

ACADÉMIE DE MONTPELLIER
UNIVERSITÉ DES SCIENCES ET TECHNIQUES DU LANGUEDOC

THÈSE

présentée à l'Université des Sciences et Techniques du Languedoc
pour obtenir le grade de

DOCTEUR de 3^{ème} Cycle en Écologie Générale et Appliquée
Option Écologie Terrestre

QUELQUES BASES PHYSIOLOGIQUES SIMPLES POUR TENTER D'INTERPRÉTER LA PLACE OCCUPÉE PAR QUATRE GRAMINÉES DANS DEUX COMMUNAUTÉS HERBACÉES SPONTANÉES DES GARRIGUES DU MONTPELLIÉRAIS

I _ Textes

par

Jean Marc d'HERBÈS
Ingénieur agronome

soutenue le 14 Décembre 1979, devant la Commission d'Examen

Jury :

M. A. BERGER
M. M. GODRON
M. M. GOUNOT
M. J. POISSONET
M. B. SAUGIER

QUELQUES BASES PHYSIOLOGIQUES SIMPLES
POUR TENTER D'INTERPRETER
LA PLACE OCCUPEE PAR QUATRE GRAMINEES
dans deux communautés herbacées spontanées
des garrigues du Montpelliérais.

I - TEXTE

par

Jean-Marc d'HERBÈS

Soutenue le 14.12.1979 devant la commission d'examen

Jury	MM.	M.GODRON	Président
		A.BERGER	
		J.POISSONET	assesseurs
		B.SAUGIER	
		M.GOUNOT	invité

PLAN DE L'OUVRAGE

INTRODUCTION	1
PREMIERE PARTIE : MATERIEL ET METHODES	
CHAPITRE 1 OBJETS ET CADRES DE L'ETUDE	8
1.1 - Les quatre graminées	8
11.1 - Motifs du choix	
11.2 - Morphologie et biologie	
112.1 - Caractères morphologiques	
112.2 - Quelques données biologiques	
11.3 - Aspects écologiques	
11.4 - Conclusions	
1.2 - Les deux stations	14
12.1 - Aumelas : présentation rapide d'un causse du Bas-Languedoc	
121.1 - Caractères généraux	
121.2 - Quelques données climatiques	
121.3 - Les substrats	
121.4 - Végétation	
12.2 - Caractéristiques générales des deux stations	
CHAPITRE 2 METHODES : ANALYSE CRITIQUE ET UTILISATIONS	24
2.1 - Vue d'ensemble du dispositif	24
21.1 - Mouvements de l'eau	
21.2 - Production	
21.3 - Phytomasse aérienne - structure	
21.4 - Organisation des mesures	
2.2 - Potentiel hydrique dans les feuilles	27
22.1 - L'eau dans la plante	
221.1 - Transpiration et potentiel	
221.2 - Les composantes du potentiel	
221.3 - La régulation	
221.4 - Conclusion	
22.2 - L'instrument de mesure : la chambre à pression	
22.3 - Utilisations	
223.1 - Etudes journalières	
2231.1 - Courbes journalières	
2231.2 - Cinétique de récupération hydrique	
223.2 - Etudes saisonnières	
223.3 - L'échantillonnage	
2.3 - Production	35
23.1 - Populations et production	
23.2 - Quelques problèmes	
23.3 - Méthodes retenues	

2.4 - Phytomasse aérienne - structure	40
24.1 - Point-quadrat	
24.2 - Etalonnage : les coupes	
24.3 - Structure	

DEUXIEME PARTIE : RESULTATS

CHAPITRE 3 LE POTENTIEL HYDRIQUE FOLIAIRE	48
3.1 - Courbes journalières	48
31.1 - Réalisation	
31.2 - Comparaisons de courbes	
31.3 - Variations saisonnières des courbes journalières	
31.4 - Conclusions	
3.2 - Cinétiques de récupération hydrique	53
32.1 - Réalisation d'une courbe	
32.2 - Expression des résultats	
322.1 - Allure générale des courbes	
322.2 - Comparaisons des cinétiques	
322.3 - Conclusions	
3.3 - Evolution saisonnière des valeurs maximales et minimales du potentiel	59
33.1 - Analyse des évolutions saisonnières	
33.2 - Variations du potentiel maximum en fonction du déficit théorique	
33.3 - Analyse chronologique des cinétiques de dessèchement	
33.4 - Remarques diverses	
334.1 - Courbes P_{max} - P_{min}	
334.2 - Tension hydrique et température	
3.4 - Conclusions générales	66
CHAPITRE 4 LA PRODUCTION	70
4.1 - La production nette : les faits	70
41.1 - Validité des données	
41.2 - Comparaison stationnelle des phytomasses vertes	
41.3 - Comparaisons spécifiques	
413.1 - Les espèces dominantes	
413.2 - Les autres espèces	
41.4 - Conclusions	
4.2 - La production nette : quelques paramètres	76
42.1 - Les espèces dominantes	
42.2 - Les autres espèces	
42.3 - Conclusions	
4.3 - Comparaison de deux méthodes d'estimation de la phytomasse	80
43.1 - L'effectif des populations de feuilles	
43.2 - Confrontation des résultats	
43.3 - Conclusions	

4.4 - La production brute : utilisation des taux de naissance et mortalité foliaires	85
44.1 - Les taux de démographie foliaire	
441.1 - L'initiation foliaire	
441.2 - La mortalité foliaire	
441.3 - La résultante : le taux démographique foliaire net	
44.2 - La croissance foliaire	
442.1 - Croissance foliaire	
442.2 - Sénescence foliaire	
442.3 - Les taux résultants	
442.4 - Développement et croissance foliaires	
442.5 - Croissance foliaire moyenne	
442.6 - Masses surfaciques	
442.7 - Conclusions	
4.5 - Histogrammes des taux de production de feuilles	97
CHAPITRE 5 POTENTIEL HYDRIQUE ET PRODUCTION : conclusions sur le comportement des quatre graminées	102
5.1 - Déficit hydrique journalier	102
51.1 - Définition	
51.2 - Utilisation	
5.2 - Déficit hydrique et production de feuilles	104
5.3 - Déficit hydrique et mortalité foliaire	106
5.4 - Conclusions : les stratégies des quatre graminées	108
CHAPITRE 6 EVOLUTION DE LA STRUCTURE DES DEUX COMMUNAUTES contribution des quatre graminées à cette structure	113
6.1 - Structure spécifique	114
61.1 - Le spectre biologique "global"	
611.1 - Le nombre d'espèces	
611.2 - Le spectre biologique	
61.2 - Evolution du nombre d'espèces	
612.1 - Evolution globale	
612.2 - Evolution par type biologique	
6.2 - Répartition de la phytomasse	119
62.1 - Répartition par type biologique	
621.1 - En station R	
621.2 - En station P	
621.3 - Caractéristiques des courbes de concentration	
62.2 - Répartition dans le plan vertical	
622.1 - Au niveau de la communauté	
622.2 - Hauteur moyenne de la végétation	
622.3 - Place des graminées étudiées dans la structure verticale	
6.3 - Quelques aspects de la phénologie dans chaque station	130

DISCUSSION - CONCLUSIONS GENERALES

134

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

145

Note : Les figures (1 à 64) et les annexes (1 à 4) sont rassemblées dans un volume séparé.

INTRODUCTION

Tout objet vivant est un système de systèmes, résultat d'un certain équilibre entre les éléments d'une organisation. JACOB (1975) désigne par "intégron" chacune des unités constituées par l'intégration de sous-unités de niveau inférieur : les êtres vivants sont organisés selon une hiérarchie d'ensembles discontinus ; la connaissance que l'on peut en avoir opère à des niveaux d'organisation qu'il importe de relier entre eux .

Pour ODUM (1959), la meilleure approche pour délimiter l'écologie moderne est d'utiliser ces concepts de niveaux d'organisation, du protoplasme à la biosphère : ainsi la communauté ^{inclut} toutes les populations occupant une aire donnée , *elles mêmes constituées de populations de plantes, de feuilles, etc.*

Cependant, le tout n'est pas seulement la somme des parties, et la connaissance d'un niveau d'organisation n'éclaire pas forcément les modalités de son intégration dans le niveau supérieur. WHITTAKER (1975) souligne les difficultés quand il écrit : "A striking, and unwelcome, feature of ecology has been the lack of a bridge of logical development and common understanding between population ecology and community ecology".

Les difficultés liées à l'édification de ce "pont" peuvent résulter de la différence entre échelles et méthodes d'observation : un ensemble d'individus peut être rassemblé et contrôlé au laboratoire, et chaque individu analysé en détail. Pour accéder au niveau suivant, la communauté naturelle, il est nécessaire de travailler in situ .

L'hétérogénéité propre au système naturel oblige alors à prendre des précautions supplémentaires, car il ne suffit pas de transporter le laboratoire dans la nature : dès 1947, WATSON remarquait que "les techniques impliquant un ensemble de mesures complexes ne sont pas applicables à l'investigation au champ , car la grande variabilité des populations végétales nécessite alors la répétition de chaque observation sur un trop grand nombre d'échantillons" .

Plus récemment, ECKARDT (1970) se demandait si l'utilisation d'enceintes climatisées in situ , "impliquant un matériel important et dispendieux" se révélait "suffisamment utile pour justifier les crédits investis".

Plante dans le sol - les espèces qui sont en contact avec le sol
qui sont en contact avec le sol
et les autres

Mais la discontinuité n'exige pas seulement des moyens d'observation différents : "elle modifie aussi la nature des phénomènes, voire les lois qui les sous-tendent" (JACOB, 1975). Ainsi, le pont à établir ne doit pas servir au transport du matériel de mesure du laboratoire au terrain, mais plutôt à l'échange d'informations en un incessant va-et-vient entre les expérimentations de laboratoire et de terrain .

Cet échange nécessite des points de contact qui rendent compatibles les échelles d'observation : il est clair, par exemple, que démontrer le mécanisme d'adaptation à la sécheresse d'une espèce ne suffit pas à prévoir ou à comprendre sa répartition géographique à l'échelle régionale , *déterminer que de nombreux autres facteurs -*
de l'écologie L'analyse du comportement physiologique d'une espèce in situ ne peut se faire que grâce à la connaissance des mécanismes de régulation étudiés au laboratoire. Réciproquement, l'étude in situ peut suggérer de nouvelles voies d'expérimentation physiologique .

Le phytosociologue s'est préoccupé très tôt de cette nécessité de choisir un commun dénominateur aux diverses perceptions ; en ce qui concerne les pelouses méditerranéennes, les études de BRAUN-BLANQUET & PAWLOWSKI (1931), BHARUCHA (1932), SOROCEANU (1936) allaient dans ce sens, tentant de comprendre la présence des espèces dans leurs communautés en s'appuyant sur des observations phytosociologiques et des analyses de structure au niveau stationnel d'une part, et d'autre part, sur des classifications phytosociologiques établies à partir d'études à plus petite échelle .

C'est dans cet esprit que le présent travail a été entrepris : étendre quelques unes des méthodes actuelles d'investigation physiologique aux études in situ, en conditions non totalement contrôlées. Peut-on mettre en relation, par des études au niveau stationnel, le comportement physiologique de quelques espèces et la place qu'elles occupent dans les communautés dont elles font partie ? (Le terme place englobera ici la distribution spatiale, l'évolution de la contribution à la structure de la communauté, le rôle qu'une espèce peut jouer par effets de protection, de masse, ...). En particulier, l'accent est mis sur la notion d' "espèce dominante" : ces espèces qui, d'après BRAUN-BLANQUET (1915) ne constituent pas de bons critères pour délimiter les associations sur le terrain, puisqu'elles peuvent recouvrir plusieurs associations différentes, confèrent cependant leurs physionomies aux communautés. Pourquoi et comment dominant-elles ? De même, pourquoi et comment les autres espèces ne dominant-elles pas ?

2 - les modalités de contribution des quatre espèces à la phyto-
masse aérienne, et à la structure des deux communautés (Chapitre 6) .

Enfin, le comportement des communautés, c'est-à-dire quelques aspects de l'évolution de leur structure au cours des deux années d'observation, a été analysé, puis mis en relation avec le comportement des quatre graminées (Conclusions).

