



Orpalm

Synthesis

2019

No 12 (2)

Garrigues du Pic St-Loup (3)

1. Versant nord du Pic Saint Loup vue de la dépression du bassin de Londres



2. Thymaie dans un matorral à *Juniperus oxycedrus* et *J. communis*



3. Mare temporaire de St-Etienne-de-Gabriac (Rouet)



4. Berges du Lamalou (Moulin de Rouet)



Photos. Sarah Ivorra, ISEM



ORPALM Synthesis

Revue bisannuelle
de Paléoécologie
n°12 (2) - Année 2019

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

Editeurs associés
Benoît BROSSIER^{1,3}
Vincent GIRARD^{1,2}
Sarah IVORRA^{1,3}
Laure PARADIS^{1,3}

¹ISEM,
²UM2, ³CNRS

Auteurs
Alice ARNAU, Marion BASSE,
Mathis CONSTANT, Fiona CORNET,
Matthieu FONTAINE, Hermann
HUBERT-DUDOIT, Marine
MATRINGHEM, Louis TON

Travail éditorial
Serge MULLER

Image de couverture
Sarah IVORRA

Publication
3^e trimestre 2019
Université de Montpellier

ORPAL 2019 : Le Thym (*Thymus vulgaris* L.) du bassin de St Martin-de-Londres – Pic- Saint-Loup, marqueur du changement climatique

Dans l'édito du millésime 2017 de l'école de terrain ORPAL, nous écrivions « Durant l'hiver, il est fréquent qu'elle (la dépression de St Martin-de-Londres) soit soumise aux masses d'air froid et sec provenant du nord de l'Europe et synonymes de beau temps et donc d'absence de précipitations. Sous l'influence de telles conditions anticycloniques (hautes pressions atmosphériques), l'air froid et sec plus dense et lourd que l'air chaud et humide butte sur le Pic St-Loup et tend à rester plaqué au sol, engendrant ainsi des écarts de températures significatifs par rapport aux localités voisines ». Ce particularisme explique pourquoi le bassin de Londres accueille des thyms phénoliques et des thyms non-phénoliques (terpéniques). Ces derniers, caractérisés par une odeur citronnée, sont généralement inféodés aux zones de plus haute altitude. Mais la proportion phénoliques / non-phénoliques a changé au cours du temps, conséquence du changement climatique.

En effet, le Thym (*Thymus vulgaris*) est une plante aromatique qui présente une remarquable variabilité chimique en essences ou huiles essentielles caractérisant le chémotype (ou chimiotype ou type chimique). Six chémotypes différents¹ peuvent être mis en évidence : deux phénoliques (Thymol et Carvacrol) typiques d'individus de la garrigue (étage mésoméditerranéen) et quatre correspondant à quatre composés non-phénoliques (alcools terpéniques insaturés : Géraniol, α -Terpinéol, Thuyanol-4 et Linalol), caractéristiques de sujets d'altitude (ex. : l'étage supraméditerranéen du plateau du Larzac ou des Alpes de Haute Provence).

Dans la région de St Martin-de-Londres, des chercheurs ont suivi depuis 1970, les changements de la répartition des différents chémotypes. En 2010, ils ont constaté que l'aire de distribution du thym n'avait pas changé mais que des thyms phénoliques étaient apparus dans les populations de non-phénoliques où ils étaient absents².

De plus, leur présence avait dans le même temps augmenté dans les populations mixtes. Sur la même période, les chercheurs ont corrélé ces changements à la diminution de la fréquence et de l'intensité des périodes de gel. La synthèse de métabolites secondaires définissant le chémotype étant non modifiable au cours de la vie de l'individu, à déterminisme génétique et donc transmis par voie sexuée (il ne s'agit donc pas de la plasticité phénotypique), ces changements révélaient une adaptation rapide du thym aux changements climatiques. En 40 ans, le thym de type phénolique, moins résistant aux grands froids, a migré, probablement par voie de graine, vers les zones non phénoliques, sans que la distribution géographique de

l'espèce n'ait varié.

C'est donc dans des fragrances phénoliques que, du 23 au 25 janvier 2019, 5 groupes d'étudiants et leur(s) encadrant(s) ont collecté au nord du Pic St-Loup des données géographiques, des échantillons sédimentologiques et biologiques afin de les traiter en laboratoire et de les valoriser sous forme d'articles scientifiques.

« *De l'écologie et de la pédagogie avec de l'humain dedans!* ». Au niveau des connaissances, de compétences et du savoir-faire d'étudiants de 3^{ème} année de Licence Sciences de la Vie / Ecologie / Biologie des Organismes, les travaux d'ORPAL 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, UM) et à l'Institut des Sciences de l'Evolution-Montpellier (ISEM, UMR 5554) qui nous permet de développer, grâce à la mise à disposition de plateaux techniques, cet apprentissage par la recherche et pour la recherche.

L'équipe pédagogique était cette année constituée de : Benoît Brossier, Vincent Girard, Sarah Ivorra, Serge Muller, Laure Paradis et Jean-Frédéric Terral.

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

¹ Récemment, un 7^{ème} chémotype rare a été découvert : le 1,8-cinéol connu aussi sous le nom d'Eucalyptol (Keefover-Ring K. et al. (2009). Beyond six scents: Defining a seventh *Thymus vulgaris* chemotype new to Southern France by ethanol extraction. *Flavour and Fragrance Journal*, 24(3) : 117-122).

² Thompson J. et al. (2013). Evolution of a genetic polymorphism with climate change in a Mediterranean landscape. *Proceedings of the National Academy of Science (USA)*, 110 : 2893-2897.



Le blizzard et les vents catabatiques déciment les derniers survivants de l'expédition polaire des Orpaliens 2019, qui errent hagards sur les plateaux déserts des Causses.

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 2018-2019

Garrigues du Pic St-Loup, Hérault (3)

- Bassé M., Constant M. & Hubert-Dudoit H. : *Étude SIG : Évolution de l'occupation des sols sur la commune de Notre-Dame-de-Londres (Hérault, France) depuis 1956* 9
- Arnau A., Matringhem M. & Ton L. : *Relation pollen-végétation dans les lavognes de Notre-Dame-De-Londres (Hérault)*..... 19
- Cornet F. & Fontaine M. : *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)*..... 35
- Bengattat S. & Gluck T. : *Etude de litière : L'assemblage foliaire dans les lavognes autour du bassin de Saint-Martin-de-Londres (Hérault, France)*..... non publié
- Duff G. & Rubegue L. : *Etude de l'influence des facteurs environnementaux sur la croissance de trois populations de pin d'Alep (Pinus halepensis) dans la région du Pic Saint-Loup (Hérault, France)*..... non publié



Le genêt scorpion (*Genista scorpius*, Fabaceae) est, comme les autres plantes épineuses de la garrigue, un témoin du pastoralisme plurimillénaire qui a façonné ce milieu (photo : H. Hubert-Dutoit)

ÉTUDE SIG : ÉVOLUTION DE L'OCCUPATION DES SOLS SUR LA COMMUNE DE NOTRE-DAME-DE-LONDRES (HERAULT, FRANCE) DEPUIS 1956

Marion Bassé ¹, Mathis Constant ², Hermann Hubert-Dudoit ³

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

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

¹ marion.basse@etu.umontpellier.fr, ² mathis.constant@etu.umontpellier.fr,

³ hermann.hubert-dudoit@etu.umontpellier.fr

Encadrement : Laure Paradis

Citation : Bassé M., Constant M. & Hubert-Dudoit H. (2019). Étude SIG : Évolution de l'occupation des sols sur la commune de Notre-Dame-de-Londres (Hérault, France) depuis 1956. *Orpalm Synthesis*, 12 (2) : 9-17.

Résumé : Cette étude, réalisée à quelques kilomètres au nord de Montpellier, a été menée dans le but de connaître l'évolution de l'occupation du sol depuis les années 1950. Pour cela, nous nous sommes appuyés sur des archives photographiques aériennes et sur des relevés phytosociologiques réalisés autour de lavognes durant une sortie de terrain de 3 jours. Les résultats obtenus montrent une diminution de la surface des fruticées au profit de celle des chênaies. Cette fermeture du milieu peut être expliquée par la déprise agricole.

Mots clés : lavogne, garrigue, végétation, succession écologique, perturbation

Abstract: *GIS Analysis: Land-use changes at Notre-Dame-de-Londres (Hérault, France) since 1956.* This study, carried out a few kilometers north of Montpellier, was conducted in order to find out how land use has evolved since the 1950s in this area. We relied on aerial photographic archives and phytosociological surveys carried out around lavognes during three days of fieldwork. Results show a decrease in the surface area of shrublands and an increase in the surface area of oak woods. This landscape closing can be explained by agriculture decline.

Keywords: Pond, Schrubland, Vegetation, Ecological succession, Disturbance

Le sud de la France, et plus particulièrement la région du Pic Saint-Loup au nord de Montpellier, s'inscrit dans un climat de type méditerranéen. Les étés y sont arides et secs, les hivers doux et humides (Martin & Les Écologistes de l'Euzière, 1997). Dans une ville française typique de ce climat, comme Montpellier, les températures hivernales sont en moyenne de 6°C, tandis

que les estivales atteignent 20°C (Martin & Les Écologistes de l'Euzière, 1997). La végétation de l'arrière pays montpelliérain est dominée par la garrigue, une formation végétale arbustive composant un milieu ouvert à semi-ouvert sur substrat calcaire (Chazel & Chazel, 2012). Elle comprend cependant d'autres types d'écosystèmes ouverts, tels que le maquis sur substrat siliceux, et des milieux plus fermés comme

les pinèdes ou les chênaies (Martin & Les Écologistes de l'Euzière, 1997). La végétation régionale apparaît ainsi comme une mosaïque de milieux plus ou moins ouverts, caractérisée par une riche diversité floristique et faunistique.

Les conditions météorologiques favorables et le cadre de vie agréable ont rendu cette région particulièrement attractive dès les années 1970. Selon l'INSEE (population de 1968 à 2015, séries départementales et communales, 2018), la population a en effet doublé dans l'Hérault entre 1968 et 2015. Cette évolution démographique a engendré une évolution des pratiques agropastorales et récréatives, et généré ainsi des changements environnementaux. Dans les années 60, le milieu était encore très rural. L'action combinée de l'agriculture, dont le pâturage (Chazel & Chazel, 2012), et des incendies (Trabaud, 1991) maintenait une certaine ouverture du milieu. La réduction de la pression de pâturage a participé au "reboisement naturel" et à la fermeture progressive des garrigues (Le Floch et al., 2005).

Dans le cadre de ce travail, nous nous sommes intéressés à l'évolution des différents milieux présents sur les causes de l'arrière-pays montpelliérain, dans le but d'identifier d'éventuels changements, et le cas échéant, d'en préciser les causes. Pour répondre à cette problématique, nous avons utilisé les outils de la géomatique, définie comme "la science de la collecte, de l'analyse et de l'interprétation de données, plus particulièrement de données instrumentales, relatives à la surface de la Terre" (Deshogues & Gilliéron, 2009 ; Molina et al., 2013). Les outils que nous avons utilisés sont des cartes et des photos aériennes réalisées au cours du XXe et XXIe siècle. Une comparaison des anciennes photos aériennes avec les actuelles permet d'étudier l'évolution des paysages.

MATERIEL ET METHODES

1- Travail de terrain

Le terrain a été réalisé du 23 au 25 janvier 2019 aux alentours de Notre-Dame-de-

Londres, au nord de Montpellier. Pendant 3 jours, les données cartographiques nécessaires à notre étude ont été récoltées. Nous nous sommes servis de 10 lavognes, étudiées par d'autres groupes, comme points de repère (Fig. 1) :

- La Grave (GRA),
- Villaret (VIL),
- Les Jasses (JAS),
- Logis-du-Bois (LDB),
- La Matte (MAT),
- Boissière (BOI),
- Saint-Etienne de Gabriac-Frênaie (SEG-F),
- Saint-Etienne de Gabriac-Mare (SEG-M),
- Gabriac-Route (GAB-R) et
- Gabriac-Frênaie (GAB-F).

Les données géographiques d'emplacement et de taille des lavognes ont été récupérées à l'aide d'un GPS Trimble Juno et du logiciel Arcpad développé par la société ESRI.

2- Relevés phytosociologiques

Durant la partie terrain, Arnau et al. (2019) ont effectué des relevés phytosociologiques dans le but de caractériser les communautés végétales dans un rayon de 100 m autour des lavognes. Ils ont noté le taux de recouvrement de l'aire minimale pour chaque espèce avec un indice 1-5 selon la méthode de Braun-Blanquet (1932).

3- Études des lavognes

L'analyse des données a été réalisée au sein de l'Institut des Sciences de l'Évolution de Montpellier (ISEM), à l'aide du logiciel de Système d'Information Géographique QGIS (v3.4).

Étude de la végétation actuelle

L'étude de la végétation actuelle a été réalisée à l'aide d'analyses factorielles des correspondances (AFC) et des cartes d'occupation du sol datant de 2015. Afin de limiter l'étude de l'évolution de l'occupation du sol, un rayon de 500 m autour de chaque lavogne a été défini.

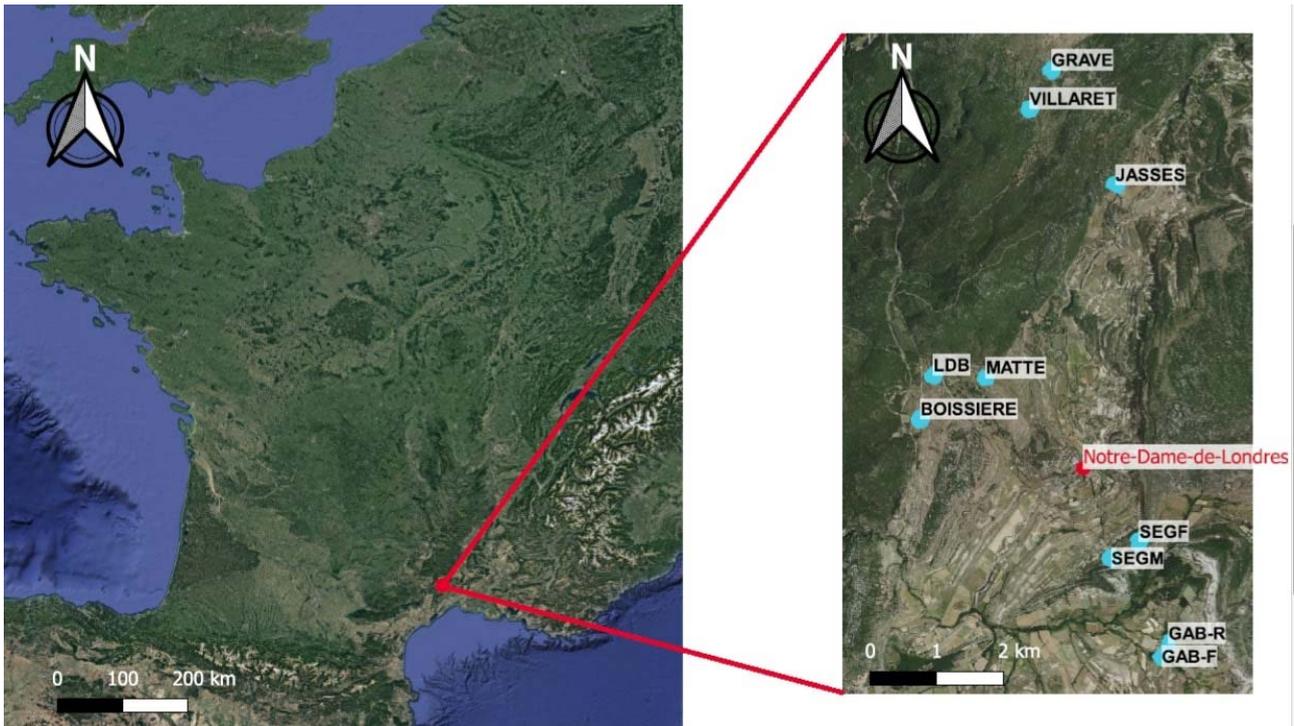


Figure 1. Localisation des lavognes étudiées sur la commune de Notre-Dame-de-Londres

Plusieurs bases de données d'occupation du sol étaient disponibles (Table 1). Cependant, nous avons utilisé les données BDForêt de 1992 et 2002, produites par l'Institut national de l'information géographique et forestière (IGN), car les autres n'étaient pas assez précises. Un remodelage préalable, par photo-interprétation avec photos aériennes issues du

site "remonterletemps.ign.fr" de l'IGN, a été nécessaire, car certaines limites d'unités de végétation ne correspondaient pas avec la base de données choisie. Les données BDForêt de 2002 ont alors été remodelées avec des photos aériennes de 2001 et les données de 1992 avec celles de 1996.

Table 1. Bases de données d'occupation du sol

Producteur	Date	Données
IGN	2002 et 1992	BDForêt
SIG L-R	2006	Occupation du sol V1
OSO Théia	2016	Département 34
IGN	2001	BD Carto
CorineLandCover	2005	CLC-12

Étude de la végétation passée

Les différentes photos aériennes que nous avons utilisées pour étudier la végétation passée proviennent de l'IGN (remonterletemps.ign.fr). L'évolution des milieux a été étudiée sur une soixantaine d'années, tous les 10 ans environs. Nous

avons pour cela sélectionné les photos aériennes des années 1956, 1971, 1996, 2001 et 2015. Les photos de 1971 et 1996, n'étant pas positionnées dans un système de coordonnées géographiques, ont été géoréférencées. La photo-interprétation nous a permis de localiser les différentes unités de

végétation présentes autour de chaque lavogne dans un rayon de 500 m. Pour suivre les changements que les milieux ont subis au cours du temps, les données de 2002 ont été remodelées pour réaliser l'occupation du sol de 2015 et les données de 1992 ont été remodelées pour réaliser 1971 puis 1956.

RESULTATS

1 - Relevés phytosociologiques

Les relevés de communautés végétales ont été effectués dans un rayon d'environ 100 m autour des lavognes par Arnau et al. (2019), dans le but d'en lister la flore. Les analyses

multivariées effectuées avec PAST ont permis de rapprocher des milieux qui présentent des similitudes floristiques. Lors de ces analyses, certaines espèces ont été retirées du jeu de données initial car elles biaisaient l'analyse. Une espèce n'a été prise en compte que si elle était présente dans au moins trois lavognes différentes. Le choix a donc été fait de joindre un aspect de terrain interprétatif lors du traitement des données, afin que les résultats obtenus restent cohérents avec la réalité du milieu. La Figure 2 présente les résultats de l'analyse multivariée sur les relevés phytosociologiques réalisés.

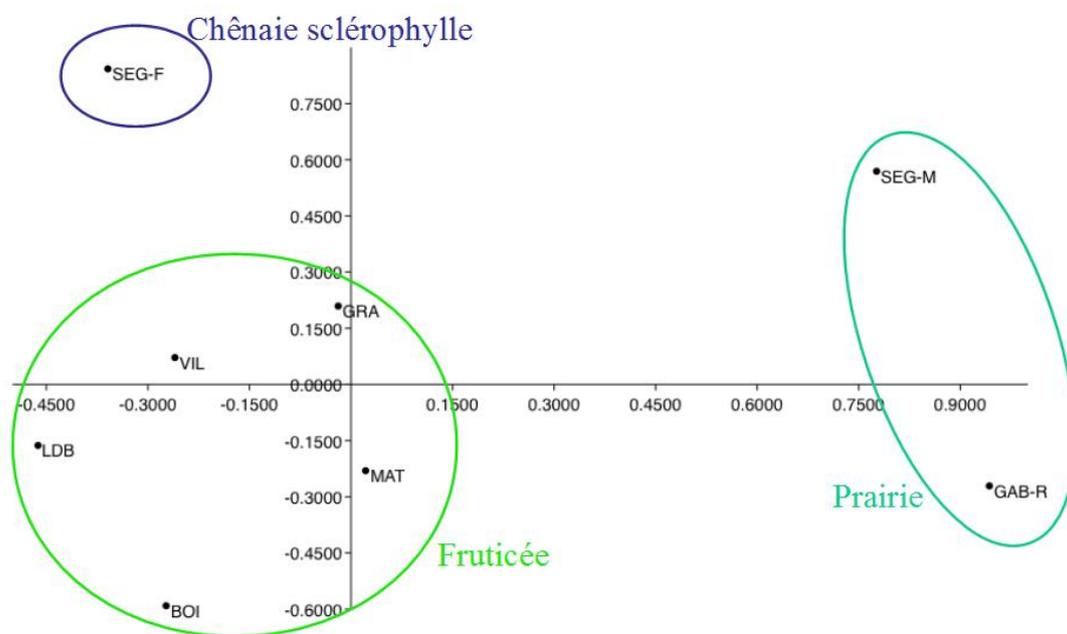


Figure 2. Plan 1/2 de l'AFC des données phytosociologiques réalisée sur 8 sites et 34 taxons

On peut y observer 3 regroupements de lavognes, correspondants à 3 milieux différents.

