Lecoœur J., Roumet C., Podgeur C., Blanchard A. & Navas M-L. (2009). Competition, traits and resource depletion in plant communities. *Oecologia*, 160 : 747-755.
- Xu F., Guo W., Xu W. & Wang R. (2008). Habitat effects on Leaf morphological plasticity In *Quercus acutissima*. *Acta Biologica Cracoviensia Series Botanica*, 50 : 19-26.
- Xu F., Guo W., Xu W., Wei Y. & Wang R. (2009). Leaf morphology correlates with water and light availability: What consequences for simple and compound leaves? *Progress in Natural Science*, 19 : 1789-1798.