Le programme est vaste, et on ne peut attendre ici un approfondissement de chacun des points. Par conséquent, l'objectif n'est pas d'atteindre une précision qui peut paraître illusoire in situ, mais de tester un certain nombre de méthodes d'investigation, susceptibles d'établir un lien avec ce que l'on connaît par ailleurs, à travers de nombreuses études physiologiques menées en conditions contrôlées.

On a donc choisi de respecter, dans la présentation du travail, la démarche chronologique qui a conduit à ajouter ou supprimer, au cours de l'expérimentation, certaines méthodes : l'important travail, nécessaire, effectué au cours d'une première saison, en vue d'établir les données "point-quadrat" (cf. Chapitre 2), avait aussi l'ambition de fournir des renseignements sur nombre de paramètres, en fin de compte trop fins pour être appréhendés par ce moyen (surface et indice foliaires, nombre d'individus par unité de surface ...) : il a été abandonné lors de la deuxième campagne de terrain.

De même, il a paru indispensable d'adjoindre "en cours de route" des mesures de croissance foliaire, pour compléter le suivi des apparitions de feuilles, afin de différencier plus nettement les comportements des espèces étudiées.

Il résulte de tout ceci une certaine hétérogénéité dans les données qui, chacune, apportent des informations utiles pour notre projet, l'ensemble conservant un caractère "exploratoire".

PREMIERE PARTIE

MATERIEL ET METHODES

CHAPITRE I

OBJETS ET CADRES DE L'ETUDE

Le projet initial prévoyait de suivre le comportement de quatre graminées pérennes, dominantes dans quatre stations choisies en fonction d'un gradient d'humidité stationnelle. Chacune de ces stations devait comprendre au moins deux des quatre espèces étudiées .

Seules deux stations ont pu finalement être retenues, pour des raisons pratiques :

- difficulté de trouver des emplacements suffisamment proches répondant aux critères exigés ,
- volume des données à recueillir et des temps de mesure sur le terrain ,
- coût des infrastructures (location de parcelles, clôtures, postes météorologiques ...) .

I.I - Les quatre graminéesII.I - Motifs du choix

Les quatre graminées retenues sont*

- Brachypodium ramosum (L.) R.et S., dominante dans la première station, marginale dans l'autre (abréviation BR dans la suite du texte) ,
- Brachypodium pinnatum (L.) P.B. subsp. phoenicoides R.et S., absente de la première station, dominante dans l'autre (abréviation BP) ,
- Bromus erectus Huds. et Dactylis glomerata L. var. hispanica Roth** présentes dans les deux stations, (abréviations BE et DG).

Les deux Brachypodium sont des espèces méditerranéennes. Plus précisément, BR est circum-méditerranéenne, et ne dépasse pas la Drôme vers le nord. BP est ouest-méditerranéenne, et si elle peut se trouver en flots jusqu'en Haute-Savoie, elle est progressivement remplacée vers le nord de la région méditerranéenne par Brachypodium pinnatum .

* Nomenclature selon la flore de Fournier (1938), éd. 1961

** d'après Coste (1937)

Il n'est pas rare de rencontrer ces deux espèces sur une même station, lorsque les conditions écologiques s'y prêtent (sols profonds, caillouteux, le plus souvent sur marnes ou brèches dégradées). Leurs amplitudes d'habitats sont cependant distinctes, et les communautés dans lesquelles elles dominent (la plupart des communautés herbacées des garrigues) diffèrent totalement par leurs aspects et leurs localisations (SOROCEANU, 1936 ; BARRY, 1960 ; JOFFE, 1976, cf. § II.3)

Bromus erectus et Dactylis glomerata hispanica* ont également une large gamme d'habitats dans les garrigues montpelliéraines, mais dominent rarement les communautés dans lesquelles on les rencontre (§ II.3).

Le fait de rencontrer les deux espèces dans les deux stations permet d'évaluer pro parte l'effet du milieu sur les phénomènes observés, à condition que l'on ait affaire aux mêmes écotypes dans chacune des stations .

Des chercheurs du C.E.P.E. Louis Emberger** étudient actuellement les variabilités physiologiques et génétiques de quelques taxons de Dactylis glomerata L., mis en culture en peuplements monospécifiques. Des prélèvements effectués dans les deux stations étudiées doivent permettre de décider s'il y a, ou non, des différences génétiques entre les populations de DG de chacune des stations .

II.2 - Morphologie et biologie

II.2.1 - Caractères morphologiques

BR et BP appartiennent au même genre ; ce sont des plantes glabres à souches rampantes et longues. Les feuilles sont plus ou moins enroulées, à nervures saillantes, le port est dressé chez tous les individus. Leurs aspects sont cependant très différents : BR a des feuilles courtes (1 à 5 cm), étalées, nombreuses, insérées sur une tige se divisant en nombreuses ramifications (que nous appellerons "rameaux") portant de 2 à 6 feuilles. BP a des feuilles longues, dressées, sur une tige courte ne ramifiant pas ou peu.

Les deux espèces sont des géophytes à rhizome, bien que BR soit parfois classé dans les chamaephytes grimpants (BHARUCHA, 1932), en raison de sa tendance à "grimper" dans les touffes de ligneux bas .

* HEGI (1907) a recensé pas moins de 14 sous-espèces, variétés et races pour Bromus erectus Huds., 13 pour Dactylis glomerata L. .

** Centre d'Etudes Phytosociologiques et Ecologiques Louis Emberger, Montpellier.

La multiplication souterraine par drageons rend impossible (sauf techniques de marquage radioactif) la reconnaissance des individus, et les talles constituent les unités de travail de base.

DG et BE sont des hémicryptophytes cespiteux. Le tallage peut être suivi facilement, ce qui autoriserait la reconnaissance des individus, qui s'avèrent dans les faits peu différenciables. Les talles constituent là encore les unités d'échantillonnage.

Les deux espèces ont des souches peu rampantes, un enracinement plutôt superficiel, riche en poils absorbants ; les feuilles sont planes, et ne s'enroulent pas (sauf en cas de déficit hydrique très important chez BE). La préfoliaison est pliée chez DG, roulée chez BE, et cette dernière espèce possède une pillosité dont l'abondance varie suivant les stations, les conditions de croissance, et peut-être les caractères génétiques. Le port est rarement dressé, sauf dans les couverts herbacés très denses : quelques individus émettent alors des talles vers les strates supérieures.

~~II.2.2 - Quelques données biologiques~~

Une étude menée par ABOU-ZAKHEM (1975), utilisait entre autres graminées, Brachypodium phoenicoides, Bromus erectus et Dactylis glomerata dans une série d'expériences comparatives sur la production potentielle par des espèces spontanées de la garrigue et des variétés cultivées, en conditions contrôlées. On a retenu de cette étude les quelques faits biologiques suivants : d'après cet auteur,

- les 3 espèces ont une vitesse maximale de croissance élevée ;
 - en hiver, seul BP continue de produire, faiblement, mais DG est la plus précoce des trois graminées (les zéros de végétation, obtenus pour BP, BE et DG sont respectivement compris entre 6.8 et 7.5°C, 5.6 et 7.1°C, 6.3 et 7.0°C au printemps, et 4.8 et 6.3°C, 4.0 et 7.0°C, 0 et 2.5°C à l'automne) ;
 - en été, seul DG a arrêté totalement sa production ;
 - la dynamique de la production semble indiquer que BP, s'il s'installe lentement, possède un pouvoir colonisateur et une capacité de production croissants avec le temps, contrairement aux deux autres espèces qui persistent en touffes limitées, bien que productrices.
- Le niveau de production n'est pas significativement différent si BP est cultivé en "plants isolés" ou en "gazon dense", contrairement aux deux autres espèces : DG semble augmenter sa production en gazon dense, BE la diminuer ;

- enfin, la mortalité des talles est très faible chez BE, forte chez les deux autres. La vitalité des graines, semées en plein champ, est très forte chez BE, contrairement à BP et DG qui ne semblent se reproduire que par tallage dans les conditions d'expérience.

II.3 - Aspects écologiques

A l'échelle régionale (région écologique du Montpelliérais, définie par LE FLOC'H et al., 1972), les quatre espèces ont en commun une grande plasticité écologique : elles "réagissent" très mal, individuellement, aux variables écologiques régionales, lors des nombreux échantillonnages réalisés par le C.E.P.E. Louis Emberger dans la région.

Dans le tableau I ont été recensées les associations dans lesquelles les espèces jouent un rôle ("caractéristique", "compagne de haute présence",... BRAUN-BLANQUET et al., 1952).

On peut en extraire les quelques points suivants :

- BE et DG marquent leur caractère septentrional (appartenance aux alliances des grands Causses : Ononidion striatae et Xerobromion erecti), mais se retrouvent dans une grande partie des associations plus strictement méditerranéennes. Ajoutons (DEBUSSCHE, comm.verb.) que dans les hautes garrigues, zone de contact entre Quercetum ilicis galloprovinciale et Querceto-buxetum, BE est présent presque partout (milieux ouverts et semi-ouverts surtout), sauf dans les zones les plus chaudes. DG est tout à fait ubiquiste ;
- BR peut être rencontré dans presque toutes les associations recensées pour culminer dans le Brachypodietum ramosi. Il ne fait défaut que dans les stations les plus humides (où l'on trouve des associations appartenant à l'Alneto-ulmion, le Deschampsion mediae,...), mais se trouve dans le Brachypodietum phoenicoidis dont il constitue même un faciès. Cependant, il vit essentiellement dans les milieux ouverts, et disparaît assez vite dans les milieux fermés ;
- BP, enfin, est plus "sélectif", évitant les stations sèches aux sols squelettiques où règne BR, pour envahir les lieux à sols meubles et profonds (friches et dépressions).

Le tableau suivant (tableau 2), est extrait d'une étude de JOFFRE (1976) sur une typologie des parcours du Montpelliérais : l'échantillonnage a porté sur les formations "Herbacées" et "Ligneuses basses-Herbacées" (au sens de GODRON et al., 1968) des hautes garrigues. Le classement tient compte de critères d'abondance (recouvrement et participation à la phytomasse épigée totale) de chaque espèce .

Formations	Remarques		Alliance	Association	BE	DG	BP	BR	
Herbacées et Herbacées Ligneuses basses	Septentrional (Causses)		Ononidion striatae " "	Stipeto-ononidetum Astereto-anthyllidetum	+				
	alt. > 500 m		" " Xerobromion erecti " "	Genistetum delphinensis Orchideto-brometum Avenetum amethystinae	+	+			
	Basses Cévennes (berge des cours d'eau)		Arrhenaterion	Gaudinieto-arrhenateretum	+	+			
	Méditerranéen	berges sols compacts	Molinio-holoschoenion Deschampsion mediae	Dorycnieto-schoenetum Deschampsietum mediae Agrostideto-ageretum Brachypodietum phoenicoidis				+	
		friches	Brachypodion phoenicoidis " "	-ss.ass. Brometosum -type	+		+		
			Thero-Brachypodion " "	Fritillarietum pyrenaicum Brachypodietum ramosi Asphodeletum fistulosi Convolvuleto-ononideto- pubescentis	+	+	+		+
		calcaires secs	" "				+		
			" "				+		
			" "				+		
			" "				+		
		Ligneuses basses	nitrophiles	Brachypodion phoenicoidis	Onopordetum illyrici		+	+	+
"marnes et brèches"	Aphyllantion " "		Aphyllanteto-leontodetum Onobrychidetum supinae Rosmarineto-lithospermetum	+		+	+		
	" "		-ss.ass. Schoenetosum Convolvuleto lanuginosi Helianthemeto-ericetum Ericeto-lavanduletum Cisto-ericetum cinerariae	+			+		
	Siliceux		Cistion ladanifera " "					+	
		Quercion ilicis	Cocciferetum -ss.ass. Rosmarinetosum -type	+	+	+	+		

Tableau I : Affinités phytosociologiques des graminées étudiées
(tiré de BRAUN-BLANQUET et al., 1952)

Réaction à HCl du sol	Nulle							Variable, le plus souvent forte								
Espèces dominantes	Tv-BR		BR-Tv					BE-BP						BP		
Conditions hydriques	S		A.S			M		M-A.H				A.H		H		
Niveau trophique	O		O	O.M		O.M		O.M	M					M		
Espèces productrices associées	-	Fg	-	Fd	BE Fg	BE Fd	BE Gs	BR Am	Fg	Pb	Gs	Pp DG	Pb	Pp Vs	DG	Pb

Espèces	Niveau trophique	Humidité
Am : <u>Aphyllantes monspeliensis</u>	O : oligotrophe	S : sec
Fd : <u>Festuca duriuscula</u>	O.M: oligotrophe à	A.S: assez sec
Fg : <u>Festuca glauca</u>	mésotrophe	M : moyen
Gs : <u>Genista scorpius</u>	M : mésotrophe	A.H: assez humide
Pb : <u>Psoralea bituminosa</u>		H : humide
Pp : <u>Poa pratensis</u>		
Tv : <u>Thymus vulgaris</u>		
Vs : <u>Vicia sativa</u>		

Tableau 2

Typologie des communautés herbacées spontanées du Montpelliérais
(d'après JOFFRE, 1976)

Il faudrait certainement compléter ces études (par exemple, déterminations plus précises du niveau trophique) pour s'assurer de l'exactitude de ces caractéristiques générales. En particulier, BR semble tout à fait à sa place sur des sols très carbonatés, ce qui n'apparaît pas sur le tableau 2. Néanmoins, il semble que le groupe où dominant BE et BP ne se trouve pas sur sols décalcifiés.