Groupe 1. Lavognes entourées de prairies

Le premier groupe de lavognes observé comprend SEG-M et GAB-R. Dans un rayon de 100 m autour de ces lavognes, on retrouve, en grande proportion, des espèces telles que *Carex flacca*, *Euphorbia nicaeensis*, *Globularia vulgaris* et *Thymus vulgaris*. La famille des Poacées est également très

présente sur ces zones. Aucun arbre n'a été observé.

Groupe 2. Lavognes entourées de fruticées/chênaies ouvertes

Un deuxième regroupement comprend les lavognes BOI, LDB, MAT, VIL et GRA. Un arbrisseau, *Thymus vulgaris*, et de nombreux arbustes tels que *Juniperus oxycedrus*, *Phillyrea latifolia*, *Pistacia terebinthus* et *Rubus ulmifolius* sont présents. Des arbres ont également été notés, comme *Quercus ilex*,

mais en proportion plus faible. Finalement, des herbacées telles que *Potentilla neumanniana* sont présentes autour de ces 5 lavognes.

Groupe 3. Lavogne à proximité d'une chênaie sclérophylle

La lavogne SEG-F se retrouve écartée de toutes les autres. Selon les relevés phytosociologiques, cette lavogne présente une importante proportion d'arbres (*Quercus ilex* et *Q. pubescens*) en mélange avec des arbustes (*Buxus sempervirens*, *Juniperus phoenicea*, *Phillyrea latifolia*, *Pistacia terebinthus*) et des herbacées (*Rubia peregrina*).

2- Occupation du sol actuelle et passée

La Figure 3 représente les 10 lavognes et les milieux environnants en 1956 et en 2015,

bornes chronologiques de notre étude. L'évolution globale de la surface d'occupation du sol des différents milieux sur l'ensemble des lavognes entre 1956 et 2015 peut être observée sur la Figure 4. Ces histogrammes couvrent la commune de Notre-Dame-de-Londres et permettent d'observer l'évolution des milieux sur environ 70 ans. Les changements les plus importants concernent les surfaces des fruticées et des chênaies. La fruticée diminue de 29%, passant de 402 ha à 283 ha, et la chênaie passe de 7 à 144 ha, ce qui correspond à une augmentation d'environ 1900%.

Il est important de noter qu'un biais concernant la photo-interprétation est possible : selon l'expérimentateur, une unité de végétation peut être considérée comme appartenant à deux milieux différents (une chênaie ou une chênaie ouverte par exemple).

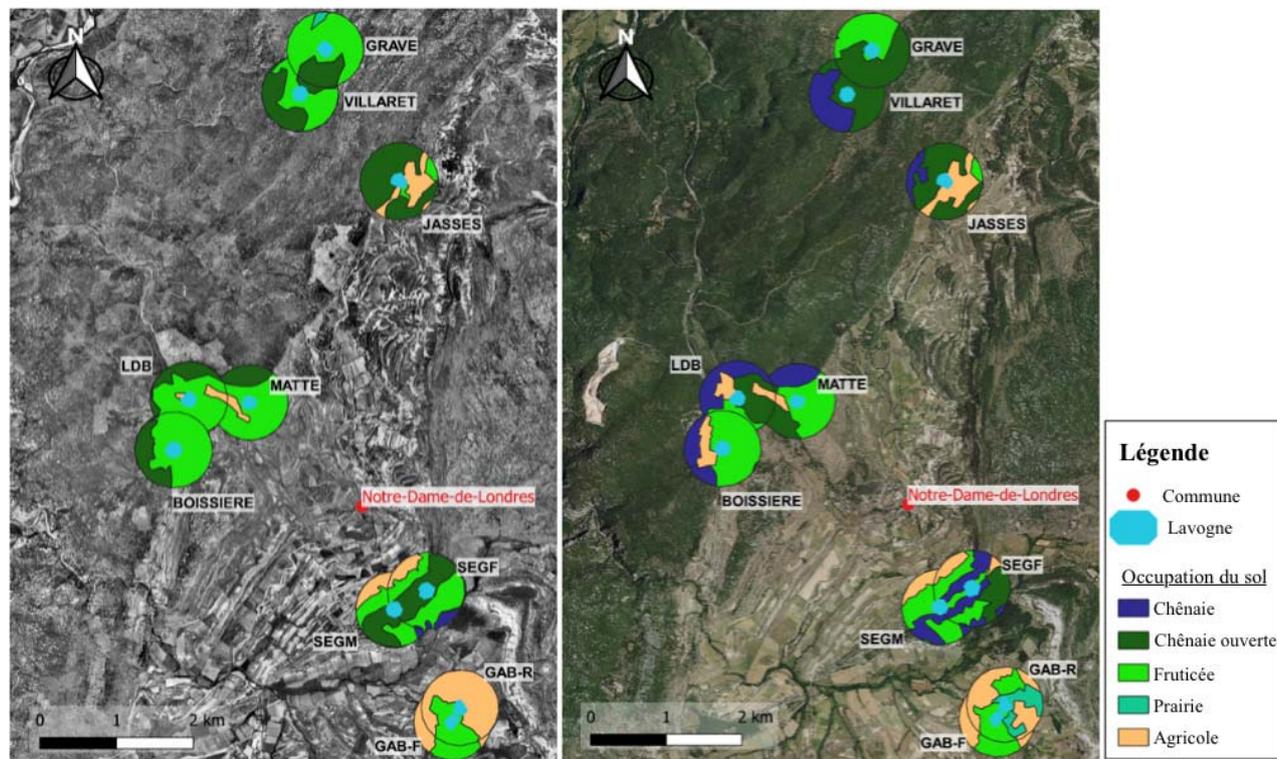


Figure 3. Occupation du sol dans un rayon de 500 m autour des lavognes en 1956 (à gauche) et en 2015 (à droite)

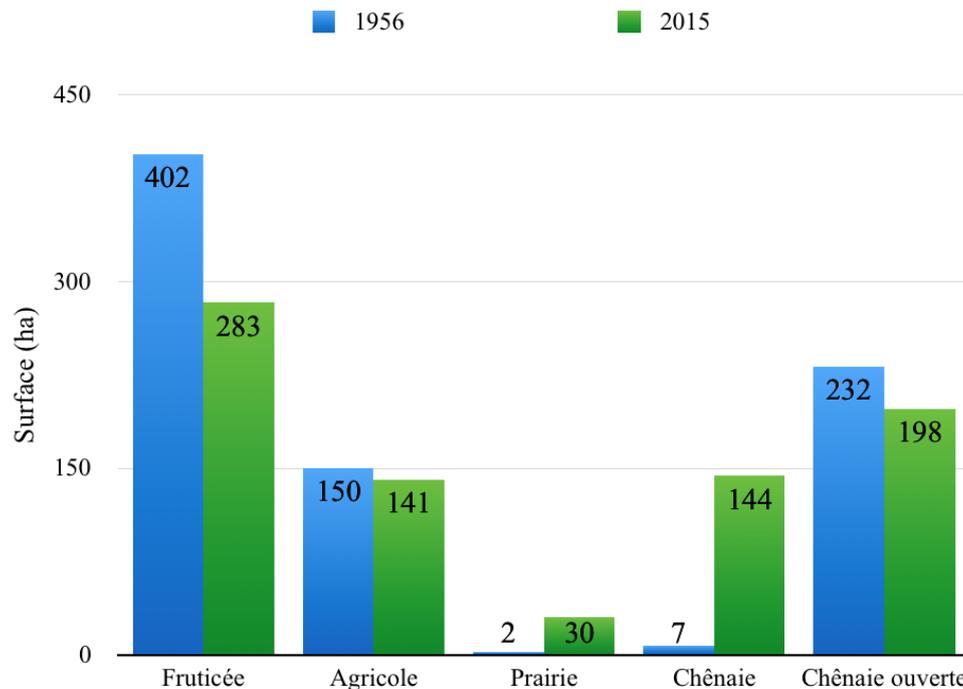


Figure 4. Évolution de la surface d'occupation du sol des différents milieux (en ha) entre 1956 et 2015 dans un rayon de 500 m autour des lavognes étudiées

DISCUSSION

1 - Relevés phytosociologiques

Groupe 1. Lavognes entourées de prairies

Lors de l'analyse des résultats, il a été remarqué que SEG-M et GAB-R se regroupent lors de l'analyse multivariée (Fig. 2). Le milieu environnant ces deux lavognes présente essentiellement des végétaux de type herbacés (*Carex flacca*, *Globularia vulgaris*, Poaceae ; Tison & de Foucault, 2014). On retrouve également des végétaux sous-arbustifs, qualifiés ici d'arbrisseaux et définis comme des "plantes vivaces [...], persistantes, ligneuses seulement à la base, dépassant rarement 1 m de hauteur" (Marouf & Reynaud, 2007), tels que *Thymus vulgaris*. Selon le Ministère de la Transition écologique et Solidaire, une prairie est un "écosystème dominé par des plantes herbacées, notamment des graminées" (<https://www.ecologique-solidaire.gouv.fr>).

Le grand taux de recouvrement des Poaceae indique donc que, du point de vue des

analyses multivariées, les lavognes SEG-M et GAB-R sont entourées de prairies.

Groupe 2. Lavognes entourées de fruticées/chênaies ouvertes

Le milieu environnant les lavognes BOI, LDB, MAT, VIL et GRA est dominé par des arbustes, associés à quelques arbres. Il correspond à un intermédiaire entre une prairie et une chênaie. Les proportions varient légèrement entre les différentes lavognes, une différenciation entre la fruticée et la chênaie ouverte peut alors être réalisée en fonction de la présence plus ou moins élevée de *Quercus spp.* Une chênaie ouverte possède une végétation arbustive ou herbacée avec quelques chênes épars et peut résulter de la dégradation de la chênaie fermée ou d'une recolonisation/régénération par/de cette chênaie (source : Corine Land Cover, 2000). Ce milieu intermédiaire correspond bien à la photo-interprétation sur l'année 2015, partagée entre fruticée et chênaie ouverte (Fig. 3).

Groupe 3. Lavogne entourée d'une chênaie sclérophylle

SEG-F se trouve écartée des autres lavognes sur l'AFC (Fig. 2). Ce site présente une forte proportion de chênes verts (Fig. 3) mêlés d'arbustes (*Buxus sempervirens*) et d'herbacées. La présence de cette flore, et particulièrement des arbres, indique que ce milieu est de type chênaie sclérophylle à *Quercus ilex* fermée. Les observations terrain sont bien en accord avec la définition : il s'agit d'une formation boisée où prédomine le chêne.

Les analyses multivariées ont permis de regrouper certains sites sur la base de leur composition floristique. Trois milieux principaux ressortent : la prairie, la fruticée et la chênaie sclérophylle. L'axe 1 des abscisses (Fig. 2) représente le degré d'ouverture du milieu. Les valeurs positives correspondent aux milieux ouverts (prairies) et les valeurs négatives aux milieux plus fermés (fruticée, chênaie). Quelques différences existent entre les résultats de l'AFC basés sur les relevés floristiques et les résultats de la photo-interprétation (Fig. 3). On peut l'expliquer par le fait que la vue aérienne décrit moins précisément la végétation qu'une analyse de terrain, et donne notamment peu d'information sur la hauteur des végétaux.

2- Occupation du sol

Fermeture du milieu

L'étude de l'évolution de l'occupation du sol autour des lavognes (Fig. 4) révèle une diminution de la surface des fruticées au profit des surfaces boisées. Un changement important de milieu a eu lieu autour de Notre-Dame-de-Londres entre 1956 et 2015. Cette dynamique correspond à une fermeture du milieu.

Succession écologique

Le terme de succession écologique fait référence à un processus de "changement plus ou moins prévisible et ordonné de la composition ou de la structure d'une communauté écologique" (Moreno-Casasola, 2008). Tout écosystème tend à atteindre son "climax", c'est-à-dire l'état le plus stable de

la succession (Pandolfi, 2008). Cette communauté climacique se maintient jusqu'à ce qu'une perturbation réinitialise le processus. Il s'agit donc de l'état vers lequel tend tout écosystème en l'absence de facteur limitant.

Les milieux ouverts seront ainsi colonisés petit à petit par une végétation arbustive puis arborescente. Dans la zone étudiée, la dynamique du milieu entraîne le développement d'une chênaie sclérophylle (*Quercus ilex*), remplacée plus tardivement par une chênaie caducifoliée (*Q. pubescens*), climax attendu de la région méditerranéenne (Collectif des Garrigues, 2013). La raison de cette évolution des communautés est la compétition interspécifique (Huston & Smith, 1987), plus forte chez les espèces des stades de succession écologique plus avancés. Cette dynamique des communautés entraîne des changements au niveau fonctionnel, en passant par exemple d'espèces héliophiles à des espèces sciaphiles (Bormann & Likens, 1994).

Dans la zone de Notre-Dame-de-Londres, les populations humaines ralentissent, entre autre par l'intermédiaire du pâturage (Le Floch et al., 2005), le processus de la succession écologique.

Pâturage

Le pâturage, défini comme l'action des animaux herbivores domestiques, est un frein à la succession écologique (Kovac et al., 2018). La zone étudiée présente une fermeture du milieu. Bien qu'on observe une augmentation démographique de la région (Table 2), la période post-1970 est en déprise agricole : le nombre d'agriculteurs actifs (éleveurs et cultivateurs) en France chute entre 1955 et 1988, de 6,5 à 1 million (Table 2). Cela peut être expliqué par le développement de la machinerie agricole qui a permis une augmentation importante du rendement sans nécessiter l'augmentation de la surface de terre (Source : Ministère de l'Agriculture). Les résultats corroborent ce phénomène : on observe une faible diminution de la surface agricole, qui passe, dans la zone étudiée, de 150 à 140 ha entre 1956 et 2015 (Fig. 4).

Table 2. Evolution du nombre d'habitants dans l'Hérault et à Notre-Dame-de-Londres, évolution du nombre d'agriculteurs actifs en France entre 1955 et 2015 (source : INSEE)

	1955	1968	1988	1999	2010	2015
Hérault (en nombre d'habitants)	-	589 816	-	896 668	-	1 120 164
Notre-Dames-De-Londres (en nombre d'habitants)	-	200	-	408	476	485
Nombres d'agriculteurs actifs (en millions) en France	6,3	-	1	-	0,5	-

La zone agricole de notre étude ne correspond qu'aux zones de terres cultivables. Elle n'inclut pas les zones de pâturage. Sur la commune de Notre-Dame-de-Londres, le nombre de chèvres a diminué de 46,7% et le nombre de brebis de 23,1% entre 2000 et 2010 (source : Ministère de l'Agriculture), ce qui atteste la diminution de l'activité de pâture. Une pression moins importante est alors exercée sur les milieux naturels, dont la fermeture induit la régression des espèces de milieu ouvert. Le milieu n'étant plus utilisé à des fins pastorales, il se referme. Nous assistons à la réactivation de la succession écologique.

CONCLUSION

L'utilisation conjointe de relevés phytosociologiques et de SIG a permis de reconstituer les changements d'occupation du sol autour de la commune de Notre-Dame-de-Londres sur 60 ans. Cinq milieux différents ont été identifiés : zone agricole, prairie, fruticée, chênaie ouverte et chênaie fermée. Nos résultats suggèrent que cette zone est sujette à une fermeture du milieu, conséquence de la succession écologique en l'absence de perturbations. Ce phénomène est expliqué par la déprise agricole qui s'observe à l'échelle de la France depuis les années 1950 (Table 2). En effet, la diminution de la pression pastorale permet aux milieux d'évoluer vers leurs stades matures, représentés dans la zone d'étude par la forêt caducifoliée à *Quercus pubescens* (Collectif des Garrigues, 2013). Seules des perturbations, naturelles ou anthropiques, sont susceptibles de ramener les écosystèmes vers des états antérieurs.

Il serait intéressant de poursuivre cette étude sur les décennies à venir afin d'observer la

progression et l'étendue de ce phénomène sur la zone de Notre-Dame-de-Londres.

REFERENCES

- Arnau A., Matringhem M., Ton L. (2019). Relation pollen-végétation dans les lavognes de Notre-Dame-de-Londres (Hérault). *Orpalm Synthesis*, 12 (2) : 19-34.
- Bormann F.H. & Likens G. (1994). *Pattern and Process in a Forested Ecosystem*. Springer-Verlag, New York, 272 p.
- Braun-Blanquet J. (1932). *Plant sociology, the study of plant communities*. McGraw-Hill Book Company, New York, 432 p.
- Chazel L. & Chazel M. (2012). *Découverte naturaliste des garrigues*. Éditions Quæ, Versailles, 207 p.
- Deshogues A. & Gilliéron P.-Y. (2009). *Geomatics e-learning with Exomatic : Implementation and assessment*. Proceedings of the Edulearn09 Congress of the IATED, 6-8 July, Barcelona, Spain.
- Huston M. & Smith T. (1987). Plant Succession: Life History and Competition. *The American Naturalist*, 130 (2) : 168-198.
- Kovac M., Hladnik D. & Kutnar L. (2018). Biodiversity in (the Natura 2000) forest habitats is not static: its conservation calls for an active management approach. *Journal for Nature Conservation*, 43 : 250-260.
- Collectif des Garrigues (2013). *Atlas des garrigues : regards croisés - Entre vallée de l'Hérault et vallée de la Cèze*. Les Écologistes de l'Euzière, Prades-le-Lez, 359 p.
- Le Floch S., Devanne A. & Deffontaines J. (2005). La « fermeture du paysage » : au-delà du phénomène, petite chronique d'une construction sociale. *L'Espace géographique*, 20 (1) : 49-64.
- Marouf A. & Reynaud J. (2007). *La botanique de A à Z*. Dunod, Malakoff, 342 p.

- Martin P. & Les Écologistes de l'Euzière. (1997). *La nature méditerranéenne en France*. Delachaux et Niestlé, Paris, 272 p.
- Molina J.-F., Rodríguez-Gonzálvez P., Molina C., González-Aguilera D. & Espejo F. (2014). Geomatic methods at the service of water resources modelling. *Journal of Hydrology*, 509 : 150-162.
- Moreno-Casasola P. (2008). Succession. In : S.E. Jørgensen & B.D. Fath (éds). *Encyclopedia of Ecology*. Elsevier Science, Amsterdam, pp. 971-976.
- Pandolfi J.M. (2008). Succession. In : S.E. Jørgensen & B.D. Fath (éds). *Encyclopedia of Ecology*. Elsevier Science, Amsterdam, pp. 3416-3424.
- Tison J.-M. & de Foucault B. (2014). *Flora Gallica Flore de France*. Biotope Éditions, Mèze, 1195 p.
- Trabaud L. (1991). Le feu est-il un facteur de changement pour les systèmes écologiques du bassin méditerranéen? *Science et changements planétaires / Sécheresse*, 2 (3) : 163-174.

RELATION POLLEN-VEGETATION DANS LES LAVOGNES DE NOTRE-DAME-DE-LONDRES (HERAULT)

Alice Arnau¹, Marine Matringhem², Louis Ton³

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

¹ alice.arnau@etu.umontpellier.fr, ² marine.matringhem@etu.umontpellier.fr,

³ louis.ton@etu.umontpellier.fr

Encadrement : Serge Muller

Citation : Arnau A., Matringhem M., Ton L. (2019). Relation pollen-végétation dans les lavognes de Notre-Dame-de-Londres (Hérault). *Orpalm Synthesis*, 12 (2) : 19-34.

Résumé : Le but de cette étude fondée sur l'approche palynologique est de (1) comparer les enregistrements polliniques de surface (actuels) avec la végétation environnante directement observable, (2) identifier les biais principaux des enregistrements polliniques. Pour mener à bien notre objectif, des relevés botaniques et polliniques ont été effectués autour de neuf lavognes dans le bassin de Saint-Martin-de-Londres (Hérault, France). Les analyses des données obtenues relatent une fiabilité très relative de la représentation des paysages par les enregistrements polliniques, qui sont fortement influencés par les taxons arboréens à forte capacité de pollinisation.

Mots clés : palynologie, reconstitution des paysages, taxons arboréens

Abstract: *Pollen-vegetation relationships in the artificial ponds of Notre-Dame-de-Londres (Hérault)*. This study based on palynology aims at (1) comparing modern pollen records with the surrounding vegetation that is directly observed, (2) identifying the main biases of pollen records. In order to reach our objectives, botanical and pollen surveys have been carried out on 9 artificial ponds in the Saint-Martin-de-Londres basin (Hérault, France). Data analyses show a weak reliability between local vegetation and modern pollen record probably strongly influenced by tree species with strong pollination capacities.

Keywords: Palynology, landscapes reconstitution, tree species

La région méditerranéenne est un territoire subissant une sécheresse estivale prononcée (Daget, 1977) rendant les zones humides permanentes rares (Revelles & van Geel, 2016). Les populations humaines, lorsqu'elles ont colonisé ce territoire fertile, ont su pallier ce problème par l'aménagement de points d'eau appelés « lavognes », creusés dans des zones

calcaires non drainantes ou parfois bétonnés sur des substrats drainants. Ces mares, mises en place dans le but d'abreuver le bétail (Le Collectif des Garrigues, 2013), constituent des milieux privilégiés pour la conservation de divers bioindicateurs, traces organiques du fonctionnement actuel ou passé d'un écosystème qui prennent toute leur

importance dans des disciplines telles que la paléoécologie.

On compte parmi ces indices le pollen produit par les Spermatophytes, objet d'étude de la palynologie (Reille, 1990). La nature complexe de la paroi externe (exine) du grain de pollen lui confère en effet deux caractéristiques très utiles à l'étude d'événements passés : (1) une extraordinaire résistance à la décomposition, et (2) une relative facilité d'identification par les apertures et l'ornementation, qui sont propres à chaque taxon (Champreux et al., 2015).

La fonction du grain de pollen est de disperser les gamètes mâles de l'individu dont il est issu, afin que ceux-ci transmettent son patrimoine génétique à la génération suivante par la reproduction sexuée. Les Spermatophytes ont développé une impressionnante diversité de stratégies pour accomplir cette mission, allant de la dispersion hasardeuse, par le vent, de millions de grains de pollen sur plusieurs kilomètres, au transport de quelques grains seulement de fleur en fleur, sur le dos d'un insecte dupé. Certaines plantes vont même jusqu'à pratiquer l'autofécondation, qui n'implique aucun transport des gamètes (Medel et al., 2018).

Ces nombreuses variations complexifient le travail du palynologue, lorsque celui-ci tente de déduire d'un spectre pollinique fossile la composition végétale d'un paléoenvironnement. Le mode de dispersion des espèces biaise leur représentation dans les échantillons polliniques, et en ce sens, les plantes anémogames, au pollen massivement dispersé à tous vents, sont bien souvent surreprésentées aux dépens de celles utilisant d'autres stratégies. Les précédentes études (Champreux et al., 2015 ; Di-Stasi et al., 2017) suggèrent que le spectre pollinique est effectivement

représentatif de la végétation régionale (>100m du site de prélèvement), mais qu'il est moins fidèle à l'environnement local.

Faute de pouvoir remédier à cette représentativité inégale des espèces, il apparaît donc nécessaire de perfectionner notre compréhension des mécanismes qui la régissent. Cette approche permettra d'ajuster au mieux notre interprétation des spectres polliniques fossiles, et ainsi d'affiner peu à peu notre vision des environnements passés.

Les objectifs de ce travail sont de (1) comparer les enregistrements polliniques de surface (actuels) avec la végétation environnante directement observable, (2) identifier les biais principaux des enregistrements polliniques.

MATERIEL ET METHODES

1 - Sites de prélèvements

Le site d'étude se situe sur les communes de Ferrières-les-Verreries, Notre-Dame-de-Londres, Mas-de-Londres et Rouet, dans le Bassin de Londres, dont les caractéristiques géologiques et climatiques sont uniques dans la région de Montpellier. Constitué d'une alternance de calcaires et de marnes éocènes, ce bassin est soumis à un climat plus contrasté que le littoral (plus chaud en été, plus froid en hiver), qui explique notamment l'absence de cours d'eau permanent et la rareté des zones humides. Toutefois, la pratique du pastoralisme encore bien présente a permis la mise en place de lavognes. Neuf lavognes ont été choisies pour notre étude : Saint-Etienne de Gabriac (SEG-G), Gabriac-Route (GAB-R), Gabriac-Frêneie (GAB-F), les Jasses (JAS), la Matte (MAT), Boissière (BOI), Villaret (VIL), la Grave (GRA), et Logis du Bois (LDB) (Fig. 1).

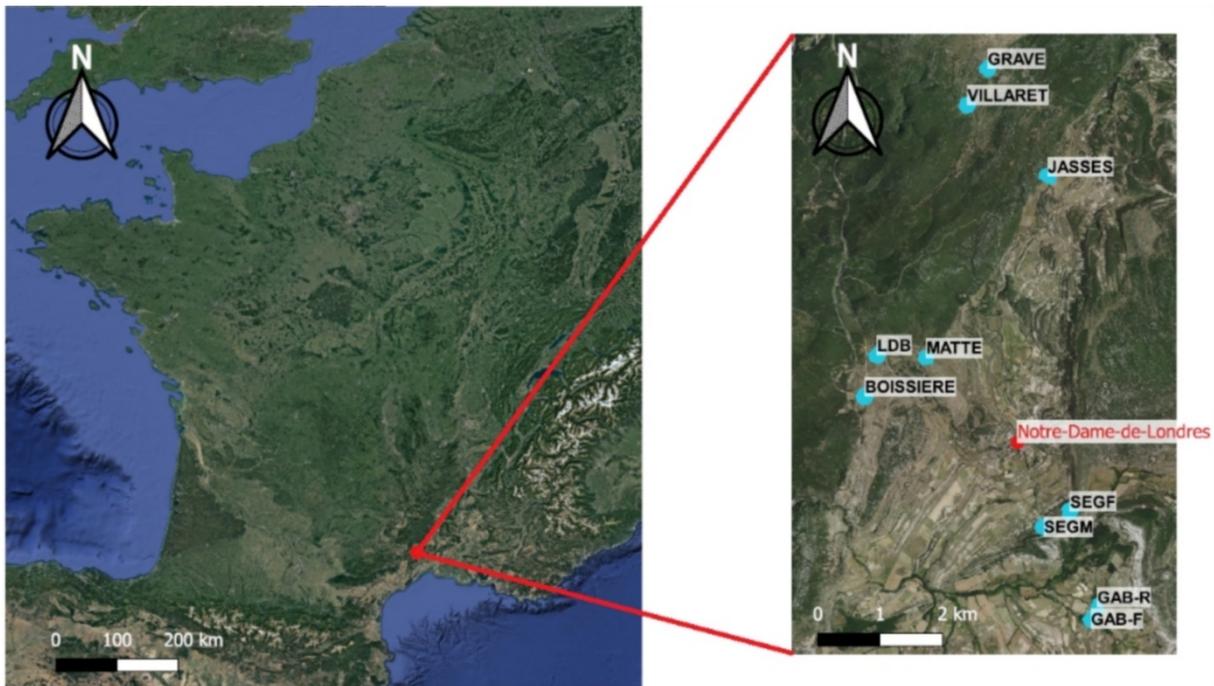


Figure 1. Carte de localisation des 9 lavognes étudiées (Bassé et al., 2019). SEG-F (“forêt”) et SEG-M (“mare”) correspondent à deux milieux se rapportant à une seule et même mare : SEG (“Saint-Etienne de Gabriac”).

2- Relevés phytosociologiques

Dans un rayon de 100 m autour de chaque mare, nous avons relevé la totalité des espèces végétales visibles en leur attribuant des indices de pourcentage de recouvrement d’après la méthode de Braun-Blanquet (1932).

3 - Prélèvement du sédiment

Une perche en bois surmontée d’un tube en plastique PVC a permis de recueillir environ 3 cm³ de sédiments dans la partie superficielle du fond de chaque lavogne.

4 - Préparation des échantillons

Les 10 échantillons récoltés ont été traités d’après le protocole de Berglund & Raska-Jasiewiczowa (1986). Il consiste à éliminer les carbonates par de l’acide chlorhydrique à 20% (HCl) puis à faire une défloculation avec de l’hydroxyde de potassium (KOH). Plusieurs rinçages permettent ensuite d’éliminer les acides humiques et la silice par de l’acide fluorhydrique (HF) à 70% (ici pendant 15 jours) puis les fluosilicates par de l’HCl. Enfin, la cellulose est

dégradée par une acétolyse. Toutes ces étapes ont pour but de rendre les lames plus lisibles lors de l’identification des grains de pollen. La préparation des lames a été faite en incorporant de la glycérine dans les culots de pollen extraits, puis en montant 25µl de ce mélange sous une lamelle fixée à l’histolaque.

5 - Observation des échantillons

Deux lames ont été montées par mare afin que trois comptages soient réalisés par mare. Au minimum 100 grains de pollen ont été comptés par personne.

Pour chaque mare, si les données concordaient entre les trois observateurs, celles-ci ont été additionnées pour calculer une somme pollinique (nombre total de grains comptés par les trois observateurs), une concentration pollinique ($CP = \frac{\text{Nombre de grains comptés} \times \text{Volume au culot de l'échantillon} \times \text{Nombre de lignes total sur chaque lame}}{\text{Volume de l'échantillon mis sur la lame} \times \text{Nombre de lignes comptées} \times \text{Volume niveau de}}$

l'échantillon)), et une richesse pollinique (nombre de taxons par mares).

6 – Analyse des données

A l'issue des comptages, un diagramme pollinique a été réalisé à l'aide du logiciel Polpal.

Des indices de [Davis \(1984\)](#) ont été calculés pour chaque taxon pollinique afin d'étudier la relation entre spectre pollinique et végétation environnante. Ces indices reflètent chacun un degré différent de représentation du taxon concerné dans le spectre pollinique :

- L'indice A ($A = B0/(P0+P1+B0)*100$) donne le pourcentage de sites où le taxon a été trouvé à la fois dans le pollen et dans la végétation. Quand elle est élevée, sa valeur reflète donc une représentation fidèle du recouvrement du taxon dans le spectre pollinique.
- L'indice U ($U = P1/(P1+B0)*100$) donne le pourcentage de sites où le taxon n'a été trouvé que dans la végétation. Il reflète ainsi l'éventuelle sous-représentation du taxon dans le spectre pollinique.
- L'indice O ($O = P0/(P0+B0)*100$) donne le pourcentage de sites où le taxon n'a été trouvé que dans le pollen. Sa valeur est élevée si le taxon est surreprésenté dans le spectre pollinique.

Dans les formules citées ci-dessus, B0 représente le nombre de sites où le taxon a été recensé à la fois dans la végétation et dans l'échantillon pollinique, P0 correspond au nombre de sites où il n'a été recensé que sous forme pollinique et P1 équivaut au nombre de sites où il n'a été recensé que dans la végétation lors du relevé botanique.

A partir des valeurs de ces indices et d'après les études précédentes de [Champreux et al. \(2015\)](#) et de [Di-Stasi et al. \(2017\)](#), différentes catégories de taxons ont été définies : les taxons fortement associés (TFA, avec $A > 65\%$) ; les taxons associés (TA, avec $50\% < A \leq 65\%$) ; les

taxons faiblement associés (TfA, $A \leq 50\%$) ; les taxons non associés (TNA, avec $A = 0$ et taxons présents seulement dans la végétation) ; les taxons surreprésentés (TS, $A \leq 50\%$, $O > 50\%$ et $U = 0$) et les taxons à une seule occurrence (T1) dont un seul grain de pollen a été comptabilisé.

Des tests de corrélation entre recouvrement végétatif (%) et proportion pollinique (%) ont été réalisés pour les trois taxons dominants sur le diagramme pollinique. Le test paramétrique de [Pearson \(1900\)](#) a été employé lorsque les données polliniques et de recouvrement d'un taxon suivaient une loi normale ; celui de [Spearman \(1904\)](#) (non paramétrique) l'a remplacé lorsque ce n'était pas le cas. La normalité des données a été testée avec le test de [Shapiro-Wilk \(1965\)](#). Le seuil de significativité a été fixé à 5% pour tous les tests.

Une courbe de relation entre proportion de pollen arboréen (taxons ligneux) et recouvrement arboréen réel (en calculant la proportion d'habitats à dominance arborée dans un rayon de 100m autour de la mare, d'après [Bassé et al. \(2019\)](#)) a été tracée afin de savoir si le pollen est un bon indicateur de fermeture du milieu.

Pour étudier les relations de parenté entre les mares, deux Classifications Hiérarchiques Ascendantes (CHA) ont été réalisées avec les données polliniques d'une part et avec celles de végétation d'autre part. Ces deux CHA ont été comparées afin de caractériser le lien entre pollen et végétation.

Enfin, les taxons aquatiques n'ont été pris en compte que dans le calcul des indices de [Davis \(1984\)](#), car ils ne sont pas issus d'une dispersion et ne rentrent donc pas dans le cadre des autres analyses réalisées ici.

RESULTATS

1- Diagramme pollinique

Les trois taxons dominants sont, dans l'ordre décroissant, le genre *Pinus*, *Q. ilex*-type et *Quercus pubescens*-type, typiques du secteur, (plus de 5% sur toutes les

mares) (Fig. 2). *Pinus* dépasse les 20% sur toutes les mares sauf sur VIL (10%). *Q. ilex*-type constitue environ 15% de la somme pollinique sur les mares. *Quercus pubescens*-type constitue environ 10% du pollen. Concernant les autres taxons, leur fréquence dépasse rarement les 5%. Parmi les éléments remarquables de ce diagramme, citons *Fraxinus* qui dépasse 30% sur GAB-F, alors qu'il ne dépasse jamais les 5% sur les autres mares, et certains taxons exceptionnels détectés dans une seule mare : *Myrtus*, *Castanea*, *Fagus*, *Betula*, *Ilex*, *Corylus*, *Erica*-type (Fig. 2). La fréquence d'indéterminés est relativement constante entre les mares, autour de 20%.

Les taxons aquatiques (Cyperaceae, *Myriophyllum*, *Xanthium*-type, Ranunculaceae, *Typha*) n'ont pas été pris en compte pour les études suivantes, à l'exception des indices de Davis (1984).

2- Classification Hiérarchique Ascendante

Une ségrégation de la mare GAB-F est clairement observable au sein des deux arbres de parenté (Fig. 3). De plus, les mares SEG-G et GAB-R forment un groupe apparenté (Fig. 3).

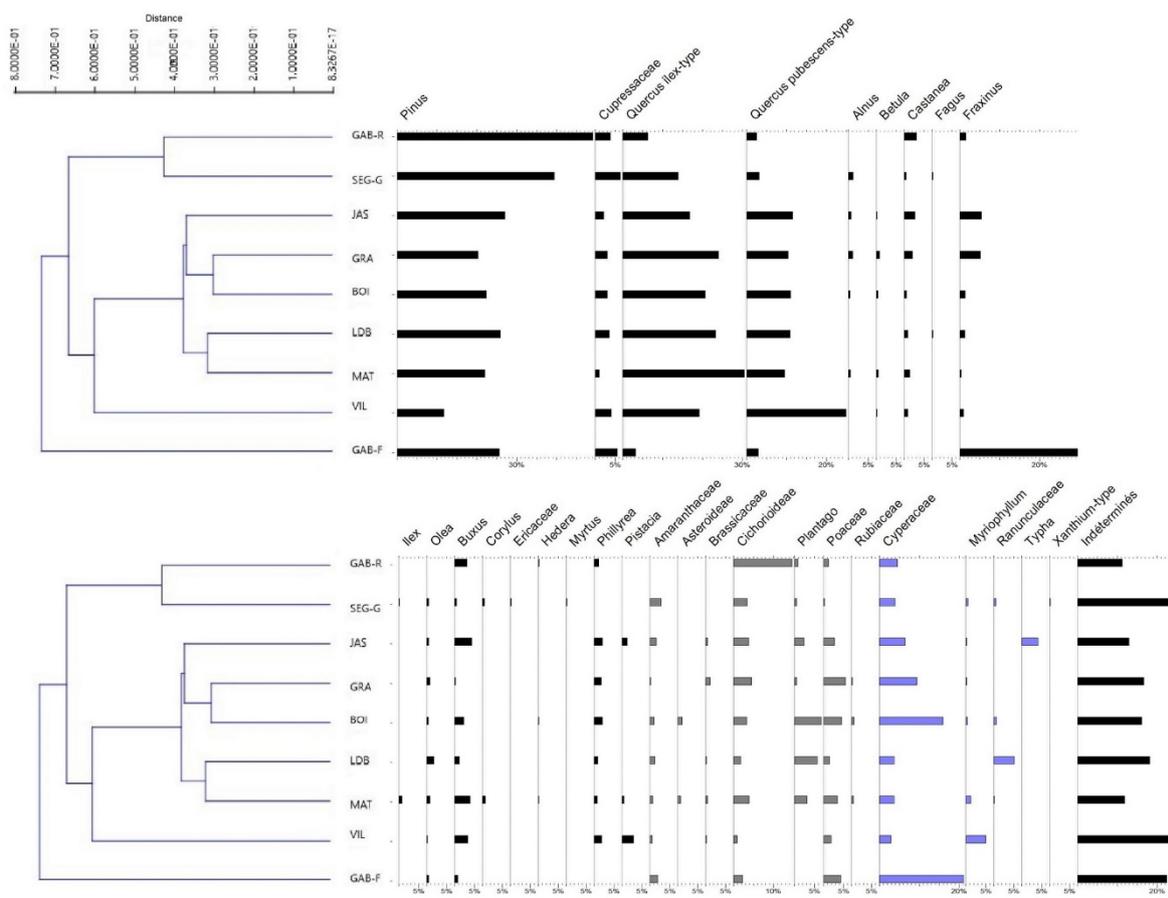


Figure 2. Diagramme pollinique des neuf lavognes étudiées. Le pourcentage de chaque taxon par rapport à la totalité des pollen comptés est indiqué en abscisse. Le diagramme est mis en regard de la Classification Hiérarchique Ascendante (CHA) pollinique des mares.