Si DG n'est jamais espèce dominante (sauf en station riche en azote, liée à l'influence de l'homme), les trois autres espèces jouent un rôle majeur dans la constitution des pelouses méditerranéennes.

Le gradient d'humidité marque bien l'antagonisme BR-BP ; le "niveau trophique" fait cependant apparaître que BE végète dans des milieux généralement moins défavorisés que ceux qui conviennent à BR. La majorité de ces sols devrait cependant être qualifiée de dystrophe, car ce n'est pas

tant la faiblesse que le déséquilibre en éléments nutritifs qui semble être le trait marquant des sols des garrigues (LONG, 1975).

On remarque également, sur le tableau 2, que si BE peut se trouver dans des pelouses où BR est dominant, et BR dans des pelouses où BE et BP sont dominants, BP reste cantonné dans "ses" stations. DG ne semble être espèce "productrice"* (POISSONET, 1969 ; DAGET & POISSONET, 1971) que dans les stations assez humides, mais est en fait présent presque partout ailleurs.

Les espèces associées à ces graminées sont principalement

- pour les ligneux bas, Thymus vulgaris, co-dominant dans la plus grande partie des stations de BR, et Genista scorpius, présent aussi bien dans le "groupe BR" que dans le "groupe BP", en station cependant moyennement humide ;
- pour les herbacées, si Festuca glauca peut être rencontrée dans les deux grands sous-ensembles, Festuca duriuscula se cantonne aux stations dominées par BP.

D'une manière générale, une plus grande diversité de faciès (Aphyllantes monspeliensis, Poa pratensis, Psoralea bituminosa,...) est trouvée dans le groupe "humide" (BE, BP dominants).

II.4 - Conclusions

Il paraît intéressant de comparer in situ le comportement des quatre espèces choisies dont deux, au caractère méditerranéen marqué, se partagent l'espace herbacé en fonction des conditions hydriques stationnelles (BR en conditions sèches, BP en conditions humides).

Le caractère méditerranéen des deux autres espèces paraît plus nuancé ; bien que pouvant être rencontrées dans de nombreuses formations herbacées de garrigue, elles n'y ont jamais l'importance des deux premières.

I.2 - Les deux stations

Les deux stations retenues l'ont été après un inventaire sur photographie aérienne puis sur le terrain durant l'automne 1976. Il apparut à cette occasion que les formations herbacées au sens strict

* espèce dont la contribution à la phytomasse totale de la communauté est supérieure à 1% .

(moins de 10 % de recouvrement de ligneux bas, GODRON et al., 1968) sont maintenant rares dans les garrigues montpelliéraines (moins de 5 % des formations végétales), ce qui est lié, d'une part à la diminution de la pression exercée par l'homme (et le mouton*), d'autre part à la vitalité des arbustes qui colonisent rapidement les parcours abandonnés après avoir été brûlés pendant des siècles (Quercus coccifera, Genista scorpius, Juniperus oxycedrus, Cistus monspeliensis, C. albidus, ...).

En outre, il était difficile de trouver deux stations suffisamment grandes (2 000 m²) d'herbacées sur des milieux à régimes hydriques contrastés.

C'est sur la commune d'Aumelas que deux stations ont été mises en place en mars 1977.

I2.I - Aumelas - présentation rapide d'un causse du Bas - Languedoc

I2I.I - Caractères généraux

Le causse d'Aumelas est la plus grande des 32 communes des hautes garrigues du Montpelliérain (définies par FERRE, 1974), dont elle forme l'appendice sud, et elle ne comprend aucun village ; l'habitat y est dispersé, les mas sont souvent éloignés les uns des autres (figure I).

Il suffit de parcourir les données du recensement général de l'agriculture de 1970 (in Service régional des statistiques agricoles région Languedoc, 1971), pour s'apercevoir de l'originalité de la commune d'Aumelas : sur les 5 826 ha constituant la superficie totale de la commune, 5 489 ha sont couverts par des "surfaces toujours en herbes et landes non productives" (soit près de 95 %, contre une moyenne de 43 % pour l'ensemble du Montpelliérain) ; le reste est occupé par des bois, souvent anciens, de Chêne vert et de Chêne blanc, et quelques parcelles de vigne.

Les activités économiques du causse sont liées au feu par deux composantes : l'élevage du mouton et la chasse. Entre le berger mettant le feu au hasard de ses parcours, dans des touffes isolées de Juniperus oxycedrus ou de Buxus sempervirens, et les nettoyages de plus grande envergure pratiqués régulièrement par les bergers et par les chasseurs (principalement des citoyens adhérents des sociétés de chasse montpelliéraines), peu de chances sont données à une reconquête forestière.

* 500 000 têtes en 1852, 120 000 en 1962, 60 000 fin 1975 dans le département de l'Hérault (POISSONET, comm.verb.).

Plus élevé que les garrigues qui l'entourent (300 m d'altitude en moyenne), le causse d'Aumelas semble être une réduction des grands Causses, transplanté au bord de la mer (distante d'à peine 15 km).

Soumis à l'action directe et presque constante des vents* dominants ("bise" froide et desséchante du nord, "tramontane" sèche du nord-ouest, "marin" chaud et humide du sud), il offre peu de refuges aux bêtes et aux hommes (écologues compris !).

I2I.2 - Quelques données climatiques

Il est difficile de juger du climat sur deux années (incomplètes) d'observations. Le tableau ci-après (tableau 3) compare néanmoins les données climatiques obtenues sur Aumelas à celles de quelques stations des alentours de Montpellier. (La station de St-Gély-du-Fesc, au nord de Montpellier, est située sur un coteau orienté vers l'ouest, celle de Camp-Redon, au voisinage immédiat de Montpellier, dans une dépression).

	m(°C) janvier 1978	M(°C) juillet 1978	P annuel(mm) avril 77-78	$Q2 = \frac{2\ 000\ P}{(m+M+ 543,6)(M-m)}$
Aumelas	0,51	29,24	920,00	III,70
Camp-Redon	1,96	27,93	914,50	I22,80
St-Gély-du-Fesc	2,60	26,70	930,50	I34,79

m : moyenne des minima du mois le plus froid
M : moyenne des minima du mois le plus chaud
P : pluviosité annuelle
Q2 : Quotient pluviothermique d'Emberger

Tableau 3

Comparaisons de quelques données climatiques pour trois stations

Le calcul des Quotients d'Emberger sur la période d'étude situe les 3 stations en zone méditerranéenne humide, variante à hiver frais. (La

* Aucune étude systématique n'a été menée sur la persistance et la violence de ces vents, qui jouent cependant un rôle écologique prépondérant sur le causse.

17
pluviosité de l'année est supérieure à la moyenne calculée pour Montpellier - Fréjorgues, situé en zone sub-humide).

Au vu de ces données, insuffisantes, il semble que le climat du causse ait un caractère plus continental (amplitude thermique plus grande) et plus sec (Q2 plus petit) que le climat des stations de Camp-Redon et St-Gély-du-Fesc*.

Les variations climatiques d'une année à l'autre sont très importantes : nous en avons la preuve si l'on examine les traits généraux du climat sur Aumelas durant la période d'observation :

- 1977 fut une année pluvieuse : les pluies ont été régulières durant tout le printemps, et la saison "sèche" fut réduite à deux courtes périodes. L'une début juillet, l'autre début septembre, le mois d'août ayant bénéficié de deux grosses averses, et surtout d'un temps maussade persistant limitant l'évaporation. L'automne et l'hiver suivant furent également pluvieux. Au printemps 1978, des fortes pluies durant le mois de mai furent suivies dès le début du mois de juin d'une sécheresse persistante jusqu'à mi-novembre. Deux étés contrastés, donc, pour le régime des précipitations ;
- les températures minimales (m) ont évolué régulièrement de 1°C début avril 1977 à 15°C en juillet. Deux chutes importantes de m, l'une le 20 septembre (10°C à 4°C), l'autre le 15 novembre (4°C à 2°C) marquent nettement les saisons de végétation. L'hiver est plus irrégulier à cet égard : le minimum journalier évolue de - 6°C à + 6°C, offrant des conditions alternées différentes à une végétation sensible à ces changements de température. Le printemps 1978, commencé très tôt par une augmentation des températures minimales, fin février, fut marqué par une période de gelées tardives au cours du mois d'avril.

I2I.3 - Les substrats

L'homogénéité physionomique du causse ne résiste pas à l'examen : du point de vue lithologique, on rencontre une grande diversité de faciès (figure 2), engendrant autant de formes géomorphologiques nuancées, mais distinctes.

Le causse fait partie de la bordure du "Pli de Montpellier", structure chevauchante constituée du Jurassique plissé affleurant largement. Le Jurassique supérieur (Kimmeridgien - Portlandien, puis Séquanien), constitué

* Les dates de floraison de la plupart des espèces accusent un retard allant jusqu'à 15 jours sur Aumelas, par rapport au reste des garrigues.

de calcaire en gros bancs métriques, s'imbrique en mosaïque avec des ensembles marneux (Callovien inférieur). Des bancs dolomitiques, souvent à caractères de dolomie primaire, sont interstratifiés dans la série calcaréomarneuse du Jurassique inférieur (Bathonien).

Le relief résultant se caractérise par des formes relativement douces, avec des faibles variations d'altitude et de pente ; de nombreux avens témoignent de la karstification subie par le causse. Les dépressions, ouvertes ou fermées, sont creusées dans les faciès tendres, entre les buttes et versants de calcaire plus dur.

La majorité des sols n'a pas d'horizons différenciés et s'apparente au type rendzine (A/C). Ils sont décalcifiés, à profondeur variable généralement très faible sur calcaires durs et calcaires marneux, très carbonatés et d'une profondeur moyenne plus constante (50 à 70 cm) dans les dépressions marneuses ou dolomitiques. Ce dernier faciès n'induit pas des sols comparables par leur texture et leur teneur en magnésium (BOUKHRIS, 1967), à ceux rencontrés sur les grands Causses plus au nord : la dolomitisation est très irrégulière et nuancée.

I2I.4 - Végétation

Les formations végétales se répartissent sur le causse en fonction de la diversité lithologique et géomorphologique, et de l'histoire particulière de chaque station : l'impact du pâturage et du feu est plus ou moins accentué, irrégulièrement. Tous les intermédiaires entre la formation herbacée pure, et la formation ligneuse basse peuvent être rencontrés (figure 3). Ces formations intermédiaires, ligneuses basses-herbacées (cf. cartes de M.C.d'HERBES & P. POISSONET, en prép.) sont composées, soit de peuplements assez denses de Quercus coccifera, soit de peuplements de Buxus sempervirens. Genista scorpius est présent en station moyennement humide et humide, Juniperus oxycedrus en station plutôt sèche. Des peuplements de Spartium junceum, souvent issus de plantations, forment des îlots localisés.

Thymus vulgaris est l'espèce ligneuse dominante de la plupart des communautés, excepté dans celles où domine BP.