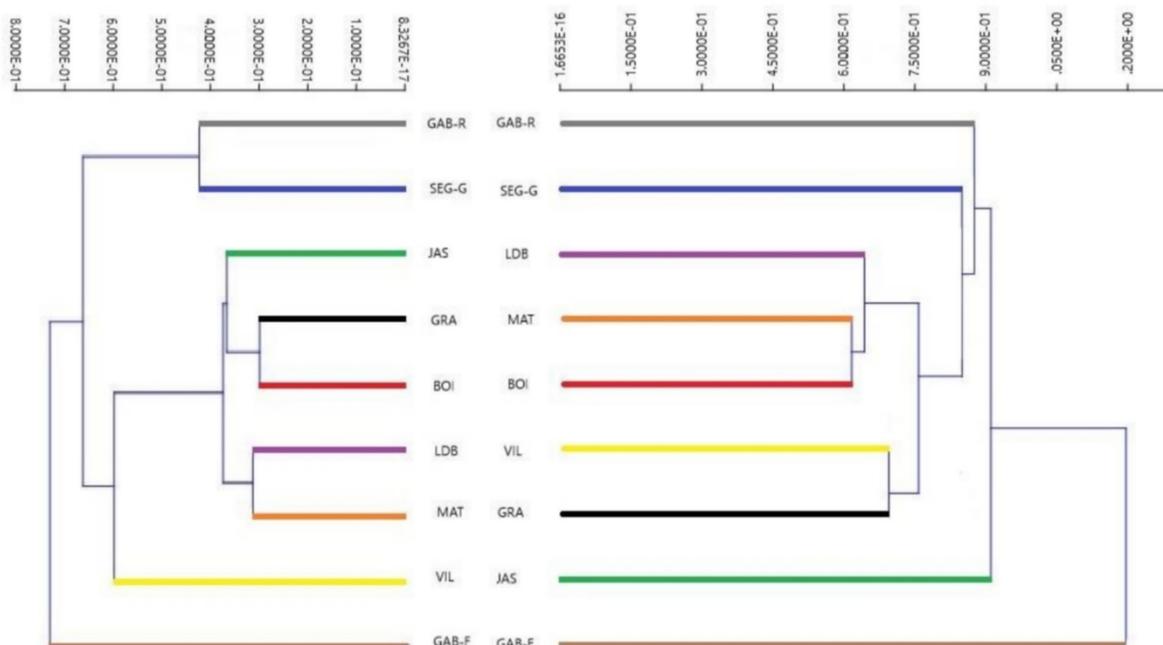


Figure 3. Classification Hiérarchique Ascendante (CHA) des lavognes issue des relevés floristiques (à droite), en face de celle issue des enregistrements polliniques (à gauche).

Les mares LDB et MAT sont, quelle que soit la CHA considérée, très proches (Fig. 3). La position de BOI et de GRA varie quelque peu entre les deux arbres de parenté, mais ces quatre mares forment toujours un groupe central. La position de JAS et VIL est par contre très différente d'une CHA à l'autre (Fig. 3).

Les CHA pollinique et végétative traduisent donc des relations de parenté assez semblables entre les mares : trois mares bien individualisées (GAB-F, SEG-G, GAB-R) avec un groupe central (BOI, MAT, LDB, GRA, JAS, VIL) composé de lavognes plus étroitement apparentées, mais dont les relations internes varient suivant la CHA considérée.

3- Indices de Davis et taxons dominants

Les données de *Quercus pubescens*-type suivent toutes une loi normale ($p\text{-value}_{\text{pollen}} = 0,049 < 0,05$; $p\text{-value}_{\text{recouvrement}} = 0,0007 < 0,05$). Leur coefficient de corrélation est relativement élevé ($cor = 0,62$), mais la p-value qui y est associée est de $0,08 (> 0,05)$ (Fig 4(B)).

Pour *Quercus ilex*-type, aucun jeu de données ne suit de loi normale ($p\text{-value}_{\text{pollen}} = 0,84 > 0,05$; $p\text{-value}_{\text{recouvrement}} = 0,12 > 0,05$). Ce n'est le cas que pour le recouvrement chez *Pinus* ($p\text{-value}_{\text{pollen}} = 0,23 > 0,05$; $p\text{-value}_{\text{recouvrement}} = 3.217.10^{-7} <$

$0,05$). Le coefficient de corrélation ρ est de $0,48$ et la p-value est égale à $0,19 (> 0,05)$ pour *Q. ilex* (Fig 4(C)). Pour *Pinus*, ρ vaut $0,41$ et la p-value atteint la valeur de $0,27 (> 0,05)$ (Fig 4(A)).

Les nuages de points des deux *Quercus*-type sont répartis assez équitablement au-dessus et en dessous de la droite d'équation $x=y$ (Fig 4(B) et 4(C)). Les points de données de *Pinus* sont au contraire tous regroupés sous cette droite $x=y$ (Fig 4(A)).

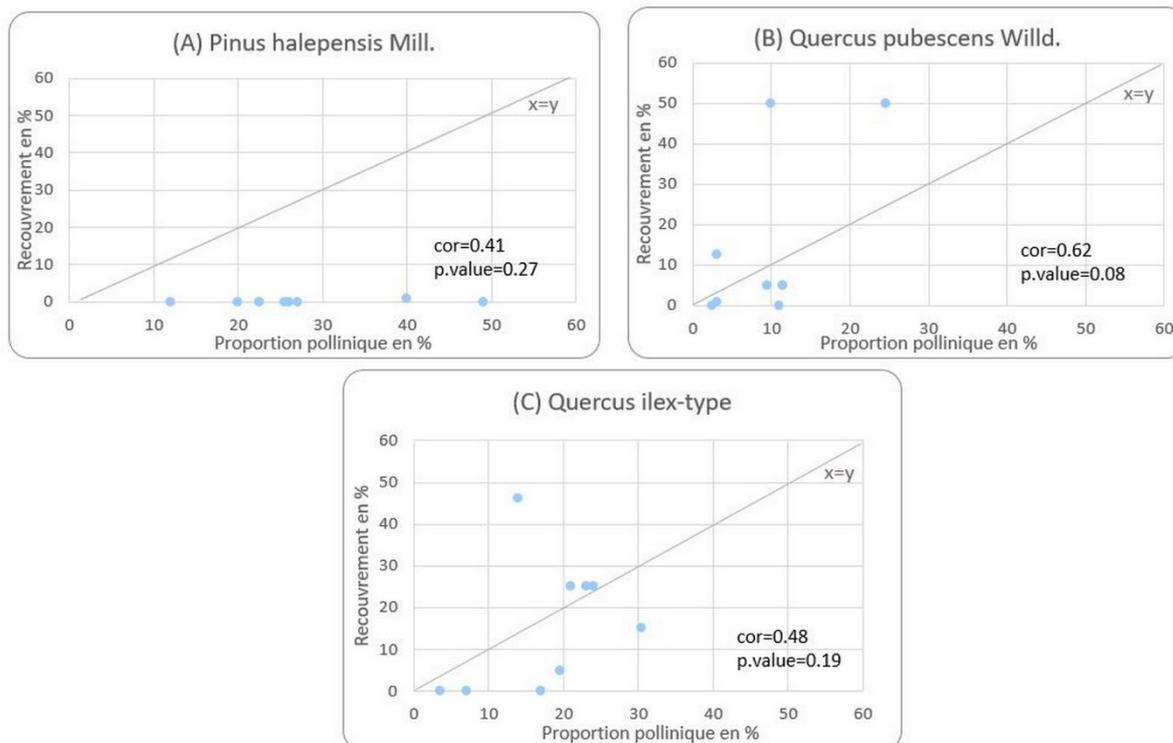


Figure 4. Représentation du recouvrement des trois taxons polliniques dominants (*Quercus pubescens*-type, *Q. ilex*-type et *Pinus*) obtenus par relevé phytosociologique en fonction de leurs proportions polliniques respectives. Les points représentent les différentes mares, les coefficients de corrélation obtenus par les tests de [Pearson \(1900\)](#) et de [Spearman \(1904\)](#) ainsi que les p-values associées sont indiqués pour chaque taxon.

Les indices de Davis classent *Q. pubescens*-type parmi les taxons fortement associés (TFA). Il a été trouvé à la fois dans le pollen et dans la végétation dans 88,89% des sites. *Q. ilex*-type est également classé dans cette catégorie, bien qu'il n'ait été trouvé dans le pollen et la végétation que dans 66,67% des sites. *Pinus* a par contre été placé parmi les taxons surreprésentés (TS), puisque, dans 88,89% des sites, seul son pollen a été observé ([Table 1](#)).

Les Cupressaceae, les Cyperaceae, les Poaceae, *Phillyrea* (autres TFA) et *Plantago* (seul TA) présentent une forte adéquation entre présence dans la végétation et présence dans le spectre pollinique ([Table 1](#)).

La [Table 1](#) met par ailleurs en évidence que les TS (*Alnus*, *Betula*, *Castanea*, *Fraxinus*, *Fagus*, *Ilex*, *Olea*, *Pinus*, *Buxus*, *Corylus*, *Amaranthaceae*, *Cichorioideae*, *Myriophyllum*, *Typha*) constituent la classe dominante, bien que toutes soient représentées au moins par un taxon.

Table 1. Indices de [Davis \(1984\)](#) des différents taxons polliniques recensés, mesurant l'adéquation entre les enregistrements polliniques et les relevés botaniques. Les taxons sont classés en différentes catégories selon les valeurs de leurs indices A, U et O : TFA = taxons fortement associés ; TA = taxons associés ; TfA = taxons faiblement associés ; TNA = taxons non associés ; TS = taxons surreprésentés et T1 = taxons à une seule occurrence. Ces trois indices se basent sur les paramètres suivants : B0 = nombre de sites où le taxon est présent dans la végétation et dans le spectre pollinique ; P0 = nombre de sites où le taxon n'est présent que dans le spectre pollinique ; P1 = nombre de sites où le taxon n'est présent que dans la végétation. Leurs modalités de calcul sont détaillées dans la partie Matériel & Méthodes - Analyses.

Catégories de taxons	Taxons	P0	P1	B0	A	U	O
TFA	Cupressaceae, <i>Quercus pubescens</i> -type	1	0	8	88,89	0	11,11
	Cyperaceae	2	0	7	77,78	0	22,22
	<i>Quercus ilex</i> -type	3	0	6	66,67	0	33,33
	<i>Phillyrea</i>	1	1	6	75	14,29	14,29
	Poaceae	0	0	9	100	0	0
TA	<i>Plantago</i>	2	1	5	62,5	16,67	28,57
TfA	Brassicaceae	4	1	1	16,67	50	80
	<i>Pistacia</i>	0	4	3	42,86	57,14	0
	Ranunculaceae	1	2	3	50	40	25
	Rubiaceae	2	5	1	12,5	83,33	66,67
TNA	<i>Hedera helix</i>	3	2	0	0	100	100
	Asteroideae	2	2	0	0	100	100
TS	<i>Pinus</i>	8	0	1	11,11	0	88,89
	<i>Alnus, Betula</i>	5	0	0	0	0	100
	<i>Castanea</i>	8	0	0	0	0	100
	<i>Fraxinus</i>	5	0	3	37,5	0	62,5
	<i>Corylus, Ilex, Fagus</i>	2	0	0	0	0	100
	Amaranthaceae, <i>Olea</i>	7	0	1	12,5	0	87,5
	<i>Buxus</i> , Cichorioideae	5	0	4	44,44	0	55,56
	<i>Myriophyllum</i>	5	0	1	16,67	0	83,33
	<i>Typha</i>	1	0	0	0	0	100
T1	<i>Erica</i> -type, <i>Myrtus</i>	1	0	0	0	0	100
	<i>Xanthium</i> -type	1	1	0	0	100	100

4- Courbe pollen arboréen/ recouvrement arboréen réel

La fréquence de pollen arboréen est très homogène entre les mares, variant de 65% à 75% de la totalité des pollen comptés ([Fig. 5](#)). Le recouvrement réel arboréen,

estimé par lecture cartographique ([Bassé et al., 2019](#)), est au contraire très variable, allant de 33% à 93% de recouvrement. Le coefficient de corrélation entre ces deux variables est donc quasiment nul.

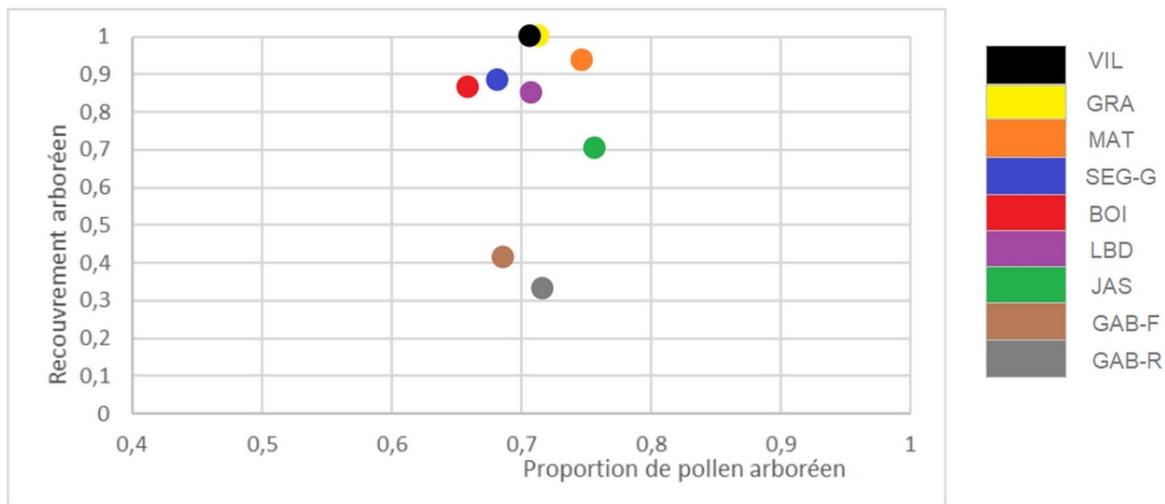


Figure 5. Représentation (pour chaque lavogne étudiée) du recouvrement arboréen estimé par photo-interprétation en fonction de la proportion de pollen arboréen trouvée dans les prélèvements de sédiments.

DISCUSSION

L'omniprésence de *Pinus*, *Quercus ilex*-type et *Q. pubescens*-type (Fig. 2) s'explique par plusieurs facteurs. Premièrement, ceux-ci sont connus pour se disperser à grande distance et être surreprésentés dans les spectres polliniques (Beaulieu, 1977), à la différence des autres taxons qui ont tendance à être sous-représentés. D'autre part, *Quercus ilex* et *Q. pubescens* sont les essences arboréennes dominantes sur notre zone d'étude. Or, la grande majorité des arbres européens pratiquent l'anémogamie, opposée à l'entomogamie, plus courante chez les herbacées. Il apparaît donc normal que les deux *Quercus* mentionnés dominent le spectre pollinique avec *Pinus* qui, même si quasiment absent de nos relevés de végétation, est surreprésenté du fait d'une dispersion très efficace grâce aux ballonnets développés de ses grains de pollen.

La forte proportion d'indéterminés (environ 20%) (Fig. 2) peut être expliquée par le manque d'expérience des observateurs. Ce biais est à prendre en compte pour l'analyse des autres figures dans la mesure où la reconnaissance des taxons polliniques a été biaisée, souvent en faveur des taxons arboréens.

Les taxons exceptionnels sont tous issus d'apports régionaux, l'aire de répartition des taxons concernés étant distantes de plusieurs dizaines de kilomètres de la zone d'étude.

Enfin, le diagramme pollinique permet d'expliquer les liens de parenté polliniques unissant les mares. En effet, le regroupement de GAB-R et SEG-G dans la Figure 3 peut s'expliquer par leur faible proportion de *Quercus pubescens*-type associée à une forte proportion de Cichorioideae. VIL est la mare possédant le moins de *Pinus*, taxon phare du diagramme pollinique (Fig. 2). Cette mare s'en trouve ainsi isolée dans la CHA pollinique (Fig. 3).

On peut noter que la CHA issue du relevé botanique reflète fidèlement la proximité géographique des mares (Fig. 1 et 3), excepté pour GAB-F. L'isolation de GAB-F peut être expliquée par le fait que ce soit la seule mare qui soit située dans un boisement (frênaie) peu diversifié car dominé par *Fraxinus angustifolia* (Fig. 3).

L'apparement des mares SEG-G et GAB-R peut s'expliquer par des approches géographique et pollinique. D'un point de vue géographique, SEG-G et GAB-R sont proches (Fig. 1), situées au fond du bassin de Notre-Dame-de-Londres, et pourraient ainsi bénéficier d'un même microclimat.

D'un point de vue pollinique, ces deux mares ont la particularité de posséder à la fois beaucoup de Cichorioideae et peu de *Quercus pubescens*-type (Fig. 2). La faible représentation de *Quercus pubescens*-type se retrouve également dans les relevés de végétation. Elle a probablement une origine différente sur chacun des deux sites : la mare GAB-R se situe dans un contexte très ouvert, dans une prairie, où l'activité de pâturage pratiquée laisse peu de place à l'installation de *Q. pubescens*. Quant à la mare SEG, celle-ci est toujours dans un milieu ouvert mais en cours de fermeture, entourée de yeuseraies (taillis de *Quercus ilex*). Or, la présence de *Quercus ilex* indique bien souvent un stade forestier jeune, exploité par l'Homme, où *Quercus pubescens* ne peut se développer car il arrive plus tard dans la succession végétale (Le Collectif des Garrigues, 2013).

Les mares LDB, MAT et BOI sont proches dans les deux CHA. Outre leur proximité géographique, celles-ci sont situées dans des milieux semblables de garrigues fermées avec peu de cultures, à la limite entre sols marneux et calcaires.

Le cas de JAS, VIL et GRA est plus complexe. Ces trois mares sont proches géographiquement (Fig. 1), mais la CHA végétative place JAS à part, probablement car le relevé de végétation y a été réalisé dans un rayon trop restreint et n'a pas pris en compte les taxons arboréens typiques de la garrigue à proximité, et présents dans les relevés de VIL et GRA. Concernant la CHA pollinique, l'isolement de VIL est expliqué par la proportion de *Pinus* retrouvée dans le pollen, qui est bien plus faible que dans toutes les autres mares (Fig. 2).

D'après les indices de la Table 1 et la répartition des nuages de points sur les Figures 4(A), 4(B) et 4(C), *Pinus* est très surreprésenté dans le spectre pollinique alors que les deux *Quercus*-type y sont plutôt fidèlement représentés. En ce qui concerne *Pinus* et *Q. pubescens*-type, cela est en accord avec la littérature (Beaulieu, 1977) et les études précédentes

(Champreux et al., 2015 et Di-Stasi et al., 2017), qui ont qualifié *Pinus* de TS et le genre *Quercus* de TFA (Champreux et al., 2015) et de TA (Di-Stasi et al., 2017). La littérature est par contre moins explicite au sujet de *Q. ilex*-type, qu'elle juge parfois surreprésenté (Reille, 1990), et d'autres fois bien représenté localement (Beaulieu, 1977), comme nous l'avons observé ici.

Les herbacées (Poaceae et *Plantago*) sont réputées comme fidèlement représentées (Beaulieu, 1977 ; Reille, 1990). Il est cohérent de les retrouver ici parmi les taxons bien associés (TFA et TA). Les Cupressaceae sont supposés mal disperser et être bien représentés sur les sites où ils sont abondants (Reille, 1990). Leur classification parmi les TFA semble donc plausible, tout comme celle des Cyperaceae, plantes herbacées hygrophiles bien représentées dans le spectre pollinique d'après Beaulieu (1977). *Phillyrea* est par contre généralement sous-représenté (Reille, 1990), contrairement à nos observations. Cette différence pourrait être dû à des erreurs d'identification pollinique.

Les TS regroupent *Pinus* et *Olea*, dont les grandes capacités de dispersion expliquent la surreprésentation (Beaulieu, 1977); les taxons régionaux lointains (*Castanea*, *Ilex*, *Betula*, *Fagus*, *Corylus*, *Alnus*), surreprésentés car ils n'ont jamais été observés dans la végétation ; deux taxons aquatiques (*Myriophyllum* et *Typha*), mal recensés lors des relevés botaniques terrestres ; *Buxus*, *Fraxinus*, et deux taxons herbacés (Amaranthaceae et Cichorioideae). Ceci est contradictoire avec la littérature qui considère les herbacées comme bien représentées et *Fraxinus* comme sous-représenté régionalement, du fait de ses faibles capacités de dispersion (Beaulieu, 1977). Cela peut s'expliquer par des erreurs d'identification (probables au sein des Oleaceae), ou par les relevés botaniques hivernaux qui n'ont pas permis de recenser toutes les plantes annuelles.

Enfin, les p-values issues des tests de Pearson (1900) et de Spearman (1904) sont toutes supérieures au seuil de 5% choisi.

Aucune corrélation entre le recouvrement et la proportion pollinique ne peut être donc être confirmée pour les trois taxons dominants (*Q. ilex*-type, *Q. pubescens*-type et *Pinus*).

Il est à retenir que la comparaison pollen-végétation reste limitée puisque seuls 30 taxons polliniques ont été recensés alors que 123 taxons botaniques ont été relevés sur le terrain. Cela est lié aux capacités d'identification des observateurs et au fait que certaines espèces ne sont pas différenciables uniquement par leur pollen.