Parmi les herbacées, retenons Brachypodium ramosum, couvrant la plus grande partie des zones pierreuses et sèches, et Brachypodium phoenicoides, dans les dépressions ou en bas de versant.

Le tableau 4, issu de l'interprétation des cartes thématiques détaillées de M.C.d'HERBES & P.POISSONET (en prép.), constitue une première approche de la typologie des formations végétales du causse.

Formation Humidité	H	LBb-H	LB-H	LBh-H	LH-LB-H	LH-LB	LH
A.S	BR	BR Tv Tv Gs	Bu Gs Bu Jo	Bu Jo Ck BR			
M	BR DG BR BE	BR BE BR Gs BR Bu	BR Bu BR Tv		CV Bu	CV Bu	CV Bu CV BR
A.H	BE BP BR BP	BR BP BP Gs	Gs BP				

Formation : H herbacée

- LBb-H ligneuse basse "basse" (≤ 50 cm de hauteur) - herbacée
- LB-H ligneuse basse - herbacée
- LBh-H ligneuse basse "haute" (> 50 cm de hauteur) - herbacée
- LH-LB-H ligneuse haute - ligneuse basse - herbacée
- LH-LB ligneuse haute - ligneuse basse
- LH ligneuse haute dense à assez claire

Humidité : regroupement de 9 classes initiales

- A.S assez sec
- M moyen
- A.H assez humide

Bu Buxus sempervirens
Ck Quercus coccifera
CV Quercus ilex

Gs Genista scorpius
Jo Juniperus oxycedrus
Tv Thymus vulgaris

Dans les cases sont portées les espèces dominantes les plus souvent rencontrées.

Tableau 4
Typologie des formations du causse

Les caractères déterminés à plus petite échelle (§ II.3) se retrouvent dans ce tableau. On note cependant des situations de rencontre entre BR et BP plus fréquentes que ne le laisse prévoir une étude sur l'ensemble des garrigues. BR est présent partout, sauf en milieu fermé et humide (BP - Gs et formations ligneuses).

Quercus ilex constitue l'essence ligneuse dominante dans les rares bosquets qui subsistent, créant un microclimat humide, mais on trouve également de très beaux Quercus lanuginosa au voisinage des mas, dans des sols généralement profonds. Par ailleurs, les bords du causse (bordure sud exceptée) comprennent en mélange les deux Chênes, constituant des formations ligneuses parmi les plus âgées du Montpelliérais. Il n'est pas interdit de penser que le Chêne blanc puisse coexister avec le Chêne vert sur le causse, au moins le long des dépressions et des talwegs, qui peuvent constituer des voies de pénétration progressive à partir des bordures.

I2.2 - Caractéristiques générales des stations

Plusieurs critères ont dicté le choix des stations sur le

- causse :
- présence des quatre espèces ,
 - proximité des deux stations, de manière à limiter les variations climatiques éventuelles et réduire les déplacements fréquents entre les deux ,
 - formations herbacées simples pour éviter la présence dispersée de ligneux bas .

La première station est dominée par Brachypodium ramosum ; elle sera notée station R dans la suite du texte. Située sur une butte de calcaires durs, elle présente une micro-hétérogénéité marquée, en liaison avec le mode de débit de la roche mère (en gros bancs, alternant avec des couches plus tendres), le pendage géologique (plongeant) et la disposition résultante en réseau de la couverture détritique superficielle (figure 4).

Cette micro-hétérogénéité est mise en évidence par la composition floristique des sous-unités que l'on peut distinguer :

- les "poches" de sol profond (30 cm), très réduites (3-4 m²), sont des refuges pour des espèces mésophylles* (Achillea odorata, Phleum pratense, Trifolium campestre, Ranunculus flabellatus, Hieracium pilosella,...), que l'on ne retrouve pas ailleurs sur la station ;
- les "réseaux" se distinguent des premières unités par leur

* la liste des espèces recensées dans les 2 stations au cours des 2 années d'observation est donnée en Annexe I.

profondeur de terre fine beaucoup plus variable, généralement plus faible ; ils suivent les diaclases dans la roche dure et les zones moins pierreuses liées au calcaire marneux plus tendre. Ils sont marqués par une végétation plus dense et haute (deux ans après la mise en défens), et par la présence non exclusive d'espèces telles que Bromus erectus, Festuca duriuscula, Bellis silvestris, Hippocrepis comosa et moins nettement Genista scorpius. Certaines de ces espèces se retrouvent dans les poches précédemment décrites ,

- enfin, les zones très pierreuses, à faible recouvrement de végétation, où ne subsistent que Thymus vulgaris, Sedum acre, Bupleurum baldense, Phlomis lychnitis, Convolvulus cantabricus, Poa bulbosa, Brachypodium dystachion, Anthyllis vulneraria,...

Brachypodium ramosum est partout, ainsi que Dactylis glomerata, la seconde espèce étant cependant beaucoup moins abondante que la première.

La station où domine Brachypodium phoenicoides (station P) est à 50 m de la première, dont elle est séparée par une faille géologique. Située dans une dépression (talweg) sur roche mère calcaréo-dolomitique, elle bénéficie d'un sol profond (70 à 100 cm) et le recouvrement de la végétation y est important (moins de 5 % de sol nu, avant mise en défens).

Là encore, une micro-hétérogénéité apparaît, qui semble liée au pâturage régulièrement pratiqué avant l'installation. Les touffes de refus (Genista scorpius surtout) sont des refuges pour certaines espèces, d'autres bénéficiant des zones moins denses, plus favorables aux germinations (thérophytes surtout).

Bromus erectus est très abondant dans la station P (2ème espèce dominante, avec un recouvrement de 20 à 30 %), Dactylis glomerata nettement moins (1 à 2 % de recouvrement).

Les deux stations ont un fond floristique commun important (cf. Annexe I) à l'origine de l'expérimentation, les espèces communes ayant cependant des recouvrements différents d'une station à l'autre.

Ces deux stations nous semblent intéressantes à comparer. En effet, toutes deux ont subi l'influence du pâturage, bien qu'avec une intensité probablement différente ; leur passé est cependant comparable, ce qui ne serait pas le cas avec la majorité des stations de BP qui résultent, dans la région des garrigues, de l'abandon des cultures.

La composition floristique de la station R est très voisine de celle décrite pour le Brachypodietum ramosi Br.Bl. 1924, ou association à Brachypodium ramosum et Phlomis lychnitis étudiée par BHARUCHA (1932).

Celle de la station P s'apparente au Brachypodietum phoenicoidis Br.Bl. 1924, faciès à Bromus erectus, avec des différences probablement attribuables à l' "a-typisme" engendré par le pâturage.

CHAPITRE 2

METHODES : ANALYSE CRITIQUE ET UTILISATIONS

Après une présentation générale de l'ensemble des mesures effectuées, les méthodes utilisées pour chacun des points seront exposées en détail et analysées séparément.

2.I - Vue d'ensemble du dispositif

Les études sont menées dans un sens essentiellement comparatif. Une analyse modélisant le fonctionnement de chaque espèce nécessiterait un contrôle de facteurs micrométéorologiques et des mesures physiologiques qui ne sont pas envisagées ici.

Une première série de mesure est destinée à suivre la réaction de quatre graminées à leur environnement abiotique : analyse de l'influence du climat et du régime hydrique sur la production des parties végétales aériennes, en utilisant les connaissances acquises sur les transferts hydriques dans le système sol-plante-atmosphère.

Une seconde série a plus particulièrement trait à l'analyse de la structure de la communauté : contribution des populations étudiées à cette structure, impact et modalité de cette contribution (figure 5).

2I.I - Mouvements de l'eau

L'état hydrique d'une plante est la résultante entre le gain d'eau par les racines et les pertes par transpiration. Cet état n'est pas dissociable des fonctions physiologiques (photosynthèse et respiration) ni de l'ensemble des facteurs environnants (climatiques, micrométéorologiques) qui interviennent en particulier dans le contrôle de l'ouverture stomatique.

Des mesures effectuées en quelques points du trajet de l'eau permettent cependant d'avoir une idée du comportement hydrique des végétaux (cf. § 2.2).

L'identification des fonctions de transfert reliant globalement le stock d'eau dans le sol, le pouvoir évaporant de l'atmosphère et le régime hydrique des végétaux nécessitait au minimum le contrôle des facteurs suivants : a) mésoclimat : précipitations, températures, hygrométrie et évaporation (mesurée à l'évaporomètre Piche,

modifié en vue de mesures hebdomadaires). Ces données sont recueillies dans un poste météorologique situé à égale distance des deux stations ;

- b) humidité volumique du sol, par strates, déterminée à l'humidimètre neutronique (sonde à neutrons)*. Trois tubes de mesure, de 1 à 2 m de profondeur, sont installés depuis mars 1977 dans chaque station. Le recueil et l'exploitation des données sont assurés par KHALIFA (en prép.). Ces données n'ont pu être utilisées dans le cadre de ce travail ;
- c) végétation : seules les parties aériennes ont fait l'objet des observations suivantes :
- eau dans les tissus, abordée par la technique de la chambre à pression (SCHOLANDER et al., 1965) (cf. § 2.2) ,
 - surface foliaire .

2I.2 - Production

Le suivi de la production a été fait à deux niveaux

- niveau "communauté" : évaluation de la production nette apparente** (§ 2I.3) ,
- niveau "population" : suivi de la production nette réelle*** sur des individus marqués, à travers l'apparition et la disparition des feuilles vertes (et des talles si possible), puis la mesure de l'élongation foliaire (§ 2.3).

2I.3 - Phytomasse aérienne - structure

Pour rendre compte à la fois de la contribution des différentes espèces à la phytomasse aérienne, et de la structure horizontale et verticale de la communauté, une "ligne permanente" matérialisée par un fil galvanisé tendu dans la végétation a été installée.

* Pour plus de détails, consulter RAMBAL S. (1975), par ex.

** variation de phytomasse totale entre deux points de mesure.

*** somme de tous les tissus formés pendant une unité de temps donnée : photosynthèse apparente, ou production brute moins respiration.

Le long de cette ligne, des points sont repérés tous les 10 cm.

A chaque point, les contacts entre une aiguille fine descendue verticalement dans la végétation et les parties végétales rencontrées, sont comptés (POISSONET, 1969 ; DAGET & POISSONET, 1969).

La présence des espèces dans le plan vertical déterminé par chaque segment compris entre deux points successifs est notée (GODRON , 1971).

Ces observations, effectuées régulièrement, ont été ventilées, par strates de 5 cm de hauteur, pour analyser l'évolution de la stratification verticale.

Les organes (feuilles vertes, sèches, tiges et épis) des graminées étudiées ont été distingués.

Enfin, cinq coupes mensuelles ont été réalisées en 1977 pour établir des coefficients de correction entre données "point-quadrat" et divers paramètres phytologiques (ROY, 1977) (cf. § 2.4).

2I.4 - Organisation des mesures

Un pas général de quinze jours en période de végétation, trois semaines à un mois en période de repos, décidé au début des observations, a subi quelques irrégularités imputables aux intempéries et divers autres impondérables.

Au cours du printemps et de l'été 1977, les mesures se résu-
maient à :

- la lecture de la ligne permanente dans chaque station ,
- la réalisation des coupes (mensuelles) ,
- la mesure du potentiel hydrique des feuilles de graminées.

Depuis septembre 1977, les mesures des taux démographiques ont été adjointes aux points précédents, et effectuées chaque semaine durant l'automne.

Le rythme s'est espacé en hiver, puis un pas régulier de quinze jours pour toutes les observations précédentes, auxquelles furent ajoutées des mesures d'élongation foliaire, a été respecté de mars à fin juillet 1978.

2.2 - Potentiel hydrique dans les feuilles

22.I - L'eau dans la plante

22I.I - Transpiration et potentiel

La transpiration est un mal nécessaire (SAUGIER, 1974) : les voies d'échange des gaz (CO_2 , O_2) indispensables au métabolisme de la plante que sont les stomates, sont aussi des voies de diffusion de la vapeur d'eau ; la plante "oscille entre la mort par inanition ou par dessiccation" (LARCHER, 1975) lorsque les conditions hydriques sont défavorables.

Pour décrire l'état hydrique du végétal, on peut s'intéresser soit à sa teneur en eau, soit à l'état énergétique de l'eau dans les diverses parties du végétal. Pour décrire la circulation de l'eau dans le système sol-plante-atmosphère, il est préférable de déterminer l'état énergétique (ou potentiel hydrique) de l'eau en différents points du système, car ce sont les différences de potentiel qui sont à l'origine des flux (BERGER, 1973 ; HSIAO, 1974).

COWAN (1965) identifie deux fonctions à plusieurs variables influençant les taux de transpiration :

- le taux d'évaporation potentielle, dépendant d'abord de l'environnement climatique (rayonnement, température, vitesse du vent, humidité relative) (= fonction "demande") ,
- la fonction "offre", dépendant à la fois du contenu en eau du sol, des caractéristiques hydrauliques du sol et du végétal, et qui représente la capacité du système sol-plante à faire parvenir l'eau aux sites d'évaporation (principalement les stomates) dans la feuille.

Les rôles relatifs de ces deux fonctions dans la détermination du taux de perte en eau par les feuilles sont notamment liés aux modalités de réaction des stomates au potentiel de l'eau dans les feuilles (§ 22I.3).

VAN DEN HONERT (1948), cité par tous les physiologistes s'intéressant à la circulation de l'eau dans le système sol-plante-atmosphère, proposait que les flux à travers ce système soient analysés par une analogie électrique avec la loi d'Ohm, en raison des résistances entravant le débit à tous les niveaux : résistance du sol aux racines et des raci-

nes aux feuilles en phase liquide, résistance des feuilles vers l'atmosphère en phase gazeuse, cette dernière étant la plus élevée.

Globalement, pour la plante, on peut écrire

$$\frac{\Psi_f - \Psi_s}{R} = T \quad \text{ou} \quad \Psi_f = \Psi_s + RT$$

Le taux de transpiration T (débit d'eau à travers la plante) est proportionnel à la différence de potentiel entre les feuilles Ψ_f et le sol Ψ_s , et inversement proportionnel à la somme des résistances du sol à l'atmosphère.

Cette analogie, qui peut se décomposer pour chaque portion de trajet, s'applique en régime permanent, (égalité des flux d'entrée et de sortie), mais de nombreux auteurs (WEATHERLEY, 1963 ; BERGER, 1969 ; CRUIZAT, 1972 ; HANSEN, 1974 ; ...) montrent qu'il n'y a plus linéarité en régime non permanent, c'est-à-dire dans la plupart des cas : les végétaux sont, le plus souvent, soumis à des cycles de dessèchement et d'humidification. L'existence de réservoirs (les cellules, par exemple) jouant le rôle de "capacités" modifie la loi initiale.

Pour analyser les différentes fonctions dans la plante, il est préférable (BERGER, 1973) de s'intéresser séparément aux différents potentiels existant dans les constituants tissulaires, ceux-ci ne jouant pas le même "rôle" : le potentiel hydrique dans la vascularisation est lié à la circulation de l'eau, précisément, le potentiel des cellules (et plus particulièrement leur potentiel de turgescence) étant lié aux fonctions métaboliques ayant leur siège dans les cellules (KOZLOWSKI, 1968 ; HSIAO, 1973).

22I.2 - Les composantes du potentiel

Le potentiel hydrique représente la différence entre l'énergie de l'eau libre et celle de l'eau liée dans le système considéré (COWAN, 1965 ; BOYER, 1969). Cette quantité d'énergie, rapportée à l'unité de volume liquide, a les dimensions d'une pression (bars) qui rejoint la notion de succion, sans modification de valeur absolue (BERGER, 1969).

Le potentiel global dans la plante se décompose en quatre termes (SLATYER, 1967 ; HSIAO, 1973 ; ...) :

- potentiel "de pression", intégrant les effets de turgescence ou de frictions (somme des produits des flux partiels par les résistances partielles) ,
- potentiel osmotique imputable aux substances dissoutes ,
- potentiel matriciel, intégrant les phénomènes physiques régissant "l'arrangement" de l'eau dans le système (tension superficielle, capillarité, forces d'attraction liant les molécules d'eau aux substances colloïdales) ,
- potentiel de gravité .

Ces composantes n'ont pas la même importance relative dans les différents constituants tissulaires : pour un même potentiel global, la composante osmotique sera faible dans les vaisseaux du xylème (moins de 10 % de potentiel global), très élevée dans la cellule ; les potentiels matriciels et de gravité sont en général négligés (BOYER, 1969), car très faibles devant les autres.

22I.3 - La régulation

Lorsque la fonction "offre" du sol diminue, la demande ne variant pas, la plante est contrainte d'exercer une régulation biologique sur les phénomènes purement physiques du transport de l'eau.

Cette régulation peut se faire à deux niveaux.

Pour la cellule, il peut y avoir modification de la composante osmotique pour maintenir la pression de turgescence, essentielle au fonctionnement cellulaire (GATES, 1968 ; REDMAN , 1976 ; MAXWELL, 1977).

Pour l'ensemble de la feuille, il y a régulation de l'ouverture stomatique, diminuant ou arrêtant complètement la transpiration, à partir d'un certain niveau de potentiel.

Le seuil de réponse, la rapidité et l'efficacité de régulation stomatique varient suivant les espèces et leurs degrés d'adaptation à leurs habitats.

Ces mêmes données peuvent varier pour un même individu en fonction de la position et de l'âge de ses feuilles.

La mise en évidence de la résistance au niveau des stomates peut être faite directement par mesure du degré d'ouverture des stomates

(cf. BERGER, 1973), soit indirectement par observation des courbes journalières de transpiration ou de potentiel : lorsque le taux de transpiration n'augmente plus en fonction de la demande évaporatrice, il y a intervention de la régulation stomatique (figures 6 a et b).

Lorsque le déficit devient trop important, seule persiste la transpiration cuticulaire, les stomates ne s'ouvrant plus. Celle-ci peut être importante (3 % de la transpiration totale pour un conifère, et jusqu'à 32 % pour une herbacée sciaphile (LARCHER, 1975)), et faire l'objet d'une régulation (de PARCEVAUX, 1972 ; SLAVICK, 1974), par imperméabilisation de la cuticule.

La faculté qu'ont certaines espèces d'enrouler leurs feuilles (Stipa tenacissima peut réduire de 60 % sa transpiration par ce moyen, LARCHER, 1975) ou de les perdre en période de sécheresse (Spartium sp., Cytisus sp.,...), constitue un aspect de la régulation à long terme des pertes en eau.

22I.4 - Conclusion

Le potentiel hydrique dans les feuilles est un indicateur précieux du comportement hydrique de la plante : les évolutions journalières et saisonnières du potentiel résultent de l'intégration par le végétal des conditions hydriques de son environnement. L'aptitude à maintenir un état hydrique satisfaisant par régulation de l'ouverture stomatique varie suivant les espèces et permet donc de différencier leurs comportements.

L'établissement des courbes du potentiel en fonction de la résistance stomatique permet de déceler le seuil de réponse aux déficits hydriques pour différentes espèces, mais exige les mesures simultanées de $\underline{P}_f$ et de $\underline{r}_s$, résistance stomatique.

Dans le présent travail, seules les évolutions journalières et saisonnières de $\underline{P}_f$ ont été suivies, pour mettre en évidence des différences de comportement entre les quatre graminées, sans préjuger des modalités de régulation stomatique des espèces. On peut cependant poser que des différences entre les variations relatives du potentiel dans les feuilles de deux espèces, proviennent de différences de régulation.

22.2 - L'instrument de mesure : la chambre à pression

L'appareil de mesure du potentiel dans les feuilles résulte d'une idée originale de DIXON (DIXON, 1914, in RITCHIE & HINCKLEY, 1975), reprise et modifiée par SCHOLANDER et al. (1965) (figure 7).

Le principe en est relativement simple : dans un organe excisé, la sève, primitivement sous tension dans le xylème, disparaît à l'intérieur des tissus en raison de la rupture soudaine de la colonne d'eau ininterrompue qui existait avant excision. En appliquant progressivement la pression nécessaire (et suffisante) pour faire réapparaître la sève à la surface de la section, on obtient une mesure du potentiel existant dans le xylème.

Les fondements théoriques, confirmés par WARING & CLEARY (1967), furent suivis de diverses comparaisons avec d'autres méthodes de mesure du potentiel (psychrométrie, abaissement du point de congélation des tissus, ...). Il apparut que la chambre à pression n'exprimait que les composantes "pression" et "gravité" (BOYER, 1967), à l'exclusion des potentiels matriciels et osmotiques (cf. § 22I.2), cependant faibles devant les premiers dans le xylème (BOYER, 1969). Le potentiel gravitationnel étant négligeable pour les graminées, il résulte que les valeurs obtenues par la technique de la chambre à pression constituent une mesure du potentiel de pression (P_f) des vaisseaux du xylème. Il conviendrait de tenir compte de Π , composante osmotique, si celle-ci était particulièrement importante dans la vascularisation (conditions salines, par exemple).

Les avantages de la méthode sont la rapidité de la mesure et la maniabilité de l'instrument, facilement transportable et utilisable en toutes conditions.

L'inconvénient majeur de cette méthode est qu'elle ne permet pas directement la mesure d'autre potentiel que celui du xylème ; pour une approche plus fine du fonctionnement de la plante, il faudrait y adjoindre des mesures du potentiel cellulaire.

22.3 - Utilisations

L'étude du comportement hydrique a été faite sur des bases journalières et saisonnières.

223.I - Etudes journalières

223I.I - Courbes journalières

On peut estimer que les variations journalières de l'humidité volumique du sol et celles du couvert végétal sont négligeables : pour une journée donnée, les courbes de potentiel hydrique ne dépendront que des facteurs climatiques (demande) (ELFVING et al., 1972).

Le but de ces courbes est double :

- comparer, entre espèces, les modalités d'augmentation matinale du potentiel ,
- déterminer le seuil à partir duquel une augmentation de la demande évaporatrice ne provoque plus d'augmentation correspondante du potentiel*.

La réalisation de ces courbes n'est cependant pas facile in situ. En premier lieu, les journées avec passages nuageux sont à proscrire, car le seuil peut alors échapper à l'observation, le maximum journalier pouvant intervenir à n'importe quelle heure de la journée (HAAS & DODD, 1972).

De plus, on ne peut s'intéresser qu'à une seule espèce à la fois : le pas de mesure journalier, imposé par le suivi de plusieurs espèces (trois dans chaque station, dans l'étude présente) et les répétitions nécessaires à chaque point de mesure (cinq en moyenne), est de l'ordre de 45 mn, trop grand pour appréhender précisément les phénomènes de stabilisation du potentiel (cf. résultats, Chapitre 3).

Pour essayer de compléter ces informations, des courbes de "cinétique de récupération hydrique" ont été réalisées.

223I.2 - Cinétique de récupération hydrique

La technique consiste à simuler la cinétique de rééquilibrage nocturne entre les potentiels de la plante et du sol, d'une manière

* Les valeurs P_f étant négatives, il faudrait parler de diminution quand le potentiel passe de -15 à -20 bars. Il a semblé plus "perceptible" de raisonner en valeurs absolues : on parlera donc d'augmentation du potentiel (du déficit) entre -15 et -20 bars.

beaucoup moins progressive que durant le processus naturel, en interrompant brusquement la transpiration par pose d'une enceinte opaque et humidifiée sur la végétation (BOYER, 1969 ; SEDGLEY et al., 1973 ; BENAMARA, 1976) : la demande évaporatrice étant nulle, ainsi que la luminosité, le potentiel de la plante tend à s'équilibrer avec celui du sol, selon une cinétique que l'on peut suivre en prélevant des échantillons à intervalles réguliers sous l'enceinte.

Les courbes obtenues dépendent à la fois de la vitesse de réaction des espèces aux brusques variations climatiques, et de la disponibilité en eau du sol.

On peut ainsi observer, pour une même journée, des différences entre les espèces étudiées et, pour une même espèce, des différences de réaction en fonction du point de départ de la cinétique (généralement P_{max}, le potentiel maximum atteint dans la journée) et du point final (asymptotique) P_{min}.