La fréquence presque constante de pollen arboréen sur les mares peut-être tout simplement due à les capacités d'identification des observateurs biaisées vers les taxons arboréens. Cependant, d'autres hypothèses peuvent être avancées. Les mares étudiées se situent dans des contextes paysagers variés (garrigue ouverte, frênaie, prairie pâturée, etc.), mais sont toujours à moins de 500 m de bosquets ou de forêts. La forte capacité de dispersion des pollen de *Quercus* et de *Pinus* a donc pu homogénéiser les spectres polliniques puisque ceux-ci sont produits en grandes quantités à l'échelle de tout le bassin de Londres. En effet, comme dit plus haut, les arbres européens sont anémogames et se retrouvent donc en grande quantité dans les spectres polliniques. Beaulieu (1977) considère d'ailleurs qu'un milieu contenant moins de 90% de pollen arboréen ne peut être considéré comme forestier. Dans notre étude, aucune mare ne possède plus de 90% de pollen arboréen, ce qui est en concordance avec la théorie de Beaulieu puisque huit mares sur neuf ne sont pas en contexte forestier. Seule GAB-F déroge à la règle puisqu'il n'atteint pas le seuil des 90% de pollen arboréen alors qu'elle se trouve au coeur d'une frênaie. La sous-estimation du pollen de *Fraxinus* (difficultés d'identification) peut expliquer ce résultat. Autrement dit, le pollen ne permet pas dans notre étude de prédire le couvert forestier d'une mare.

CONCLUSION

En réponse au premier objectif de cette étude (comparer les enregistrements polliniques de surface avec la végétation environnante), les CHA montrent que le spectre pollinique associe plutôt bien les sites en grande proximité, même lorsque tous se trouvent au sein du même bassin versant. Les données polliniques reflètent donc relativement bien la végétation locale (< 100 m) entourant les mares. Cependant, la végétation du voisinage (entre 100 m et 500 m de distance à la mare) et la végétation régionale (jusqu'à 10 km) influencent cette classification, notamment à cause des fortes capacités de dispersion des taxons arboréens qui la composent.

L'étude du pollen arboréen a d'ailleurs confirmé que la fermeture du milieu n'était pas du tout reflétée par le spectre pollinique, puisque des pourcentages équivalents de pollen arboréen ont été observés dans des milieux très ouverts (GAB-R) et dans d'autres tout à fait fermés (GAB-F).

Pour expliquer ces imprécisions dans la représentativité de la végétation par le pollen, nous avons tenté de remplir notre second objectif, celui d'identifier les principaux biais des enregistrements polliniques. Comme nous l'avons déjà évoqué, le mauvais reflet de la fermeture du milieu par ces enregistrements peut s'expliquer par la dispersion anémogame à longue distance des pollens arboréens, qui se retrouvent plus abondamment, même au niveau régional, que les pollens des nombreuses herbacées entomogames. Il est donc important de bien connaître les capacités de dispersion des taxons que l'on étudie pour prévenir les mauvaises interprétations du spectre pollinique.

Les erreurs de la CHA pollinique sont également liées à ces taxons arboréens surreprésentés et dominants dans les enregistrements (et remplaçant même parfois les espèces dominantes sur le site), sur lesquels elle se base notamment pour regrouper les sites. Cette analyse est également biaisée par l'apport de pollen

lointain, qui ne sera jamais retrouvé dans la végétation locale. Les limites que présente l'observation du pollen seul pour identifier certains taxons engendrent aussi des lacunes dans la reconstitution des sociétés végétales. Cependant, celles-ci sont déjà de moindre importance lorsque les observateurs sont expérimentés dans le domaine de l'identification pollinique et capables de différencier des taxons proches, des grains dégradés etc. Le biais observateur est en effet très important dans les études palynologiques. C'est pourquoi il serait intéressant de l'évaluer pour chaque étude, comme cela a été fait par [Champreux et al. \(2015\)](#) et [Di-Stasi et al. \(2017\)](#).

Les indices de Davis permettent d'identifier un certain nombre de ces biais, comme la surreprésentation de certains taxons. Bien qu'ils soient assez peu précis puisque uniquement basés sur le critère présence/absence des taxons, ils sont peu dépendants des capacités de l'observateur et peuvent même aider à identifier certaines de ses erreurs. Ils semblent donc constituer un bon outil pour l'évaluation des méthodes de reconstitution palynologiques, dont les résultats, comme nous venons de le voir, doivent toujours être regardés avec prudence.

REFERENCES

Bassé M., Constant M. & Hubert-Dudoit H. (2019). Étude SIG : Évolution de l'occupation des sols sur la commune de Notre-Dame-de-Londres (Hérault, France) depuis 1956. *Orpalm Synthesis*, 12 (2) : 9-17.

Beaulieu, J.-L. de (1977). *Contribution pollen-analytique à l'histoire tardiglaciaire et holocène de la végétation des Alpes méridionales françaises*. Thèse de Doctorat, Université Aix Marseille III.

Braun-Blanquet J. (1932). *Plant Sociology ; the Study of Plant Communities*. McGraw-Hill Book Company Incorporation, New York and London.

Champreux A., de Laage de Meux R. & Duval M. (2015). Enregistrement pollinique des lavognes (Viols-en-Laval, Hérault) : miroir déformant de la végétation. *Orpalm Synthesis*, 8 (2) : 55-67.

Daget P. (1977). Le bioclimat méditerranéen : analyse des formes climatiques d'après le système d'Emberger. *Vegetatio*, 34 (2) : 87-103.

Di-Stasi R., Lalanne J. & Martiné E. (2017). Assemblages polliniques des lavognes du nord du Pic St-Loup (Hérault). *Orpalm Synthesis*, 10 (2) : 9-23.

Köhler A. (1893). Ein neues Beleuchtungsverfahren für mikrographische Zwecke. *Zeitschrift für wissenschaftliche Mikroskopie und für Mikroskopische Technik*, 10 (4) : 434-440.

Le Collectif des Garrigues (2013). *Atlas des garrigues, regards croisés*. Editions Les Ecologistes de l'Euzière, Montpellier.

Lézine A.-M. (2009). *Le pollen, outil d'étude de l'environnement et du climat au quaternaire*. Editions Vuibert, Paris.

Medel et al. (2018). Pollination in the Chilean Mediterranean-type ecosystem : a review of current advances and pending tasks. *Plant Biology*, 20 : 89-99.

Reille M. (1990). Introduction à l'étude de la morphologie pollinique. In : M. Reille (éd.), *Leçons de palynologie et d'analyse pollinique*. Editions du CNRS, Paris.

Reille M. (1992-1999). *Pollen et Spores d'Europe et d'Afrique du nord*. Editions du Laboratoire de Botanique Historique et Palynologie, Marseille.

ANNEXE 1. Méthode de prélèvement des échantillons sédimentaires : la perche porte à son extrémité un segment de tube PVC (A) qui se remplit de sédiments lorsqu'il est planté au centre de la lavogne (B). Les sédiments compactés dans le tube sont ensuite récupérés dans un sachet étanche (C).



ANNEXE 2. Taxons recensés lors des relevés phytosociologiques réalisés sur les 9 lavognes. L: espèce trouvée localement, dans la mare.

Espèce (Nom scientifique Auteur)	Code	Famille	SEG-G (Mare)	SEG-G (Forêt)	GAB-F	GAB-R (Local)	GAB-R (Extra-local)	BOI	LDB	MAT	VIL	GRA	JAS
<i>Acer monspessulanum</i> L.	Acmo	SAPINDACEAE		1				1			2		2
<i>Achillea ageratum</i> L.	Acag	ASTERACEAE						L					
<i>Achillea millefolium</i> L.	Acmi	ASTERACEAE						2		1	1		
<i>Agrimonia eupatoria</i> L.	Ageu	ROSACEAE		+									
<i>Alisma lanceolatum</i> With.	Alla	ALISMATACEAE				1-2							
<i>Amelanchier ovalis</i> Med.	Amvu	ROSACEAE	+	1									
<i>Aphyllanthes monspeliensis</i> L.	Apmo	ASPARAGACEAE					1						
<i>Artemisia campestris</i> L.	Arca	ASTERACEAE											1
<i>Arum italicum</i> Mill.	Arit	ARACEAE						+	+				
<i>Asparagus acutifolius</i> L.	Asac	ASPARAGACEAE		1					1				1
<i>Bituminaria bituminosa</i> (L.) C.H.Stirt.	Bibi	FABACEAE									1		
<i>Bupleurum rigidum</i> L.	Buri	APIACEAE		1			1						
<i>Buxus sempervirens</i> L.	Buse	BUXACEAE	2	3			1				2-3	2	
<i>Carex flacca</i> Schreb.	Cafl	CYPERACEAE	1			2	2			L et 1			1
<i>Carex halleriana</i> Asso	Caha	CYPERACEAE									+	1	
<i>Carex</i> spp.	Casp	CYPERACEAE			1								
<i>Carlina vulgaris</i> L.	Cavu	ASTERACEAE										1	
<i>Celtis australis</i> L.	Ceau	CANNABACEAE						+					
<i>Chara</i> sp.	Chsp	CHARACEAE								L			
<i>Cichorium intybus</i> L.	Ciin	ASTERACEAE					1	1-2	+				
<i>Cirsium</i> sp.	Cisp	ASTERACEAE					1				+		
<i>Clematis flammula</i> L.	Cifl	RANUNCULACEAE									1		
<i>Clematis</i> sp.	Clsp	RANUNCULACEAE						1					
<i>Clematis vitalba</i> L.	Clvi	RANUNCULACEAE								+			
<i>Clinopodium nepeta</i> (L.) Kuntze	Cine	LAMIACEAE						2	2		1		
<i>Coris monspeliensis</i> L.	Como	PRIMULACEAE										1	
<i>Coronilla minima</i> L.	Comi	FABACEAE										+	
<i>Crataegus monogyna</i> Jacq.	Crmo	ROSACEAE			1								
<i>Crucianella</i> sp.	Crsp	RUBIACEAE									+		
<i>Cyperus longus</i> L.	Cylo	CYPERACEAE			4								
<i>Daucus carota</i> L.	Daca	APIACEAE					1	1-2				1	
<i>Dipsacus fullonum</i> L.	Difu	CAPRIFOLIACEAE						+					
<i>Echium vulgare</i> L.	Ecvu	BORAGINACEAE					+					1-2	1
<i>Eryngium campestre</i> L.	Erca	APIACEAE					1	1	+	1		1	+
<i>Euphorbia characias</i> L.	Euch	EUPHORBIACEAE									+		
<i>Euphorbia nicaeensis</i> ALL.	Euni	EUPHORBIACEAE	1	1			1	1					
<i>Ficus carica</i> L.	Fica	MORACEAE											1
<i>Fraxinus angustifolia</i> Vahl	Fran	OLEACEAE			5	1-2							2-3
<i>Gallium molugo</i> L.	Gamo	RUBIACEAE			1								
<i>Genista scorpius</i> (L.) DC.	Gesc	FABACEAE	1-2	1			2		1	2		1	
<i>Geranium robertianum</i> L.	Gero	GERANIACEAE									1		

Espèce (Nom scientifique Auteur)	Code	Famille	SEG-G (Mare)	SEG-G (Forêt)	GAB-F	GAB-R (Local)	GAB-R (Extra-local)	BOI	LDB	MAT	VIL	GRA	JAS
<i>Geranium spp.</i>	Gespp	GERANIACEAE						1-2	1				1
<i>Globularia vulgaris</i> L.	Givu	PLANTAGINACEAE	1	+			1					1	
<i>Groenlandia densa</i> (L.) Fourr.	Grde	POTAMOGETONACEAE							L		L		
<i>Hedera helix</i> L.	Hehe	ARALIACEAE			+								2
<i>Helianthemum canum</i> (L.) Baumg.	Heca	CISTACEAE										1	
<i>Himantoglossum robertianum</i> (Loisel.) P.Delforge	Hiro	ORCHIDACEAE						+					
<i>Hypericum perforatum</i> L.	Hype	HYPERICACEAE							+				
<i>Juncus acutiflorus</i> Ehrh. ex Hoffm.	Juac	JUNCACEAE				2							
<i>Juncus effusus</i> L.	Juef	JUNCACEAE											2
<i>Juniperus communis</i> L.	Juco	CUPRESSACEAE	2				1				2		
<i>Juniperus oxycedrus</i> L.	Juox	CUPRESSACEAE	1	2				2	2	3	1	2	
<i>Juniperus phoenicia</i> L.	Juph	CUPRESSACEAE	2	2									+
<i>Lavandula latifolia</i> Med.	Lala	LAMIACEAE	1									1	
<i>Ligustrum vulgare</i> L.	Livu	OLEACEAE			1								
<i>Lythrum salicaria</i> L.	Lysa	LYTHRACEAE				1							
<i>Lonicera implexa</i> Aiton	Loim	CAPRIFOLIACEAE									+		1
<i>Lotus dorycnium</i> L.	Lodo	FABACEAE		+			2					1	
<i>Malva sylvestris</i> L.	Masy	MALVACEAE						1	1				
<i>Menta cervina</i> L.	Mece	LAMIACEAE							L	L			
<i>Menta pulegium</i> L.	Mepu	LAMIACEAE				2-3			L				
<i>Menta sp.</i>	Mesp	LAMIACEAE						L					
<i>Morus alba</i> L.	Moal	MORACEAE											1
<i>Myriophyllum spicatum</i> L.	Mysp	HALORAGACEAE									L		
<i>Odontites luteus</i> (L.) Clairv.	Odlu	OROBANCHACEAE									1	1	
<i>Olea europea</i> L.	Oleu	OLEACEAE							1-2				
<i>Paliurus spina-christi</i> Mill.	Pasp	RHAMNACEAE							1		1	1	
<i>Pinus halepensis</i> Mill.	Piha	PINACEAE	+										
<i>Phillyrea latifolia</i> L.	Phla	OLEACEAE						1	2	1	1-2	1	+
<i>Phillyrea media</i> L.	Phme	OLEACEAE	+	+							+		
<i>Phlomis lychnitis</i> L.	Phly	LAMIACEAE						+			+		
<i>Pistacia terebinthus</i> L.	Pite	ANACARDIACEAE		2				1-2	2	1	1	2	+
<i>Plantago lanceolata</i> L.	Plla	PLANTAGINACEAE						1-2	1-2	1	1	1	1
<i>Populus nigra</i> L.	Poni	SALICACEAE				1							
<i>Potentilla verna</i> L.	Pove	ROSACEAE	1			1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Poterium sanguisorba</i> L.	Posa	ROSACEAE	+				1			+	1	1	
<i>Prospero autumnale</i> (L.) Speta	Prau	ASPARAGACEAE								1		1	
<i>Prunella vulgaris</i> L.	Prvu	LAMIACEAE			1-2	1							
<i>Prunus spinosa</i> L.	Prsp	ROSACEAE					1	1		1	1	1	
<i>Pyracantha coccinea</i> M.Roem.	Pyco	ROSACEAE						+					
<i>Pyrus spinosa</i> Forssk.	Pysp	ROSACEAE					1	1		1	1-2		
<i>Quercus coccifera</i> L.	Quco	FAGACEAE	1	1-2									
<i>Quercus ilex</i> L.	Quil	FAGACEAE	1	4-5				2	2	1-2	1	2	
<i>Quercus pubescens</i> Willd.	Qupu	FAGACEAE		2	+	1		1		1	3	3	1

Espèce (Nom scientifique Auteur)	Code	Famille	SEG-G (Mare)	SEG-G (Forêt)	GAB-F	GAB-R (Local)	GAB-R (Extra-local)	BOI	LDB	MAT	VIL	GRA	JAS
<i>Ranunculus ficaria</i> L.	Rafi	RANUNCULACEAE			2								
<i>Ranunculus peltatus</i> (Godr.) Meikle	Rape	RANUNCULACEAE							L				
<i>Ranunculus</i> sp.	Rasp	RANUNCULACEAE			1						1		
<i>Rhamnus alaternus</i> L.	Rhal	RHAMNACEAE		1									
<i>Rosa canina</i> L.	Roca	ROSACEAE					+		1	1	1		1
<i>Rosa sempervirens</i> L.	Rose	ROSACEAE			+								
<i>Rosa spinosissima</i> L.	Rosp	ROSACEAE						1			1		
<i>Rosmarinus officinalis</i> L.	Roof	LAMIACEAE	2	1									
<i>Rubia peregrina</i> L.	Rupe	RUBIACEAE		1					+		1	1	+
<i>Rubus ulmifolius</i> Schott	Ruul	ROSACEAE	1	1			1	1	1	1	1	1	1
<i>Rumex conglomeratus</i> Murray	Ruco	POLYGONACEAE						L					
<i>Rumex pulcher</i> L.	Rupu	POLYGONACEAE						+	1				
<i>Ruscus aculeatus</i> L.	Ruac	ASPARAGACEAE		1				+	1-2		1		1-2
<i>Salix fragilis</i> L.	Safr	SALICACEAE				1							
<i>Salvia verbenaca</i> L.	Save	LAMIACEAE							2		1		1
<i>Satureja montana</i> L.	Samo	LAMIACEAE					1					1	
<i>Scirpoides holoschoenus</i> (L.) Soják	Scho	CYPERACEAE	1		3	2							1
<i>Sedum album</i> L.	Seal	CRASSULACEAE											1
<i>Sedum sediforme</i> (Jacq.) Pau	Sese	CRASSULACEAE					1		1		1	+	
<i>Schoenus nigricans</i> L.	Scni	CYPERACEAE	2										
<i>Sisymbrella aspera</i> (L.) Spach	Sias	BRASSICACEAE						L			L		
<i>Succissa pratensis</i> Moench	Supr	CAPRIFOLIACEAE			+								
<i>Smilax aspera</i> L.	Smas	SMILACACEAE		1									1
<i>Teucrium chamaedrys</i> L.	Tech	LAMIACEAE										+	
<i>Thesium humifusum</i> Bonnier & Layens	Thhu	SANTALACEAE										+	
<i>Thymus vulgaris</i> L.	Thvu	LAMIACEAE	1	1			2	2	2	2	1	2	1
<i>Torilis japonica</i> (Houtt.) DC.	Toja	APIACEAE											1
<i>Trifolium</i> sp.	Trsp	FABACEAE			+								
<i>Trifolium repens</i> L.	Trre	FABACEAE											1
<i>Trifolium stellatum</i> L.	Trst	FABACEAE											1
<i>Ulmus minor</i> Mill.	Ulmi	ULMACEAE					1			1	1		1
<i>Vitis vinifera</i> L.	Vivi	VITACEAE					1		1				
<i>Xanthium strumarium</i> L.	Xast	ASTERACEAE								L			
<i>Zannichellia palustris</i> L.	Zapa	POTAMOGETONACEAE							L		L		
spp.	API	APIACEAE	+		1					1		1	1
spp.	AST	ASTERACEAE				1		3	1-2	1-2	1-2	1	1
spp.	POA	POACEAE	3	2	1-2	3	4-5	5	5	5	4	4	3
		Profondeur (cm)	110		75	20		80	50	nr	60	0	85

LES TRAITES FOLIAIRES SONT-ILS DE BONS INDICATEURS DE VARIATIONS ENVIRONNEMENTALES REGIONALES ? LE CAS DU CHENE VERT (*QUERCUS ILEX* L.) DANS LA REGION DU PIC SAINT-LOUP (HERAULT, FRANCE)

Fiona Cornet¹, Matthieu Fontaine²

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

¹ fiona.cornet@etu.umontpellier.fr, ² matthieu.fontaine01@etu.umontpellier.fr

Encadrement : Sarah Ivorra et Jean-Frédéric Terral

Citation : 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.

Résumé : La plasticité des traits foliaires chez les végétaux ligneux fait des feuilles des indicateurs écologiques et environnementaux très utilisés, pour des études actuelles comme paléoenvironnementales. En considérant les variations de trois traits foliaires (morphologie, asymétrie et densité stomatique) chez le chêne vert (*Quercus ilex* L.), de part et d'autre du Pic Saint-Loup, et en les rapprochant des variations environnementales régionales, cette étude vise à mettre en évidence les réponses de ces traits à l'environnement, et à conclure sur leur fiabilité comme indicateurs. Elle montre que si l'asymétrie et la morphologie semblent robustes, la densité stomatique est sensible à l'opérateur.