223.2 - Etudes saisonnières

Mentionnons tout d'abord les courbes journalières précédemment citées, dont l'allure évolue avec les conditions d' "offre" et de "demande" saisonnières : la comparaison des courbes réalisées dans différentes conditions constitue un indice du comportement.

Deux points de ces courbes retiennent notre attention pour les études saisonnières : l'évolution des points minimaux (P_{min}) et maximaux (P_{max}).

BERGER (1969), en étudiant les relations potentiel-débit (taux de transpiration), propose que l'on apprécie la valeur moyenne du potentiel dans la rhizosphère, lorsque le système est en équilibre (rééquilibrage nocturne des potentiels dans le système sol-plante), en extrapolant les courbes à valeur nulle du débit : c'est-à-dire que P_{min}, représentant l'état d'équilibre de la plante avec le sol, refléterait le potentiel hydrique du sol au niveau des racines.

ELFVING et al. (1972), KLEPPER (1973), HUMBERT (1977) estiment cependant qu'il n'y a jamais équivalence entre P_{min} et Ψ_s (potentiel dans le sol) la nuit, en raison, soit des pertes cuticulaires, soit d'une croissance nocturne utilisant l'eau et créant un flux, même faible.

Quoiqu'il en soit, P_{min} constitue la valeur de base journalière reflétant l'état hydrique de la plante avant transpiration (RITCHIE & HINCKLEY, 1975), et évolue, saisonnièrement, avec le potentiel de l'eau dans le sol.

P_{min} doit être mesuré à transpiration nulle, mais aussi lorsque la plante a pu équilibrer son potentiel avec celui du sol. C'est donc le matin, avant le lever du soleil, que doit se faire la mesure. Le plus souvent, P_{min} était mesuré sous enceinte posée la veille, ce qui permettait de retarder le début de la transpiration.

P_{max} était mesuré aux heures les plus chaudes de la journée, entre 13^h et 15^h généralement.

Un évaporomètre Piche et un solarimètre, installés durant les mesures de P_f, étaient relevés à intervalles réguliers pour préciser les conditions climatiques du jour de mesure.

223.3 - L'échantillonnage

C'est le problème majeur des études in situ. L'hétérogénéité est assez importante pour qu'il soit envisageable de cartographier les stations (station R surtout), par la simple mesure de P_f (P_{min} ou P_{max}).

Cependant, pour un même élément de station, la variabilité des mesures est déjà importante, même en minimisant les sources d'erreurs :

- choix d'un temps constant minimum de quinze secondes entre le prélèvement et le début de la mesure ,
- application d'un débit de pression constant de $0,5 \text{ bar} \cdot \text{s}^{-1}$ durant la mesure ,
- rapport partie interne - partie externe de l'échantillon dans la chambre à peu près constant (cf. RITCHIE & HINCKLEY, 1975) .

Même en prélevant toujours les feuilles de même rang (dernière feuille apparue, adulte), il n'en reste pas moins que

- ces feuilles n'ont pas forcément le même âge ; ceci est vrai notamment en début de saison de végétation : la dernière feuille adulte peut dater d'avant la période de repos ou de la veille, suivant les talles ;
- les pieds auxquels elles appartiennent n'ont ni le même âge, ni la même importance (nombre de talles, nombre de feuilles, taille des feuilles).

Ces difficultés, moins évidentes lorsqu'on a affaire à des plants repiqués ou semés, sont à l'origine de variations importantes, augmentant d'ailleurs avec les valeurs de Pf (ainsi que l'ont également constaté HAAS & DODD, 1972), et pouvant atteindre quatre à cinq bars pour des points de mesure à deux minutes d'intervalle au même endroit, pour des valeurs de potentiel de l'ordre de vingt bars.

Dernier problème, celui posé par Brachypodium ramosum : la taille de ses feuilles et de ses rameaux n'autorise pas une mesure individuelle des organes. On est donc obligé d'opérer sur des talles entières, ce qui rend encore plus difficile la comparaison entre espèces.

En conséquence, ce sont les variations relatives qui formeront la source principale des comparaisons des comportements hydriques des graminées.

2.3 - Production

23.1 - Populations et production

La production par des individus d'une population, sans être une fin en soi, constitue une variable comportementale : elle exprime la faculté de l'espèce à utiliser les ressources du milieu et à intégrer la variation des conditions de ce milieu.

Les modalités de la production sont différentes suivant les espèces, déterminées en grande partie par les modalités de reproduction : la "finalité" des annuelles est d'abord la production des graines, seule manière d'assurer la pérennité de l'espèce dans un milieu donné. Les conditions de germination varient dans l'espace et dans le temps, seules la multiplication et la dissémination d'un grand nombre de graines peuvent être à l'origine de quelques individus qui devront recommencer le même processus.

Les plantes pérennes à l'intérieur d'une communauté donnée, peuvent procéder par reproduction végétative, et accroître ainsi leur occupation spatiale, aussi bien que par dissémination de semences, selon les conditions de milieu et les espèces. Si plusieurs espèces pérennes se trouvent en un même lieu, une compétition va s'engager pour

l'occupation territoriale et l'accès aux ressources (eau, éléments nutritifs, CO₂, lumière, ...).

Pour conserver sa place dans la communauté, chaque espèce doit valoriser les ressources du milieu au mieux de ses capacités génétiques et physiologiques.

Le poids de matière sèche par unité de surface (foliaire, ou de sol) n'est plus en soi l'indication essentielle de l'adaptation de l'espèce à son milieu. Pour l'espèce, ce sont les modalités de sa survie et de son extension dans un milieu donné, entre autres les taux démographiques des populations qui la représentent, qui apparaîtront significatives.

L'analyse démographique de populations d'organes, développée par HARPER & WHITE (1964), permet d'aller plus loin dans la compréhension des mécanismes qui contrôlent, limitent, ou régulent la taille d'une population (d'individus) dans une communauté, que le "simple" énoncé du nombre de grammes de matière sèche produits. Pour ces auteurs, "les taux de naissance et de mort peuvent survenir à n'importe quel niveau de l'organisation de la population. La mort peut être celle d'une plante entière, ou d'une partie : feuille, talle, pied, racine ou radicelle. Les stress environnementaux peuvent affecter à la fois les taux de mortalité et de natalité à n'importe quel niveau démographique."

BAZZAZ & HARPER (1977) soulignent que "comme tout organisme d'une population plus "classique" (individu d'une population animale, par exemple), une feuille a un cycle de vie : naissance, phase juvénile dépendante, phase adulte, sénescence et mort. La population de feuilles, à n'importe quel moment, résulte d'un bilan entre les naissances et les morts".

Chaque feuille a une espérance de vie dépendant de sa date de naissance, un taux d'activité variant avec l'âge : les feuilles présentes à une époque peuvent avoir des tailles différentes de celles présentes à une autre époque. Enfin, chaque feuille contribue à la production (d'autres feuilles, d'autres talles, ou d'organes de reproduction) de la plante entière.

Il a semblé intéressant, dans l'étude présente, d'utiliser des éléments de cette analyse démographique appliquée à un niveau d'or-

ganisation (population de feuilles essentiellement) pour essayer de différencier les stratégies des quatre espèces qui sont comparées ici.

23.2 - Quelques problèmes

On a vu (§ II2.I) qu'il était extrêmement difficile de distinguer, pour les graminées, les individus in situ. Exceptées quelques touffes isolées de DG et BE, on ne peut être certain que de la détermination des talles, encore que l'ambiguïté persiste à ce niveau chez les deux Brachypodium. Pour BP, en effet, il arrive qu'il soit difficile de rattacher une feuille à l'unité qui l'a produite, dans les touffes denses. Pour BR, les tiges, rameuses dès la base, s'apparentent mal à la notion classique de talle ; par convention, une talle de BR sera toute unité distincte au niveau du sol, les sous-unités s'insérant au-dessus de ce niveau étant appelées rameaux.

Pour les raisons énoncées ci-dessus, le suivi du tallage pose des problèmes d'observations. Pour les deux Brachypodium, on ne peut espérer suivre l'apparition de talles primaires, secondaires ..., à partir d'une talle initiale. Il ne reste que deux solutions :

- couper au niveau du sol un nombre suffisant d'échantillons, eux-mêmes de taille suffisante, puis trier et compter le nombre de talles des graminées ainsi séparées. La technique a été jugée inutilisable ici, pour plusieurs raisons :

- faute d'un très grand soin lors de la coupe, on ne retrouve souvent que des feuilles ou des rameaux isolés ,
- la méthode étant destructive, il est difficile de déterminer, entre deux époques différentes, la part du tallage de celle de la variabilité stationnelle, à moins de prélever un très grand nombre d'échantillons ,
- les expériences de ce type, réalisées au printemps 1977 (cf. § 2.4, et ROY, 1977), demandent beaucoup de temps et exigent la mobilisation d'un grand nombre de personnes ;

- compter, in situ, et régulièrement, le nombre de talles sur un grand nombre d'échantillons repérés sur le terrain. La méthode, testée en septembre 1977, s'est avérée décourageante ,

- par le temps qu'elle exige ,
- par les perturbations qu'entraîne inévitablement la manipulation répétée de la végétation en place, perturbation très

importante dans la station P, où l'impact de l'opérateur devient très vite facteur du milieu .

Il a donc fallu abandonner, pour cette étude, le suivi direct de la dynamique du tallage, au moins pour les deux Brachypodium.

Pour Dactylis glomerata et Bromus erectus, le suivi du tallage a pu être fait à partir de talles initiales. Cependant, là aussi les difficultés surviennent : dans un anneau de 1 cm de diamètre, on a pu compter jusqu'à 20 talles "minuscules", ce qui rend le dénombrement fastidieux et incertain. (L'échantillon voisin peut ne produire qu'une ou deux talles dans le même temps).

Ces essais successifs ont finalement conduit à opérer à deux niveaux :

- au niveau stationnel, utilisation des données recueillies par la lecture des points-quadrats, pour une estimation très générale des variations de phytomasse ,
- au niveau "population", mesure des taux démographiques (taux de naissance, de mort, et taux nets résultants, exprimés pour 1 000 échantillons initiaux) et des taux de croissance des feuilles.

La confrontation des estimations de phytomasse aérienne présente à un instant donné est censée fournir des précisions sur les phénomènes non pris en compte par la seule analyse des populations de feuilles (tallage et germination). La précision atteinte par les deux niveaux d'étude exige cependant une grande prudence lors de l'interprétation.

23.3 - Méthodes retenues

Les méthodes concernant l'estimation des flux de matière sont simples dans leur principe. Il suffit de marquer sur un échantillon (talle ou groupe de talles) toutes les feuilles apparaissant entre deux périodes d'observation.

Une vingtaine de talles de chaque graminée (BR, DG et BE en station R ; BP, DG et BE en station P) ont été repérées, au hasard le long de la ligne permanente. (Notons dès à présent que "le hasard fit bien les choses", puisqu'aucun échantillon ne fut marqué sous les touffes épineuses de Genista scorpius).

Les feuilles vertes, présentes au temps t_0 , furent marquées d'un point à l'encre de Chine (l'utilisation de feutres indélébiles s'est avérée délicate : effets toxiques sur les feuilles, et marques trop importantes, en particulier pour les feuilles de BR), et dénombrées.

Si n_0 est le nombre de feuilles d'une talle, il suffit de connaître, lors de l'observation suivante, le nouveau nombre de feuilles total, n_1 , et a_{0-1} , nombre de feuilles nouvelles (non marquées), pour déduire le nombre de feuilles "disparues", c'est-à-dire desséchées,

$$d_{0-1} = n_0 + a_{0-1} - n_1$$

La chute des feuilles sèches n'a pas été prise en compte au cours de cette étude, mais peut être envisagée.

Lorsque plusieurs feuilles apparaissent sur une même talle entre deux observations, il suffit de marquer la plus jeune afin de repérer les apparitions ultérieures.

Les feuilles émergentes sont trop jeunes pour être marquées sans dommage (il ne semble pas que ce soit une question de taille, puisque les feuilles adultes de BR, qui peuvent être marquées sans risque, ont les mêmes dimensions que les "initiales" des autres espèces, qui peuvent en mourir). Les initiales sont donc notées "i", mais non marquées à l'encre.

Enfin, le nombre de talles apparaissant ou disparaissant de l'échantillon (pour DG et BE) est également enregistré.