Mots-clés : Morphométrie foliaire, asymétrie fluctuante, densité stomatique, climat, Fagaceae

Abstract: *Are leaf traits good indicators for regional environmental variations? The case of the holm oak (Quercus ilex L.) in the Pic Saint-Loup region (Hérault, France).* Leaf plasticity in woody plants makes leaves widely used as ecological and environmental indicators, for studies based on modern and past material. By considering the variations of three leaf traits (morphology, asymmetry and stomatal density) in the holm oak (*Quercus ilex* L.), on either sides of the Pic Saint-Loup, and by comparing them with regional environmental variations, this study aims to highlight the responses of these traits to the environment, and to conclude on their reliability as indicators. It shows that if morphology and asymmetry seem solid, stomatal density is sensitive to the operator.

Keywords: Leaf morphometry, fluctuating asymmetry, stomatal density, climate, Fagaceae

La plasticité phénotypique est un mécanisme permettant aux espèces de s'implanter, de s'acclimater et de s'adapter à un environnement changeant dans l'espace et dans le temps. C'est d'autant plus

vrai pour les plantes terrestres pour lesquelles la vie fixée au substrat souffre de peu d'exceptions. Cette plasticité est définie par Guo et al., (2007) comme étant la capacité d'un végétal à modifier son modèle de croissance lorsqu'il rencontre un stress

abiotique. Bien que la morphologie d'une plante soit principalement contrôlée génétiquement, elle est également soumise à des facteurs environnementaux comme le sol et les conditions climatiques (Kessler & Sinha, 2004). Selon son environnement, une même espèce peut donc présenter plusieurs phénotypes différents (norme de réaction).

La morphologie foliaire est l'un des caractères les plus variables chez les végétaux ligneux. La feuille est donc un bon indicateur pour les études écologiques, car ses traits phénotypiques sont généralement modulés en fonction des conditions environnementales (Traiser et al., 2005). D'après ce dernier, les traits morphologiques des feuilles varient de manière prévisible en fonction des gradients climatiques et environnementaux. En mesurant les feuilles d'Angiospermes ligneuses européennes sur un gradient latitudinal, il montre que leur taille augmente avec la latitude. Par ailleurs, les travaux de Takenaka (1994) et Xu et al., (2008) mettent respectivement en évidence la réponse des végétaux à feuilles à des gradients d'humidité et de luminosité : ils forment des feuilles plus élancées dans un environnement sec, réduisant la perte en eau due à l'évapotranspiration, et des feuilles plus larges dans des conditions peu lumineuses, maintenant l'efficacité photosynthétique. Concernant la densité stomatique, Kadi-Bennane et al., (2005) ont montré chez *Pistacia atlantica* Desf. (Anacardiaceae) que la valeur de ce trait est positivement corrélée à l'aridité du milieu. Même si les végétaux sont capables de moduler leur phénotype en fonction des conditions environnementales, ces dernières peuvent générer des stress capables d'affecter leur développement ou celui de leurs organes. L'un des biomarqueurs utilisés comme indicateur de stress chez les organismes vivants est l'asymétrie fluctuante (Parsons, 1992). En effet, les variations de la différence entre les côtés, droit et gauche, d'un organisme vivant ou de leurs organes à symétrie bilatérale permettent d'inférer l'existence et/ou l'intensité d'un stress, qu'il soit d'origine environnementale ou génétique (Debat, 2016).

Du fait de leur plasticité, les feuilles de dicotylédones sont considérées comme l'un des indicateurs les plus fiables des paléoclimats terrestres, lorsqu'elles sont fossilisées (Huff et al., 2003). En effet, les paléobotanistes ont pendant longtemps utilisé le lien entre feuille et climat pour reconstituer les climats passés, car la taille et la forme des feuilles sont fortement corrélées à la température et à l'humidité (Bailey & Sinnott, 1915). Outre les effets de la lumière et de l'eau, la température, l'altitude, l'humidité de l'air et la nature du sol dans les différents habitats peuvent également affecter la morphologie des feuilles (Koch et al., 2006). Pour une même espèce, actuelle ou passée, la variabilité morphologique des feuilles peut donc être mise en relation avec les facteurs environnementaux abiotiques.

La présente étude, réalisée dans la région du Pic Saint-Loup (Hérault), porte sur la variation de différents traits foliaires (morphologie, asymétrie fluctuante et densité stomatique) chez le chêne vert (*Quercus ilex* L.), arbre sempervirent de la famille des Fagaceae, distribué sur tout le pourtour méditerranéen (Roda et al., 1999). Selon le référentiel taxonomique TAXREF (Gargominy et al., 2018), il comprend deux sous-espèces : *Quercus ilex* subsp. *ballota* (Desf.) Samp., aux feuilles petites et rondes, réparti du Maghreb à la péninsule ibérique, et *Quercus ilex* L. subsp. *ilex*, dont les feuilles sont lancéolées, avec une aire de répartition étendue de la côte atlantique française jusqu'aux Balkans et la Turquie, en passant par la péninsule italienne. La zone d'hybridation de ces deux sous-espèces considérée comme une zone d'intergradation morphologique se situe dans la région méditerranéenne en France et sur les côtes Nord et l'Est de l'Espagne (Aykut et al., 2017). Dans la zone d'étude, le chêne vert est en compétition avec le chêne blanc *Quercus pubescens* Willd. et est (et a été) très largement favorisé par les pratiques humaines ou l'anthropisation en général (coupes, pastoralisme et feu) depuis plus de 11000 ans (Bordeaux et al., 2017). En effet, le chêne vert vient souvent en remplacement du chêne blanc, exploité pour le charbon de bois,

excellent combustible pour les artisanats nécessitant de très hautes températures comme les verreries. *Q. ilex* étant plus résistant aux perturbations que *Q. pubescens*, il a donc colonisé l'espace (Girard & Muller, 2018. *Sortie terrain UE de culture générale "Découverte du milieu méditerranéen"*). Si l'on minimise les pressions anthropiques sur la végétation, les caractéristiques climatiques de la région méditerranéenne expliquent théoriquement la répartition altitudinale de ces deux espèces : plus résistant à la sécheresse, tolérant des sols pauvres et peu profonds, *Q. ilex* caractérise l'étage méso-

méditerranéen, quand *Q. pubescens* caractérise l'étage supraméditerranéen, immédiatement supérieur. Une particularité de la zone d'étude (Fig. 1) est l'inversion de ces étages : les conditions climatiques locales dans le bassin de St-Martin-de-Londres, au nord du Pic Saint-Loup, ainsi que la profondeur du sol et les ressources hydriques plus importantes, permettent au chêne blanc de se développer en deçà de la limite basse de son aire. Plus compétitif que le chêne vert, il repousse ce dernier sur les coteaux calcaires environnants et les flancs du Pic.

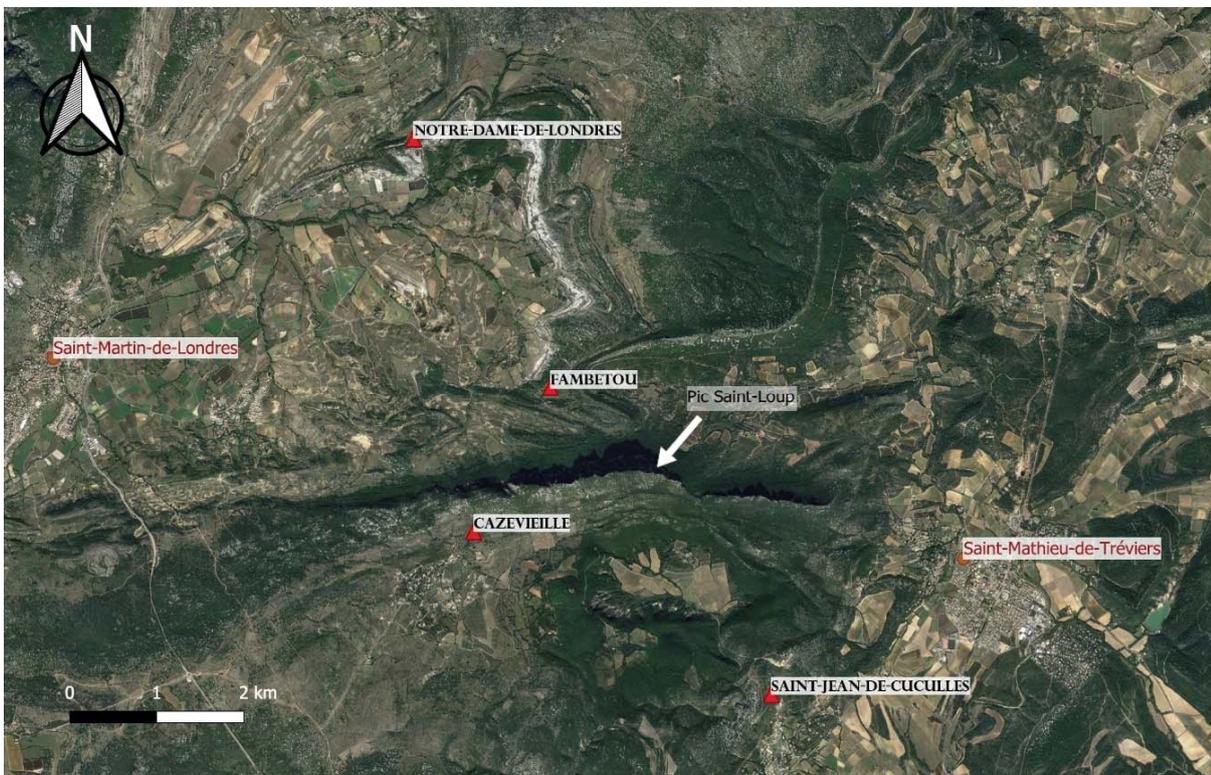


Figure 1. Localisation des sites d'échantillonnage (triangles rouges) (d'après Bassé et al., 2019).

Dans un tel contexte théorique, écologique et géographique (régional), cette étude vise à mettre en relation les variations des traits foliaires du chêne vert avec les conditions climatiques stationnelles. Ses objectifs sont (i) de rechercher des différences de morphologie foliaire et de densité stomatique liées aux paramètres environnementaux et de comparer ces résultats à ceux des études antérieures (Battistella & Bauller, 2015 ; Essis-Essoh et al., 2017) (ii) de mettre en lien les différences d'asymétrie fluctuante entre les stations avec

de possibles facteurs de stress et (iii) de conclure sur la fiabilité des traits étudiés comme indicateurs de variations environnementales régionales.

MATERIEL ET METHODES

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

La région du Pic Saint-Loup est soumise à un climat de type méditerranéen (Rohling et al.,

2015), caractérisé par une saisonnalité marquée, des étés chauds et secs, des hivers doux et humides, avec des épisodes de précipitations importantes à l'automne. Le Pic Saint-Loup est une crête constituée de calcaires du Jurassique (-200 à -145 MA), dont la formation est contemporaine de celle des Pyrénées (-50 MA). Il culmine à 658 mètres d'altitude, dominant le Bassin de Saint-Martin-de-Londres au nord et la plaine montpelliéraine au sud. La ligne de crêtes s'étire sur 6 km d'est en ouest entre les villages de Saint-Mathieu-de-Trévières et Mas-de-Londres, sur les communes de Valflaunès et Cazevieille (Fig. 1), à 20 kilomètres au nord de Montpellier et 30 kilomètres de la côte méditerranéenne. Sa forme et son orientation font de cette crête une barrière aux masses d'air froid et sec venant du Nord. En hiver, elles stagnent au-dessus du Bassin de Saint-Martin-de-Londres et repoussent en altitude les masses d'air chaud et moins dense qui réchauffent la plaine au Sud. Les températures au nord du Pic Saint-Loup sont donc en moyenne plus basses qu'au sud (Annexe 1).

La zone d'étude est principalement composée d'habitats dégradés (garrigues ou matorrals), résultats d'un pâturage intensif et de l'exploitation du bois de chêne. Aujourd'hui, selon les secteurs, on y rencontre différents stades de la succession écologique : des chênaies mixtes (*Q. ilex* et *Q. pubescens*) ou monospécifiques (*Q. ilex*), des zones arbustives occupées par des buis (*Buxus sempervirens*) et des genévriers (*Juniperus oxycedrus* majoritairement, et *J. communis*, ça et là), et des zones où la strate herbacée est dominante, avec des espèces telles que le brachypode rameux (*Brachypodium retusum*).

2- Matériel biologique

Les prélèvements sont réalisés sur quatre stations situées de part et d'autre du Pic Saint-Loup : Cazevieille et Saint-Jean-de-Cuculles sur le versant sud, Fambétou et Notre-Dame-de-Londres sur le versant nord (Fig. 1). Pour chaque station, 40 feuilles de quatre chênes verts sont échantillonnées sur le côté sud du

houppier, à 2 mètres du sol. Elles sont prélevées à maturité, sans traces visibles de prédation, ni épines (qui seraient un caractère juvénile et/ou une acclimatation à la prédation, Terral & Ivorra (2019), communication personnelle. Les individus échantillonnés sont les mêmes que ceux d'Essis-Essoh et al. (2017) (Annexe 2).

3- Méthodes

Étude morphométrique des feuilles

Après un séchage d'une à deux semaines sous presse, 30 feuilles par arbre (soit 480 feuilles au total, le délai de l'expérience ne permettant pas de traiter plus de feuilles) sont scannées par planches de 10 feuilles, avec une échelle de papier millimétré. Les images obtenues sont traitées sur Adobe Photoshop CS3 : le limbe de chaque feuille est détourné, et toute autre information contenue sur l'image (pétioles, ombres, impuretés, échelle etc.) est supprimée. Les images sont ensuite converties en noir et blanc pour permettre les mesures automatiques sous ImageJ de l'aire A (mm²), du périmètre P (mm), de la longueur L (mm) et de la largeur l (mm) de chaque limbe (Annexe 3). À partir de ces mesures, deux indicateurs de forme des limbes sont estimés : la circularité C , qui est calculée comme $C = 4 * \pi * (A/P^2)$ (Chitwood et al., 2014), et le rapport longueur sur largeur (L/l).

Les données morphométriques sont analysées grâce à une Analyse Factorielle Discriminante (AFD), avec le logiciel XLSTAT. Cette analyse permet de tester la discrimination entre des groupes définis *a priori*, qui correspondent ici aux quatre stations de récolte, de mettre en évidence d'éventuelles corrélations entre les variables mesurées (aire, périmètre, longueur, largeur, circularité, longueur/largeur) et d'identifier celles d'entre elles qui discriminent effectivement les groupes.

Étude de l'asymétrie fluctuante

À partir des scans convertis en noir et blanc, le limbe de chaque feuille est divisé en deux en coupant droit de l'apex jusqu'à la base du pétiote. L'aire A (mm²), le périmètre P (mm)

et la largeur l (mm) de chaque demi-limbe sont mesurés avec Image J (Annexe 3).

Trois analyses d'asymétrie sont conduites indépendamment, sur trois traits : l'aire, le périmètre et la largeur des demi-limbes. Pour chaque trait, sur toutes les feuilles, la différence droite-gauche, puis la moyenne de ces différences sont calculées. Pour raisonner en termes d'asymétrie fluctuante (Annexe 4), la moyenne doit être égale à zéro. Dans le cas contraire, l'asymétrie est directionnelle (un côté toujours plus favorisé que l'autre). Le cas échéant, les données sont centrées sur zéro (données - moyenne des différences des limbes droit-gauche). La variance des données morphologiques des demi-limbes est représentative de l'asymétrie fluctuante si les données suivent une distribution normale (distribution de Gauss). On réalise donc un test de normalité des données (Shapiro-Wilk). À l'échelle des stations (que l'on assimile à des populations), les données ne suivent pas une répartition normale. À l'échelle des arbres en revanche, les données suivent le plus souvent une répartition normale, c'est donc à cette échelle que l'analyse d'asymétrie fluctuante est conduite.

Étude de la densité stomatique

Pour chaque arbre, 12 feuilles sont sélectionnées aléatoirement après le séchage ($n=192$ au total). Les trichomes sont retirés en frottant la face abaxiale de la feuille avec le tranchant d'une lame de scalpel, puis une couche de vernis transparent type "Top Coat" est appliquée. Après 3 à 5 minutes de séchage, un morceau de ruban adhésif est collé fermement sur la face vernie, puis délicatement retiré de la feuille. Le vernis portant l'empreinte épidermique est ainsi transféré de la feuille vers le ruban, qui est finalement collé sur une lame de verre. Les lames sont observées au microscope optique Olympus BX60 (Gx200), et les stomates sont dénombrés directement avec le logiciel Leica LAS Core, sur 10 rectangles d'environ $0,05 \text{ mm}^2$ par feuille, sur 10 des 12 lames réalisées pour deux individus de chaque station, le délai de l'expérience ne permettant pas de réaliser plus de comptages. Afin d'estimer le nombre de mesures à réaliser sur chaque

feuille, 20 comptages préalables sont réalisés sur une même feuille, et leur moyenne cumulée est calculée. Réalisés par les deux opérateurs, ces comptages permettent également de détecter un éventuel biais observateur. La normalité des données de densité stomatique est testée (Shapiro-Wilk), afin de déterminer les tests (paramétriques ou non-paramétriques) à appliquer sur les données. L'échantillon ayant été équitablement partagé au préalable entre les opérateurs pour les mesures, une différence possible entre observateurs est recherchée en comparant la moyenne et la variance des données de chacun, respectivement avec les tests non-paramétriques de Mann-Whitney et Kruskal-Wallis, afin de comparer les moyennes puis les médianes des deux observateurs entre elles. En présence de différence significative entre les opérateurs, les moyennes de densité stomatique pour chaque station sont comparées 2 à 2 au moyen du test de Mann-Whitney, indépendamment pour chaque opérateur. La comparaison des résultats de chacun permet ensuite d'évaluer l'importance du biais potentiel. Pour cette étude, on ne s'intéresse qu'aux variations de densité stomatique à l'échelle des populations (assimilées aux stations).

RESULTATS

1- Morphologie

Les liens entre les variables étudiées sont résumés dans la **Figure 2A** (cercle des corrélations). Il montre une corrélation entre les variables longueur, largeur, circularité, périmètre et aire. Ces variables renseignent des informations sur la taille et la forme (circularité) des feuilles. Elles expliquent la distribution des individus sur l'axe 1 issu de l'AFD. La largeur et la circularité sont toutefois moins corrélées que les autres variables à cet axe. La variable longueur/largeur est un indice de forme : plus ce rapport est élevé, plus la forme de la feuille est allongée. Cette variable est celle qui explique le mieux la distribution des individus sur l'axe 2. Ces deux axes expliquent à eux deux 92,7% de la variance totale. Un

troisième axe, non représenté, auquel la circularité est fortement corrélée négativement (axe de forme, coefficient de

corrélation : $-0,705$), explique les 7,3% restants.