Il a paru intéressant par la suite d'adjoindre des mesures de surfaces foliaires, pour établir des comparaisons plus étroites entre les comportements des différentes espèces, et des espèces communes aux deux stations.

La longueur des feuilles fut donc mesurée à l'aide d'un double décimètre, à chaque époque d'observation : longueur totale, de l'insertion sur la tige à la pointe du limbe, et longueur verte de chacune des feuilles. (Les mesures de largeur et de surface exactes ont été faites par ailleurs (cf. § 2.4, et ROY, 1977)).

Notons enfin que :

- la prédation animale est un phénomène important, surtout aux dépends de DG. Son influence sur les taux de disparition et de production de feuilles ne peut être négligée.

- à partir d'échantillons initiaux, dont la taille est ajustée à un temps de mesure raisonnable, on arrive à des tailles d'échantillons triples ou quadruples en relativement peu de temps durant les saisons de végétation. Le sous-échantillonnage représente alors une perte d'information, puisque l'on perd l'avantage d'étudier une population dont on connaît exactement la structure d'âge.

L'exploitation des résultats s'est faite en s'intéressant séparément aux populations de feuilles et aux populations de talles (nombre et surface de feuilles par talle).

2.4 - Phytomasse aérienne - structure

Les méthodes présentées jusqu'ici permettent l'analyse fine de quelques aspects du fonctionnement et de la régulation au niveau des organes ou des individus, mais n'autorisent pas, ou peu, l'extrapolation à l'ensemble de la population des espèces étudiées ; en particulier, le tallage et les germinations ne sont pas pris en compte.

De plus, pour appréhender la place des espèces étudiées dans la communauté, il est nécessaire d'étudier la structure de celle-ci, c'est-à-dire l'arrangement spatial des différents éléments qui composent la végétation de la communauté" (FORSBERG, 1967 in DAGET et al., 1974) : stratification, distribution spatiale, abondance de chaque espèce. L'aspect dynamique de cet arrangement est essentiel en ce qui concerne les deux communautés étudiées, puisque la mise en défens soudaine constitue un facteur exogène modifiant l'équilibre éventuel existant sous la pression du pâturage.

Les méthodes employées pour recueillir les données sur la phytomasse aérienne des différentes espèces, la structure des populations des quatre graminées et la structure de la communauté, ont été évoquées au § 2I.3 : elles résultent d'une combinaison entre la méthode "point-quadrat" et la méthode d'observation sous segment.

24.I - Point-quadrat

Le principe des points-quadrats a été largement utilisé, et la méthode modifiée depuis les premières applications par LEVY & MADDEN (1933). Un point est matérialisé par une aiguille fine (ou une génératrice

1
de cette aiguille) descendue verticalement dans la végétation ; les contacts avec les parties végétales rencontrées sont observés. Le nombre de contacts enregistrés pour une espèce, lorsque l'opération est répétée un grand nombre de fois, est proportionnel au recouvrement (si l'on compte un seul contact par espèce et par point) ou à l' "encombrement spatial", (en détaillant tous les contacts d'une espèce en un même point).

La méthode fut utilisée pour estimer la phytomasse aérienne (HANSON, 1934 ; ARNY & SCHMIDT, 1941 ; DREW, 1944 ; POISSONET P. et J., 1969), l'indice foliaire (THOMAS & LAZENBY, 1968), la structure du feuillage (SPEDDING & LARGE, 1957 ; WARREN WILSON, 1963a, 1965). La précision atteinte en fonction de l'épaisseur de l'aiguille, du nombre de points, de leurs espacements, fut étudiée par de nombreux auteurs (GOODALL, 1953 ; WARREN WILSON, 1963b ; RADCLIFFE & MOUNTIER, 1964 ; FISSER & VANDYNE, 1966 ; POISSONET P. et J., 1969 ; ROTHERY, 1973).

Une ligne permanente, installée dans chaque station, matérialisée par un fil rigide, fut l'objet d'observations régulières "points-quadrats" durant seize mois. Deux cents cinquante six points étaient enregistrés en station R, cent en station P, de manière à obtenir près de cent points de contact avec l'espèce dominante. L'espacement des points, égal à 10 cm, a semblé être la maille commune aux deux stations, susceptible de refléter le "grain" de la végétation. Une maille de 4 cm, ordinairement utilisée en prairie dense (DAGET & POISSONET, 1969 ; GODRON et al. 1970) aurait pu être adaptée pour la station P. Mais l'hétérogénéité initiale liée au pâturage et aux touffes de Genista scorpius a orienté le choix vers un allongement de la ligne par accroissement de la maille (10 cm, au lieu de 4 cm).

Lors de la lecture, les contacts de chaque espèce sont notés séparément, et les organes (feuilles vertes, sèches, tiges et organes floraux) des 4 graminées, distingués.

24.2 - Etalonnage : les coupes

Le nombre de contacts obtenus par une espèce donnée est un résultat brut : il est nécessaire d'analyser les relations entre cette donnée et les paramètres que l'on veut quantifier.

Ce travail préalable fut réalisé avec l'efficace et enthousiaste collaboration de ROY (1977) au cours du printemps et de l'été 1977. Il s'est concrétisé par un mémoire dont les résultats seront utilisés ici. Cinq "coupes" furent réalisées, d'avril à août 1977.

Une "coupe", dans une station, se décomposait en

- installation et lecture de 3 lignes de 100 points-quadrats, perpendiculairement à la ligne permanente ;
- coupe au ras du sol, à l'aide d'une tondeuse à moutons électrique, sous chaque ligne préalablement "lue". On obtient ainsi trois échantillons de (10 x 0,06 m), soit 1,8 m² par "coupe" ;
- tri des espèces ; ont été distinguées lors d'un premier tri
 - . les graminées étudiées ,
 - . les autres graminées ,
 - . les composées ,
 - . les papilionacées herbacées ,
 - . Genista scorpius et Thymus vulgaris ,
 - . les autres espèces, catégorie "diverses" .

La justification du choix des catégories repose sur le port général des espèces de chaque catégorie : érigé chez les graminées, en rosette puis tige florale érigée chez les composées... La nécessité de séparer les ligneux des herbacées est impérative, en raison des différences de densité du matériel ;

- tri, sur un sous-échantillon, des organes (feuilles vertes, feuilles sèches, gaines et tiges, organes floraux comptés à partir de la dernière feuille) de chaque graminée ; comptage des feuilles vertes ;
- séchage à l'étuve (48 h à 80°C), puis pesée de tous les échantillons ainsi obtenus .

De plus, la mesure des dimensions des feuilles vertes débutait lors de la coupe : prélèvement des échantillons sur les lignes de coupe, et photographie immédiate, pour éviter tout enroulement. Les clichés, agrandis au besoin, étaient ensuite mesurés à l'aide d'un planimètre optique. Les feuilles photographiées d'une même talle étaient conservées, séchées et pesées ensemble.

Ces coupes demandent beaucoup de temps et de participants (ROY a estimé à 62 heures-homme le temps nécessaire à la réalisation de la totalité du programme, à condition de ne trier que le quart de chaque échantillon, soit 124 heures-homme pour les deux stations*).

* Dans ces conditions, la perte de documents concernant 3 coupes, rendant inexploitable la quasi-totalité des données, apparaît comme une sorte de petite catastrophe.

Elles sont cependant absolument nécessaires : les corrélations établies (Annexe 2.) entre les contributions spécifiques à la phytomasse épigée (C.S.M.) et les contributions spécifiques au nombre total de contacts enregistrés (C.S.C.) sont très variables suivant les espèces. D'une manière générale, les corrélations sont d'autant moins bonnes que les observations sont plus fines.

Ainsi, on obtient des relations de la forme $Y = X$ entre C.S.C. et C.S.M., avec des coefficients de corrélation de 0,91 à 0,98 lorsque l'on s'adresse à la totalité du matériel échantillonné. Le rapport $\underline{F}$ ($\underline{F} = \underline{C.S.M.} / \underline{C.S.C.}$) prend des valeurs voisines de 1, si l'on s'intéresse globalement aux espèces "abondantes" (par ex. BR et BP), avec des intervalles de confiance de l'ordre de 0,40. Mais pour les espèces peu abondantes (ex. DG en station R : $\underline{F} = 1,77 \pm 5,32$), les chiffres paraissent difficilement utilisables.

ROY (1977) termine son analyse en estimant nécessaire de travailler en valeurs relatives, et de ne pas vouloir appréhender des unités biologiques trop simples.

Dans la présente étude, seules les évolutions relatives des nombres de contacts enregistrés sur la ligne permanente seront analysées.

24.3 - Structure

L'emploi de la méthode "point-quadrat" ne permet pas de recenser la totalité des espèces d'une station. JOFFRE (1976) évalue à 50 % la proportion moyenne d'espèces rencontrées en formation herbacée méditerranéenne par la lecture de 100 points-quadrats. GODRON et al. (1970), résumant les études comparatives de diverses méthodes d'analyse de la végétation, estiment que 4 000 observations de points sont nécessaires pour recenser la totalité des espèces d'un herbage dense.

De plus, la méthode se prête mal à l'analyse de l'hétérogénéité stationnelle : l'aiguille peut "éviter" les touffes d'une espèce pour toucher un peu plus loin sur la ligne un individu isolé. On ne peut attendre de précision que d'un très grand nombre d'observations ponctuelles mais discontinues, bien que DAGET (1978) estime possible d'analyser la distribution spatiale des espèces à partir de la lecture soigneuse d'une ligne de 100 points-quadrats.

Dans la présente étude, on a fait appel à des observations "sous-segment" (GODRON, 1966, 1968, 1971) : la présence des espèces est observée dans le plan vertical déterminé par le segment joignant deux points consécutifs. La méthode surestime les fréquences, mais offre une continuité qui fait défaut à l'observation ponctuelle.

La structure verticale a été appréhendée en distinguant des strates de 5 cm, lors de la lecture de la ligne permanente (points-quadrats et segments).

La hauteur maximale de la végétation, ainsi que l'espèce formant le "toit", était également notée à chaque segment.

Seuls quelques aspects de la distribution spatiale et de la stratification ont pu être exploités dans le cadre de ce travail, mais les données, recueillies régulièrement durant les observations, se prêteraient à des analyses beaucoup plus détaillées de la structure des deux communautés étudiées.

DEUXIEME PARTIE

RESULTATS

CHAPITRE 3

LE POTENTIEL HYDRIQUE FOLIAIRE

3.1 - Courbes journalières31.1 - Réalisation

Les courbes de transpiration journalières présentant des différences nettes suivant les conditions hydriques du milieu (cf. figure 6a), on peut attendre une évolution similaire des courbes journalières du potentiel hydrique foliaire, lorsqu'il y a dégradation des conditions d'offre en eau : c'est cette évolution théorique, représentée figure 8, que, dans un premier temps, on a cherché à mettre en évidence pour les graminées qui nous intéressent. Les espèces étudiées répondent-elles toutes à ce schéma qui implique une régulation de plus en plus sévère des pertes en eau, lorsque l'on passe de la courbe 1 à la courbe 5 (figure 8) ?

Répondre à cette question nécessite l'établissement de nombreuses courbes journalières, à différentes périodes de l'année, et, si possible, le même jour, pour toutes les espèces.

Cependant, les problèmes posés par l'établissement de ces courbes ont été évoqués dans la présentation des méthodes (§ 22.3).

La courbe de la figure 9, réalisée pour une seule espèce (BR), avec un point de mesure toutes les cinq minutes environ, illustre ces difficultés :

- très grande dispersion des résultats, surtout durant l'augmentation des valeurs du potentiel (résultats variant de -12 à -20 bars, vers 11 h) : c'est principalement lors des fluctuations de P_f que se manifeste la variabilité entre individus, les extrêmes (P_{min} et P_{max}) donnant généralement des écarts à la moyenne moins grands. Cette constatation est valable pour toutes les espèces, à toutes les périodes de mesure ;
- influence d'un passage nuageux sur les valeurs du potentiel : la diminution soudaine du rayonnement (et de l'évaporation) intervenant, alors que le potentiel hydrique est maximal, provoque une chute assez brutale de celui-ci, diversement ressentie suivant les zones d'échantillonnage ("Z.S", zone "sèche" et "Z.H" zone "humide", correspondant aux zones pierreuses et aux "poches" , § 12.2).