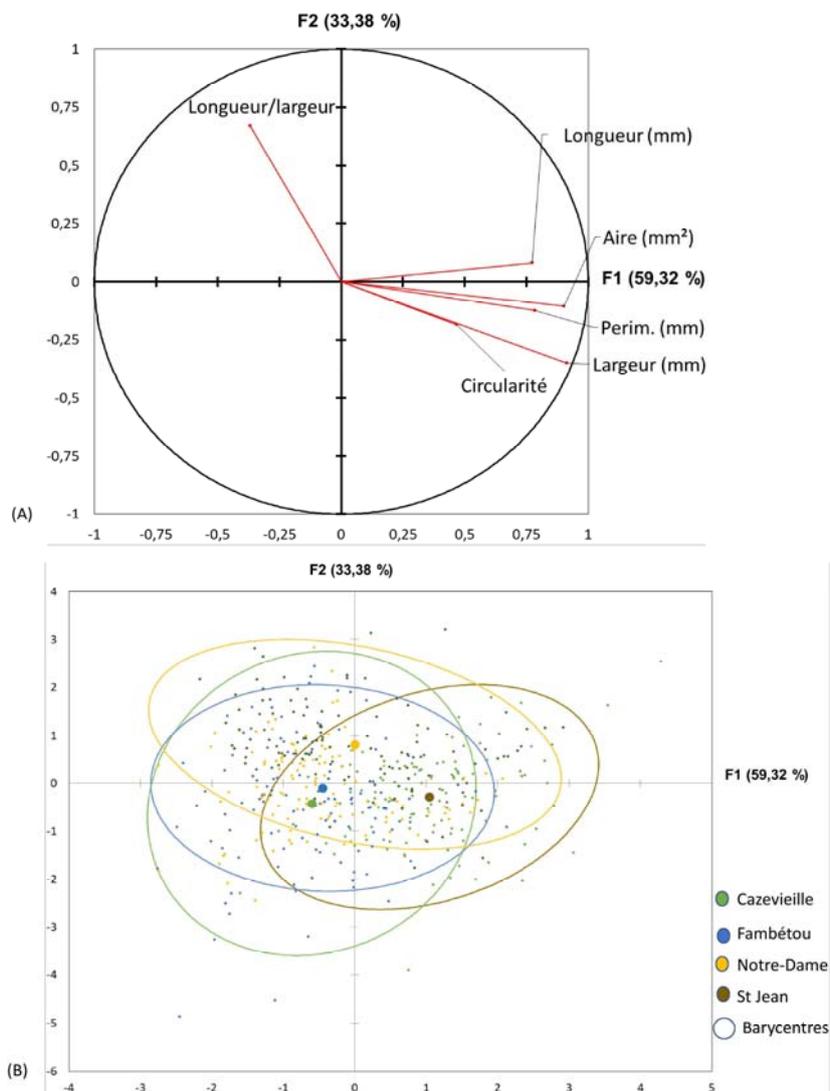


Figure 2. A. Cercle de corrélation des paramètres de taille (longueur, largeur, périmètre, surface) et de forme (circularité) sur l'axe discriminant 1 et la longueur/largeur sur l'axe 2.

B. Résultat de l'AFD. Représentation des individus (feuilles) des stations, chacune représentée par une couleur, avec leur barycentre en jaune et leur ellipse associée. L'axe 1 représente la variable de taille et de forme, et l'axe 2, l'élongation des feuilles, dans l'espace défini par l'axe 1 et 2. Ces axes représentent respectivement 59,32% et 33,38% de la variance totale.

Les résultats de l'AFD (Fig. 2B) montrent que les feuilles de Cazevieille, au regard du barycentre de leur distribution, tendent vers des coordonnées positives (grande taille et circularité importante) pour l'axe 1. Les feuilles des autres stations, au contraire, présentent des coordonnées nulles (pour Saint-Jean-de-Cuculles) ou négatives pour ce

même axe (petite taille). L'axe 1 distingue donc les feuilles de grande taille de Cazevieille des feuilles de petite taille dans les autres stations. Concernant l'axe 2, seules les feuilles de Saint-Jean-de-Cuculles semblent tendre vers des coordonnées positives (forme allongée). Pour les autres stations, les coordonnées des barycentres sont

négatives. L'axe 2 distingue donc les feuilles les plus allongées de Saint-Jean-de-Cuculles, des feuilles plus arrondies des autres stations.

Les ANOVAs réalisées dans le cadre de l'AFD montrent que chacun des traits contribue fortement à la discrimination des groupes (pour chaque trait : p-value < 0,0001). Il y a donc une discrimination entre les quatre stations, confirmée par le test de

Wilk's de l'AFD, qui montre l'existence d'une différence de morphologie foliaire significative concernant certaines stations (p-value < 0,0001). Les stations Saint-Jean-de-Cuculles et Cazevieille au sud, d'une part, sont discriminées de Notre-Dame-de-Londres et Fambétou au Nord, d'autre part, avec un taux de 80%, confirmé par la matrice de confusion (Table 1) issue de l'AFD.

Table 1. Matrice de confusion issue de l'AFD, représentant le reclassement a posteriori des feuilles appartenant à un groupe défini a priori.

de \ Vers	Cazevieille	Fambétou	Notre Dame	St Jean	Total	% correct
Cazevieille	89	11	13	7	120	74,17%
Fambétou	17	64	14	25	120	53,33%
Notre Dame	24	35	45	16	120	37,50%
St Jean	33	12	12	63	120	52,50%
Total	163	122	84	111	480	54,38%

2- Asymétrie fluctuante

L'étude de l'asymétrie fluctuante, menée sur trois traits morphologiques, montre que pour la largeur des feuilles de chaque individu (Fig. 3.A), les feuilles issues de Cazevieille et Saint-Jean-de-Cuculles présentent une plus grande asymétrie que celles de Fambétou et Notre-Dame-de-Londres. Pour ce trait, les feuilles sont plus asymétriques que pour les deux autres. Concernant le périmètre (Fig. 3.B), les feuilles des arbres de Cazevieille sont plus asymétriques que toutes les autres. Du côté de l'aire des feuilles de chaque individu (Fig. 3.C), l'asymétrie semble être plus importante à Cazevieille et Saint-Jean-de-Cuculles qu'aux autres stations. L'asymétrie est très variable entre les arbres d'une même station. Ces disparités sont plus importantes pour les stations du sud.

3- Densité stomatique

Les variations observées sont négligeables à partir de 10 comptages. La comparaison des mesures de densité stomatique montre que les comptages des deux opérateurs sont significativement différents (Mann-Whitney, $p < 0,05$).

La Figure 4 montre une nette différence entre les deux opérateurs : l'un estime toujours une densité stomatique inférieure à l'autre. Les données de densité stomatiques moyennes pour chaque opérateur ne suivent pas la loi normale (Shapiro-Wilk, $p < 0,05$). Un test non-paramétrique de comparaison des médianes (Kruskal-Wallis) est donc utilisé pour comparer les stations, avec les données de chaque opérateur prises séparément. Ces résultats montrent que dans un cas, la station Saint-Jean-de-Cuculles est significativement différente de toutes les autres ($p < 0,05$). Dans le second cas, Fambétou est significativement différent de Cazevieille et de Notre-Dame-de-Londres mais pas de Saint-Jean-de-Cuculles ($p > 0,05$).

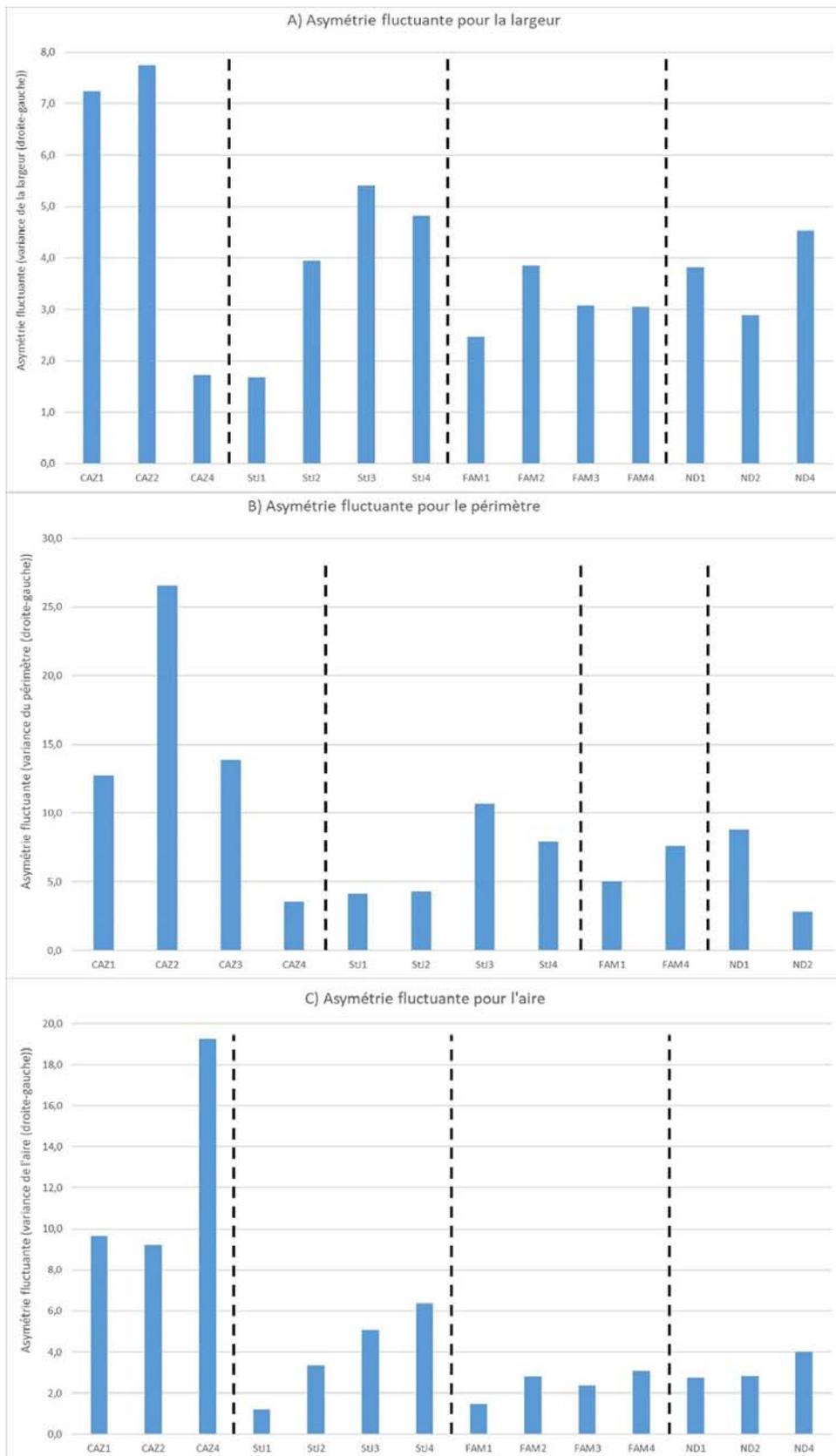


Figure 3. Comparaison de l'asymétrie fluctuante de la largeur (3.A), du périmètre (3.B) et de l'aire (3.C) (variance de la (feuille droite-feuille gauche)) des feuilles à l'échelle des individus (dont les données suivent la loi normale).

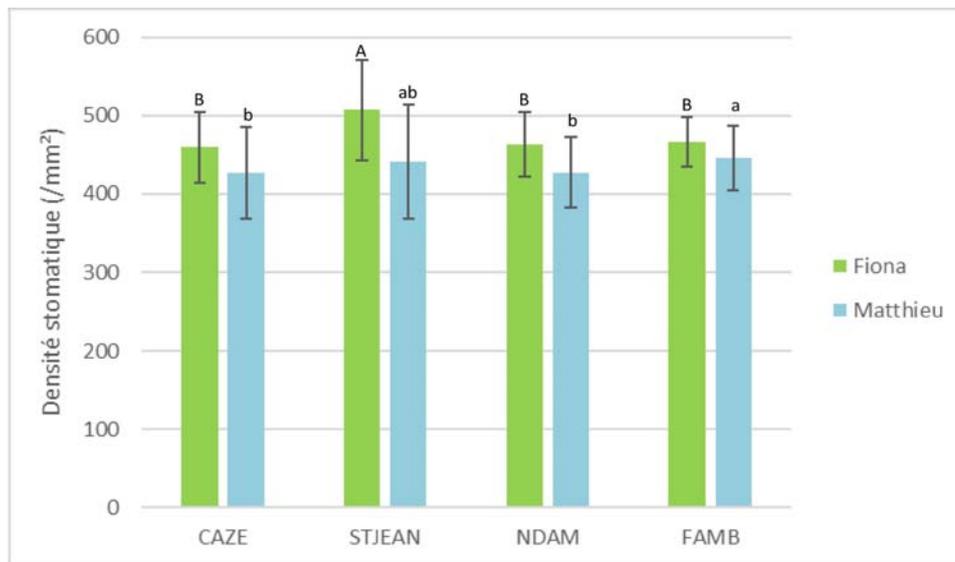


Figure 4. Comparaison des moyennes des densités stomatiques (nombre de stomates/mm²), écart-types, et significativité des différences entre les deux opérateurs et entre les quatre stations.

DISCUSSION

1- Morphologie foliaire

L'analyse factorielle discriminante des données morphologiques révèle une différence significative entre les stations du nord et du sud (Fig. 2) : les feuilles des stations situées au nord du Pic Saint-Loup sont dans l'ensemble plus petites qu'aux stations du sud. Le relevé météorologique d'Essis-Essoh et al., (2017) couvrant la période 1984 – 2014 pour la zone d'étude, montre que la température moyenne annuelle est de 0,5°C plus élevée à Saint-Jean-de-Cuculles (sud) qu'à Saint-Martin-de-Londres (nord), et les précipitations annuelles moyennes y sont de 8 mm moins importantes. Le climat est plus chaud et plus sec au sud du Pic. À la lumière de ce relevé météorologique, nos résultats sont en accord avec ceux de Takenaka (1994) et Xu et al., (2008), qui montrent que les feuilles sont plus élancées dans des endroits secs, comme c'est le cas à Saint-Jean-de-Cuculles et à Cazevieille, ce qui réduit la perte en eau due à l'évapotranspiration. Selon ces mêmes auteurs, des feuilles plus larges permettent de maintenir l'efficacité photosynthétique dans des conditions peu lumineuses. La végétation à Cazevieille (chênes verts majoritaires) plus

fermée qu'à Saint-Jean-de-Cuculles (chênes isolés, genévriers) peut donc expliquer la plus grande taille des feuilles récoltées à cette station qu'à Saint-Jean-de-Cuculles. À l'inverse des stations sud, les stations nord sont homogènes entre elles.

Les travaux de Traiser et al., (2005) sur la végétation européenne montrent que la taille des feuilles diminue avec la latitude en Europe : plus on va vers le Sud, plus les feuilles d'une même espèce sont petites. Notre zone d'étude étant très localisée à l'échelle de l'aire de répartition globale du chêne vert, une très faible part de la variabilité nord/sud observée peut être expliquée par le gradient latitudinal. La plus grande part de la variabilité des paramètres de taille est donc due aux différences régionales de climat entre le nord et le sud du Pic Saint-Loup.

À l'inverse des paramètres de taille, les paramètres de forme sont peu sensibles à la localisation nord/sud par rapport au Pic : la circularité (axe 1, Fig. 2.B) ne semble pas y répondre, et une seule station (Saint-Jean-de-Cuculles, axe 2, Fig. 2.B) se démarque par le rapport longueur/largeur, sans que nous ne sachions l'expliquer. Il serait donc intéressant de comparer les relevés météorologiques locaux de Saint-Jean-de-Cuculles et de Cazevieille pour comprendre cette différence

et de rechercher d'autres facteurs (biotiques, anthropiques ou abiotiques) responsables des différences entre les feuilles récoltées à ces deux stations.

2- Asymétrie fluctuante

Les résultats montrent différents niveaux d'asymétrie selon les stations. Dans le cas du périmètre, les feuilles des arbres de Cazevieille sont bien plus asymétriques que celles de toutes les autres stations. Elles présentent des limbes avec une dentelure irrégulière : un des côtés de la feuille est dentelé de manière plus prononcée que le côté opposé. Cette différence peut être d'origine développementale, ou résulter de la prédation des feuilles par des invertébrés, bien qu'à l'échantillonnage les feuilles présentant de telles traces aient été évitées. Dans le cas de la largeur, l'ensemble des feuilles étudiées sont très asymétriques. Pour des raisons pratiques, les demi-limbes sur lesquels cette analyse a été menée ont été obtenus en coupant les feuilles, de l'apex à la base du pétiole, ce qui ne correspond que rarement au tracé exact de la nervure centrale. Cette dernière peut pourtant être considérée comme l'axe de symétrie biologique (et non géométrique) d'une feuille à nervation pennée. Dès lors, les patrons d'asymétrie obtenus peuvent être biaisés par cet artefact, expliquant l'importante asymétrie pour la largeur.

Aux disparités inter-stations viennent s'ajouter, pour certaines localités, des disparités intra-station, notamment à Cazevieille. Le cas de l'arbre CAZ4 est particulier : ses feuilles, très asymétriques pour l'aire, faiblement asymétriques pour le périmètre et la largeur, sont plus rondes mais moins dentées que les autres feuilles de Cazevieille. L'examen visuel des photos des feuilles montre que certains demi-limbes descendent plus bas sur le pétiole que le demi-limbe opposé, ce qui expliquerait son pattern d'asymétrie. Un facteur biologique peut expliquer l'asymétrie importante des feuilles des arbres de Cazevieille : [Battistella & Bauller, \(2015\)](#) rapportaient en effet une importante défoliation en 2014 des arbres à cette station (et à Fambétou dans une moindre

mesure) par la chenille du Bombyx disparate (*Lymantria dispar*). Notre étude reprenant les mêmes arbres que les deux études précédentes, il est possible que ces derniers portent encore, à Cazevieille et Fambétou, les séquelles du stress causé par ledit lépidoptère.

La localisation nord/sud des arbres par rapport au Pic Saint-Loup pourrait influencer sur l'asymétrie de leurs feuilles, via les différences météorologiques de part et d'autre de cette barrière naturelle. Nos résultats montrent que les feuilles récoltées à Cazevieille sont plus asymétriques que celles des trois autres stations. L'asymétrie des feuilles ne semble donc pas liée aux différences météorologiques entre les versants nord et sud du Pic Saint-Loup. Elle peut être expliquée par d'autres facteurs, comme l'éclairement des feuilles ([Freeman et al., 2003](#)), les maladies transmises par des prédateurs ([Moller, 1999](#)), ou l'hybridation entre sous-espèces, dans la mesure où la zone d'hybridation des deux sous-espèces de *Q. ilex* se trouve dans la région méditerranéenne en France ([Aykut et al., 2017](#)).

3- Densité stomatique

Pris séparément, et bien que parfaitement comparables en termes de méthodes et de quantité de données acquises, les jeux de données de chaque observateur mènent à des conclusions divergentes. Ce biais observateur évident et conséquent ne permet donc pas de tirer des mesures de densité stomatique une quelconque conclusion biologique, ni de comparer ces données à celles des études précédentes.

Le biais observateur est un phénomène très courant en sciences expérimentales, qui n'est pas toujours pris en compte ([Burghardt et al., 2012](#)). Dans notre cas, la différence entre les données des deux opérateurs a été détectée dès les comptages préliminaires. De nombreuses configurations ont alors été testées dans but de réduire cette différence, en comparant les comptages sur la même zone des deux auteurs et de leurs deux encadrants. Il en est ressorti que la réduction de la surface de comptage et l'optimisation des réglages du microscope (cf. Matériels et méthodes)

permettent de réduire les écarts. Malgré ces réductions, le protocole avec lequel les différences entre les comptages étaient les plus faibles, n'a pas permis de s'affranchir du biais observateur.

Cette expérience montre l'importance de la mise à l'épreuve du protocole expérimental avant son application. Ce protocole est disponible dans cet article, et est surtout améliorable. Le matériel sur lequel les comptages ont été réalisés est à disposition à l'ISEM (contacter Sarah Ivorra, sarah.ivorra@umontpellier.fr). L'un des points améliorables de notre méthode est le comptage en direct sur les lames. Son principal avantage est qu'en faisant varier la mise au point il est possible de détecter l'ensemble des stomates, même sur des empreintes épidermiques non planes. Son principal inconvénient est que la mise au point constitue une variable supplémentaire entre les opérateurs. Le comptage sur image fixe, comme l'ont fait nos prédécesseurs (Battistella & Bauller, 2015 ; Essis-Essoh et al., 2017), permet de s'affranchir de cette variable, car les images sur lesquelles travaillent les opérateurs sont identiques. Toutefois, de telles images mènent à une sous-estimation du nombre de stomates si l'empreinte épidermique observée n'est pas parfaitement plane (certaines régions sont alors floutées). Une solution pourrait être de réaliser des empreintes épidermiques parfaitement planes, mais notre expérience a montré que de telles empreintes sont très difficiles à obtenir et à conserver au moment du transfert sur lame. Une autre alternative pourrait être de réaliser les comptages sur des images fixes, en veillant à ce que la profondeur de champ embrasse l'ensemble de la profondeur de l'empreinte (en photographiant avec une faible ouverture de diaphragme).

4- Comparaison aux données des années précédentes

La comparaison des résultats de 2019 avec ceux des années précédentes doit être réalisée avec méfiance et parcimonie, car les

méthodes et les opérateurs sont divers, ne serait-ce que pour la récolte des feuilles : elles ont été récoltées au sommet et à la base du houppier en 2015 et 2017 (la localisation des feuilles sur l'individu était alors une variable étudiée), alors que nous les avons toutes récoltées à environ deux mètres du sol. De plus, seules trois stations ont été suivies depuis 2015 (Le Gardiol remplacé par Notre-Dame-de-Londres dès 2017). Enfin, les liens de corrélation entre variables obtenus à l'issue des AFD diffèrent entre les études, résultat dû à une erreur de notre part ou de celle de nos prédécesseurs, mais que nous ne parvenons pas à expliquer. Seuls les résultats de l'étude morphologique sont comparés aux années précédentes.

Plusieurs tendances se dégagent de cette comparaison : les valeurs obtenues en 2015 sont plus élevées que les années suivantes, dans toutes les stations. Les années suivantes, pour les stations du sud du Pic (Fig. 5.A et 5.C), les indicateurs de taille des feuilles (longueur, largeur, surface, périmètre) sont les plus faibles en 2017, alors qu'ils diminuent au nord jusqu'en 2019 (Fig. 5.B). Rien ne permet de dire que cette différence de variations ait un lien avec la situation géographique des stations. La circularité, indicateur de forme, semble rester constante chaque année (bien qu'écrasées par l'échelle des ordonnées sur la Figure 5, les différences sont effectivement plus faibles que pour les autres traits). Les tendances décrites n'ont pas été testées statistiquement, elles peuvent être dues aussi bien au hasard qu'à un effet d'échantillonnage (les méthodes diffèrent d'une année à l'autre), ou à un phénomène naturel, biologique ou abiotique: dans le cas de Fambétou, une perturbation graduelle (météorologique ou autre) pourrait faire diminuer la taille des feuilles d'années en années. Les résultats de Traiser et al., 2005 et Freeman et al., 1993 suggèrent que cette diminution pourrait être due à l'augmentation globale des températures. L'analyse des données météorologiques locales à long terme pourrait permettre de vérifier cette hypothèse.

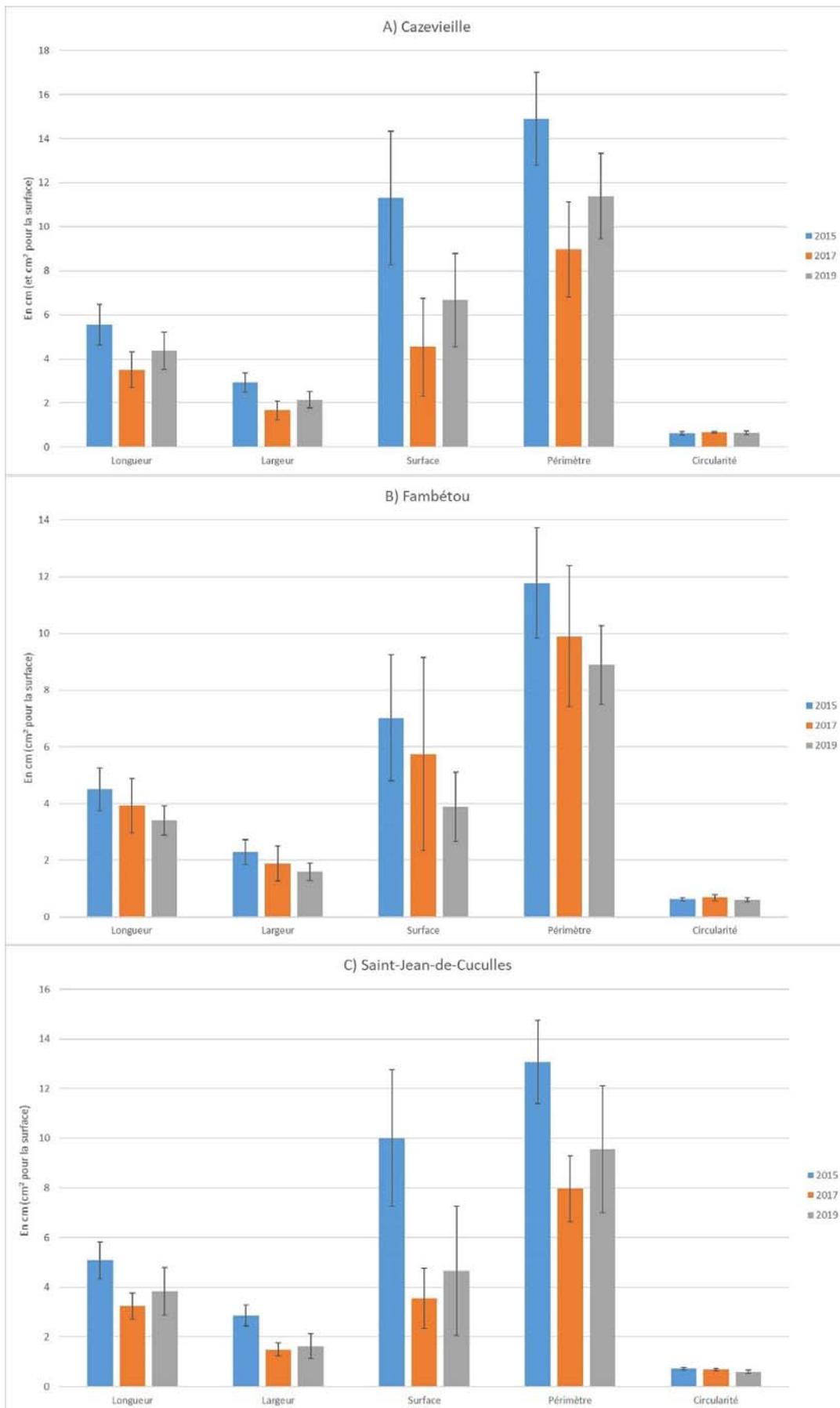


Figure 5. Évolution des traits morphologiques des feuilles de *Q. ilex* entre 2015, 2017 et 2019, pour trois stations : Cazevieille (5.A), Fambétou (5.B) et Saint-Jean-de-Cuculles (5.C).

CONCLUSION

Cette étude montre finalement que la morphologie foliaire de *Q. ilex* varie selon la localisation des individus par rapport au Pic Saint-Loup, en lien avec les différences météorologiques de part et d'autre de cette barrière naturelle, particulièrement pour des variables de forme. Au sud, où les températures sont plus élevées et les précipitations plus faibles, la morphologie des feuilles est plus hétérogène : ces dernières semblent à la fois plus élancées et plus rondes qu'au nord. Sans toutefois avoir expliqué l'ensemble de la variabilité observée (un examen plus approfondi des variations environnementales est nécessaire), la morphologie foliaire apparaît donc comme un bon indicateur écologique actuel. Par extension, la morphologie des feuilles fossiles peut donc être utilisée comme indicateur paléoenvironnemental. L'asymétrie est un caractère sensible à de nombreux facteurs, qu'ils soient génétiques, climatiques, liés à une pression de prédation ou à un stress abiotique. De fait, ce trait ne peut être utilisé seul comme indicateur, mais semble complémentaire de la morphologie, en confirmant ce qu'elle explique, ou en complétant les inconnues. La densité stomatique, en revanche, doit être utilisée en tenant compte du biais observateur potentiel. La recherche d'un protocole robuste pour mesurer ce trait doit être une priorité. Finalement, une étude sur le long terme, telle que nous l'amorçons ici, permettrait de mieux comprendre les variations des traits foliaires, en fonction de l'environnement et des variations météorologiques, et serait particulièrement intéressante dans le contexte actuel de changement climatique global. En parallèle, rechercher et quantifier expérimentalement les facteurs impactant la plasticité foliaire du chêne vert permettrait de mieux comprendre les réponses de ce modèle aux variations environnementales.

REFERENCES

- Aykut Y., Emel U. & Tekin B.M. (2017). Morphological variability of evergreen oaks (*Quercus*) in Turkey. *Bangladesh J. Plant Taxon*, 24: 39-47.
- Bailey I.W. & Sinnott E.W. (1915). A botanical index of Cretaceous and Tertiary climates. *Science*, 41 : 831-834.
- Bassé M., Constant M. & Hubert-Dudoit H. (2019). Étude SIG : Évolution de l'occupation des sols sur la commune de Notre-Dame-de-Londres (Hérault, France) depuis 1956. *Orpalm Synthesis*, 12 (2) : 9-17.
- 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.
- Bordeaux M.-C., Hauteceur M. & Malbezin L. (2017). Les diatomées des lavognes de la région du Pic St-Loup (Hérault). *Orpalm Synthesis*, 10 (2) : 25-35.
- Burghardt G.M., Bartmess-LeVasseur J.N., Browing S.A., Morrison K.E., Stec C.L., Zachau C.E. & Freeberg T.M. (2012). *Ethology*, 118 (6) : 511-517.
- Chitwood D.H., Ranjan A., Kumar R., Ichihashi Y., Zumsbein K., Headland L.R., Ostria-Gallardo E., Aguilar-Martinez J.A., Bush S., Carriedo L. et al. (2014). Resolving Distinct Genetic Regulators of Tomato Leaf Shape within a Heteroblastic and Ontogenetic Context. *The plant cell*, 26 (9) : 3616-3629.
- Debat V. (2016). Symmetry is beauty – or is it? - Grandeur et décadence de l'asymétrie. *Med Sci (Paris)*, 32 (8-9) : 774-780.
- 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.
- Freeman D.C., Graham J.H. & Emlen J.M. (1993). Developmental stability in plants: symmetries, stress and epigenesis. *Genetica*, 89 : 97-119.

- Freeman D.C., Brown M.L., Dobson M., Jordan Y., Kizy A., Micallef C., Hancock L.C., Graham J.H. & Emlen J.M. (2003). Developmental instability: measures of resistance and resilience using pumpkin (*Cucurbita pepo* L.). *Biol. J. Linnean Soc.*, 78 (1) : 27-41.
- Gargominy, O., Terceirie, S., Régnier, C., Ramage, T., Dupont, P., Daszkiewicz, P. & Poncet, L. (2018). *TAXREF v12, référentiel taxonomique pour la France : méthodologie, mise en œuvre et diffusion*. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris. Rapport Patrinat 2018-117. 156 p.
- Guo W.H., Li B., Zhang X.S. & Wang R.Q. (2007). Architectural plasticity and growth responses of *Hippophae rhamnoides* and *Caragana intermedia* seedlings to simulated water stress. *Journal of Arid Environments*, 69 : 385-399.
- Huff P.M., Wilf P. & Azumah E.J. (2003). Digital future for paleoclimate estimation from fossil leaves? Preliminary results. *Palaaios*, 3 (3) : 266-274.
- Kadi-Bennane S., Ait-Said S. & Smail-Saadoun N. (2005). Adaptation study of three *Pistacia atlantica* Desf.ssp. *atlantica* populations (Ain Oussera - Messaad - Taissa) through stomatal complex. In : Oliveira M.M. (ed.), Cordeiro V. (ed.). XIII GREMPA Meeting on Almonds and Pistachios. Zaragoza: CIHEAM, 2005. p.365-368 (Options Méditerranéennes : Série A. Séminaires Méditerranéens ; n. 63).
- Kessler S. & Sinha N. (2004). Shaping up: the genetic control of leaf shape. *Current Opinion in Plant Biology*, 7 : 65-72.
- Koch K., Hartmann K.D., Schreiber L., Barthlott W. & Neihuis C. (2006). Influences of air humidity during the cultivation of plants on wax chemical composition, morphology and leaf surface wettability. *Environmental and Experimental Botany*, 56 : 1-9.
- Moller A.P. (1999). Elm, *Ulmus glabra*, leaf asymmetry and Dutch elm disease. *Oikos*, 85 (1): 109-116.
- Parsons P.A. (1992). Fluctuating asymmetry: a biological monitor of environmental and genomic stress. *Heredity*, 68 (4) : 361-364.
- Roda F., Retana J., Gracia C.A. & Bellot J. (1999). *Ecology of Mediterranean evergreen oak forests*. Springer Verlag, Berlin.
- Rohling E.J., Marino G. & Grant K.M. (2015). Mediterranean climate and oceanography, and the periodic development of anoxic events (sapropels). *Earth-Science Reviews*, 143 : 62-67.
- Takenaka A. (1994). Effects of leaf blade narrowness and petiole length on the light capture efficiency of a shoot. *Ecological Research*, 9 : 109-114.
- Traiser C., Klotz S., Uhl D. & Mosbrugger V. (2005). Environmental signals from leaves - a physiognomic analysis of European vegetation. *New Phytologist*, 166 (2) : 465-484.
- Xu F., Guo W., Xu W. & Wang R. (2008). Habitat effects on leaf morphological plasticity in *Quercus acutissima*. *Acta Biologica Cracoviensia Series Botanica*, 52 : 19-26.

ANNEXE 1. *Données climatologiques moyennes mensuelles des stations de Saint-Martin-de-Londres (au nord du Pic Saint-Loup) et de Saint-Jean-de-Cuculles (au sud du Pic Saint-Loup). Données Météo France, période 1984-2014 ; FR9101389 - Pic Saint-Loup, 2014. Précipitations (mm), températures moyennes (Tmoy, °C), températures minimales (Tmin, °C), températures maximales (Tmax, °C).*

Saint-Martin-de-Londres

Données mensuelles	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	Cumul (mm) / moyennes (°C)
P (mm)	68	55	71	53	57	49	29	50	75	96	63	70	736
Tmoy (°C)	4,9	6,2	7,6	11,7	15,4	18,7	21,9	21,5	18,7	13,5	8,4	5,2	12,8
Tmin (°C)	0,2	1,4	2,0	6,4	10,1	12,4	15,7	15,6	13,3	8,0	3,0	0,4	7,4
Tmax (°C)	9,5	11	13,2	17	20,6	25	28,1	27,4	24	18,9	13,7	10	18,2

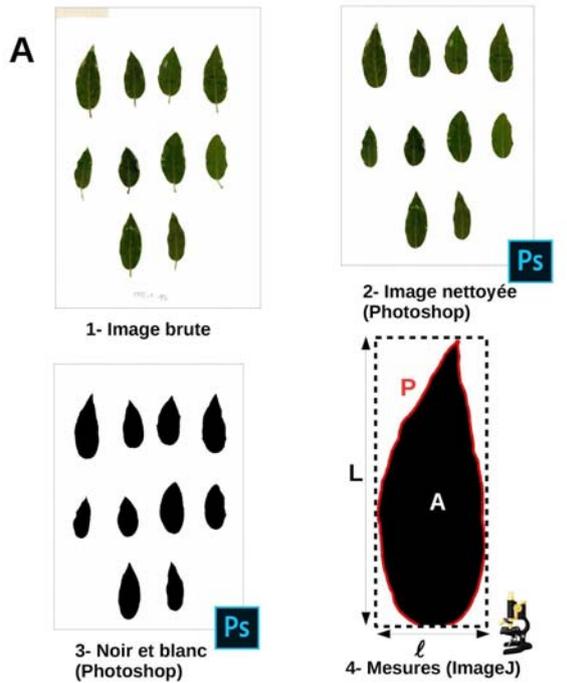
Saint-Jean-de-Cuculles

Données mensuelles	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	Cumul (mm) / moyennes (°C)
P (mm)	70	57	74	53	55	48	28	48	76	100	65	70	744
Tmoy (°C)	5,3	6,3	9,4	12	15,5	19,3	22	21,6	18,7	14,1	9,6	6,3	13,3
Tmin (°C)	1,0	1,5	4,5	6,9	10,4	13,6	15,9	15,8	13,4	9,2	5,2	2,3	8,3
Tmax (°C)	9,7	11,2	14,4	17,2	20,7	25,1	28,2	27,5	24,1	19,1	14,0	10,3	18,5

ANNEXE 2. Relevé des coordonnées GPS de chaque arbre échantillonné et description du milieu et type de substrat de chaque station d'après Battistella & Bauller, 2015 ; Essis-Essoh et al., 2017.

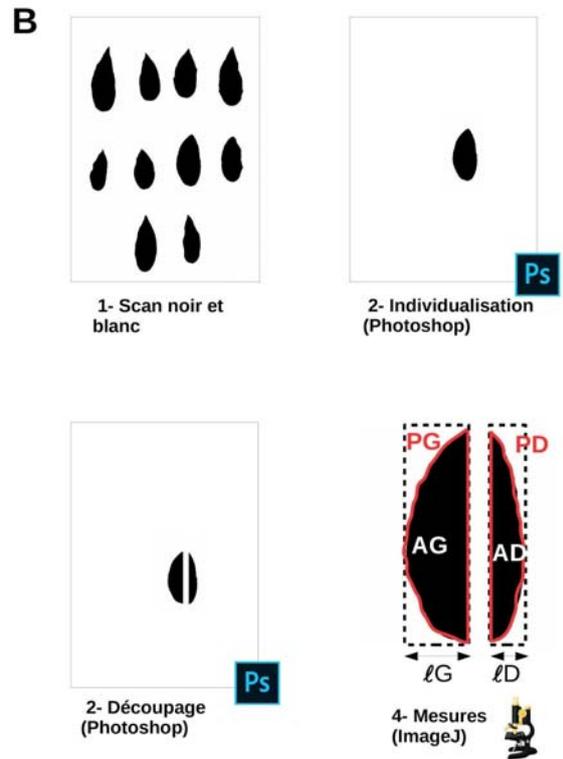
Station	Coordonnées GPS de chaque arbre	Substrat et végétation
Cazevieille	Arbre 1 N 43,77446° E 03,78863°	Matorral (garrigue) ouvert Zone post-culturale (terrasses oliviers notamment) en cours de recolonisation Calcaire
	Arbre 2 N 43.77277° E 03.78924°	
	Arbre 3 N 43.77300° E 03.78972°	
	Arbre 4 N 43.77319° E 03.78991°	
Saint-Jean-de-Cuculles	Arbre 1 N 43.75617° E 03.83495°	Matorral relativement dense Calcaire
	Arbre 2 N 43.75612° E 03.83466°	
	Arbre 3 N 43.75624° E 03.83475°	
	Arbre 4 N 43.75647° E 03.83478°	
Fambétou	Arbre 1 N 43.78853° E 03.80404°	Chênaie mixte à <i>Q. ilex</i> dominant Calcaires et marnes
	Arbre 2 N 43.78632° E 03.80339°	
	Arbre 3 N 43.78637° E 03.80312°	
	Arbre 4 N 43.78632° E 03.80300°	
Notre-Dame-de-Londres	Arbre 1 N 43.81409° E 03.78348°	Chênaie sclérophylle à mixte Calcaire légèrement marneux
	Arbre 2 N 43.81394° E 03.78307°	
	Arbre 3 N 43.81411° E 03.78288°	
	Arbre 4 N 43.81405° E 03.78242°	

ANNEXE 3. Protocole simplifié de réalisation des mesures pour la morphologie (A) et l'asymétrie (B)



5- Valeurs descriptives pour l'ensemble des feuilles récoltées :

	Long. (mm)	Larg. (mm)	Périm. (mm)	Aire (mm ²)
Moyenne	38,2	17,42	98,19	483,89
Maximum	67,71	35,89	176,1	1600,55
Minimum	20,64	8,69	52,45	133,15



ANNEXE 4. Les deux types d'asymétrie biologiques (d'après [Debat, 2016](#)). L'ordonnée indique la fréquence. **A. Asymétrie fluctuante** : la distribution des valeurs (droite-gauche) est normale et centrée sur 0. La variance de cette distribution représente donc le niveau d'asymétrie fluctuante de l'individu considéré. **B. Asymétrie directionnelle** : La moyenne des valeurs (droite-gauche) n'est pas centrée sur 0, ce qui donne des caractères moyens asymétriques (ex. le coeur des vertébrés).