Cette courbe est réalisée début mars, à une époque où le stock d'eau dans le sol est élevé, et la demande évaporatrice encore faible : on note cependant des valeurs de P_{max} élevées, stabilisées autour de -18 bars dès 11 heures.

31.2 - Comparaisons de courbes

Pour comparer les variations relatives du potentiel des espèces étudiées dans les deux stations, il est nécessaire d'alterner les mesures, ce qui diminue le nombre de points pour chaque courbe. Il est alors difficile de corrélérer les facteurs climatiques et les réponses correspondantes du potentiel.

Les courbes du 11.05.77 (figure 10a), réalisées par temps clair, mettent en évidence la stabilisation du potentiel, intervenant entre 11h00 et 15h00 pour toutes les espèces, malgré l'augmentation régulière du rayonnement global (excepté une diminution vers 11h00, sans effet enregistré sur les valeurs de P_f) et de l'évaporation. Les valeurs atteintes sont peu différentes pour BE et DG (-20 bars), légèrement supérieures en station R. BP et BR ont des valeurs maximales identiques, inférieures aux deux autres espèces.

Ce ne sont cependant pas tant les valeurs absolues (difficiles à comparer) que les cinétiques matinales, qui sont significatives ici : au moins pour BE et DG, le potentiel augmente moins vite en station P qu'en station R, la stabilisation intervenant légèrement plus tard.

Le phénomène est encore plus net sur les courbes réalisées le 15.06.77 (figure 10b) : la journée de mesure était caractérisée par un temps très couvert le matin, se dégageant en fin de matinée. Le retard accusé dans l'augmentation des valeurs du potentiel des espèces de la station P est très net, bien que les valeurs atteintes au "palier" soient identiques dans les deux stations.

Deux points de vue doivent être envisagés, pour tenter d'interpréter cet effet stationnel :

- d'une part, le recouvrement de végétation, plus important en station P qu'en station R (cf. Chapitre 6), doit entraîner une consommation d'eau accrue, dont l'effet devrait être une augmentation du déficit hydrique pour les espèces de la station P.

L'approvisionnement en eau (précipitations) a été continu et régulier durant le printemps 1977, et les valeurs maximales atteintes par le potentiel sont très voisines pour les espèces appartenant aux deux communautés (BE et DG) : il ne faut cependant pas exclure une disponibilité en eau inférieure en station R à celle de la station P, qui aurait pour effet de compenser les différences de consommation d'eau, en équilibrant les valeurs dans les deux stations ;

- d'autre part, ce recouvrement, cet encombrement spatial important en station P, ont certainement pour conséquence la création d'un microclimat (cf. TURITZIN, 1978) favorable à une diminution de la consommation d'eau : en particulier en cas de rayonnement très faible (cas de la matinée du 15.06.77), les différences entre les deux stations sont accentuées, ce qui peut aussi expliquer le retard observé dans l'augmentation matinale du potentiel foliaire des espèces de la station P.

A partir de ces premières observations, qui seront reprises, complétées et discutées par la suite, on peut proposer cette double caractéristique de la modalité de subsistance des espèces en station P :

- offre importante des ressources en eau et demande plus atténuée,
- mais - répartition de ces ressources entre un nombre plus élevé d'individus plus grands qu'en station R (cf. chapitres 4 et 5).

31.3 - Variations saisonnières des courbes journalières

Sur la figure 11 (a-f) ont été reportées les courbes réalisées à différentes périodes de l'année.

Les familles de courbes emboîtées montrent généralement une augmentation progressive du seuil de potentiel à partir duquel intervient la régulation, ou du moins la stabilisation du potentiel. On ne peut donc parler d'un seuil fixe de potentiel provoquant la fermeture des stomates, mais d'une série de seuils successifs qui dépendent de l'intégration progressive par la plante des variations des conditions du milieu.

JORDAN & RITCHIE (1971) avaient déjà noté des différences de réaction entre des plantes cultivées en chambre ou au terrain, indiquant une possible modification des réponses stomatiques au déficit hydrique provoqué par une exposition prolongée aux conditions de sécheresse in situ : une forte augmentation de la résistance était notée dès -10 à -15 bars pour les plantes cultivées en chambre, aucune variation n'étant enregistrée jusqu'à des valeurs de potentiel de -28 bars pour les plantes in situ.

Les courbes de la figure 11 semblent indiquer, de plus, que le seuil de régulation varie progressivement en fonction de l'offre et de la demande en eau. PONCE (1978) obtient des résultats sur Dactylis glomerata qui vont dans ce sens : l'augmentation de la résistance stomatique intervient à des niveaux de plus en plus élevés des valeurs du potentiel, lorsque le dessèchement augmente.

Trop peu de points par courbe, et trop peu de courbes sont disponibles pour permettre une réelle différenciation des comportements des espèces. Il semble cependant que BR (figure 11b) ait un comportement différent de celui des autres espèces : une nette discontinuité apparaît entre deux familles de courbes. La première est formée de courbes dont les valeurs évoluent régulièrement en dessous de 20 bars. Lorsque P_{min} diminue, il semble que la régulation n'intervienne pas, aucun "plateau" n'apparaissant avant le maximum journalier.

Ce comportement pourrait être attribuable à un effet stationnel : les réserves hydriques plus importantes dans le sol de la station P et le couvert végétal important limitant l'évaporation directe du sol, permettent une cinétique progressive d'épuisement des ressources hydriques. Au contraire, en station R, les réserves hydriques plus faibles et l'importante surface de sol sans végétation peuvent conduire à des fluctuations plus brutales des conditions hydriques.

Cependant, l'examen des courbes 11d et 11e indique que BE.R* et DG.R ne réagissent pas de la même façon que BR à ce point de vue : les courbes montrent une régulation à des valeurs du potentiel de plus en plus fortes, intervenant à des heures de plus en plus matinales, mais de manière à peu près régulière entre -20 et -45 bars.

Il s'agirait donc d'un effet spécifique, BR supportant des valeurs de potentiel élevées, sans faire intervenir de régulation nette.

Notons encore deux faits intéressants sur ces courbes journalières

- BP (figure 11a) présente une courbe, notée (1), montrant une augmentation des valeurs de P_f "inhabituelle" entre 11h00 et 15h00. Ces points sont obtenus le 21.09.77, jour où m (température minimale) est brusquement passé de 10°C à 4°C : la coïncidence entre un déficit

* BE.R et DG.R, respectivement pour BE et DG en station R ;
BE.P et DG.P, respectivement pour BE et DG en station P ;
BR, sous-entendu en station R ; BP, sous-entendu en station P.

hydrique important dans le sol et une baisse brutale de température peut affecter le processus physiologique de la régulation (cf. DALTON & GARDNER, 1978).

Le phénomène, également net pour DG.P (figure 11e) dans les mêmes conditions, n'apparaît pas chez les autres espèces.

- Lorsque le déficit hydrique est important, la régulation stomatique intervient dès le lever du soleil, comme en témoignent les courbes de BE (figures 11 c et d) : une augmentation très faible survient dans la journée, lorsque le potentiel (minimum ?) est de -40 bars, quel que soit le niveau de la demande évaporatrice du jour.

31.4 - Conclusions

Les facteurs influençant l'évolution journalière du potentiel n'ont pas la même importance relative durant les différentes saisons de végétation.

Les études de WEATHERLEY (1951) et de SLATYER (1955) ont établi que le statut hydrique de la plante est directement influencé par la demande évaporatrice, jusqu'à ce qu'un potentiel hydrique "critique" dans le sol soit atteint.

La disponibilité de l'eau du sol et les possibilités d'extraction par la plante sont influencées par la température (GARDNER, 1960, 1968 ; KRAMER, 1969 ; DALTON & GARDNER, 1978), dont les faibles valeurs peuvent diminuer le taux de transpiration et provoquer une augmentation des valeurs du potentiel.

Une courbe journalière établie pour un jour donné exige donc le recueil d'un grand nombre de paramètres explicitant les modalités de l'offre (humidité et température du sol) et de la demande (radiations, hygrométrie, températures, vitesse du vent ...).

Si l'humidité du sol est non limitante, les stomates restent ouverts au cours de la journée, la résistance stomatique reste faible et P_f est directement lié au flux, fonction de la demande évaporatrice. A l'inverse, quand l'humidité du sol décroît, les stomates se ferment dans la journée, si bien que P_f reflète la résistance au niveau de la feuille, plus que la demande (RITCHIE & HINCKLEY, 1975).

Ce type de mécanisme se retrouve dans les courbes établies ici, mais la mise en évidence des distinctions doit opérer à deux niveaux : stationnel et spécifique.

Les courbes journalières (figures 10 a et b) reflètent un effet stationnel très net, pouvant être expliqué par des différences entre les énergies radiatives moyennes reçues par les individus des deux stations ; ceci rejoint de nombreuses études mettant en évidence des valeurs de potentiel différentes entre des feuilles éclairées et orientées différemment (cf. KAUFMAN, 1969 ; BEGG & TURNER, 1970 ; HAAS & DODD, 1972 ...). L'impact du décalage observé est important, puisqu'il y a retard dans la régulation stomatique, et donc une absorption de CO₂ prolongée, la contrepartie étant une réduction importante de l'énergie reçue, en particulier au niveau des strates inférieures de la végétation de la station P.

Le comportement particulier de BR (figure 11b) semble être un effet spécifique que l'on retrouvera dans d'autres caractéristiques du comportement de cette espèce : il implique une analyse des termes de tolérance ou résistance physiologique à la sécheresse (LEVITT et al., 1960 ; LARCHER, 1975 ...), discutés plus loin.

3.2 - Cinétiques de récupération hydrique

32.1 - Réalisation d'une courbe

Lors de la réalisation des premières courbes, quatre enceintes opaques et humidifiées intérieurement étaient utilisées ; les prélèvements, toutes les deux minutes, des feuilles dont le potentiel était mesuré, se faisaient successivement sous chacune des enceintes.

Les perturbations (renouvellement de l'air, brève illumination) entraînées par le soulèvement d'une enceinte à intervalles réguliers étaient ainsi limitées. Mais les courbes obtenues ont montré que la variabilité spatiale - d'une enceinte à l'autre - rendait difficile toute interprétation.

Les cinétiques ultérieures ont été réalisées avec une seule enceinte, en procédant aussi rapidement que possible (le repérage préalable des feuilles destinées à la mesure permet de réduire le temps durant lequel l'enceinte est soulevée). En moyenne, trente secondes séparaient le prélèvement du début de la mesure, qui durait elle-même une minute environ.

La détermination des points maximaux et minimaux est un préalable nécessaire à la réalisation de la courbe de récupération. Le point initial de la courbe coïncidait le plus souvent avec P_{max} , le potentiel maximum de la journée. Le point minimal était obtenu avant le lever du soleil, ou en début de matinée sous une enceinte posée la veille.

En pratique, les observations ne cherchaient pas à aboutir exactement au point minimal réel, pour plusieurs raisons :

- BOYER (1969) estime à 4 à 6 heures la durée d'équilibration, et SEDGLEY et al. (1973) signalent des durées de 12 heures pour des sols secs (potentiels dans le sol, de l'ordre de -15 bars) ;
- l'indétermination sur la mesure de P_{min} rend difficile l'appréciation de la fin de la cinétique ;
- la variabilité entre individus fait que toutes les feuilles n'arrivent pas à l'équilibre simultanément .

L'imprécision sur l'ensemble de la cinétique est encore augmentée en raison du petit nombre de points (une dizaine seulement) réalisables durant la phase perceptible de la diminution du potentiel.

Enfin, il est nécessaire de disposer de suffisamment de talles sous l'enceinte -d'un diamètre de 30 à 50 cm- pour réaliser la courbe. Ce n'était pas toujours le cas pour DG, dans les deux stations, en raison de la dispersion des individus de cette espèce, et peu de courbes ont pu être réalisées.

32.2 - Expression des résultats

Les figures 12 et 13 présentent les courbes obtenues à différentes périodes et différents niveaux du potentiel initial, pour les quatre graminées.

322.1 - Allure générale des courbes

Pour caractériser les cinétiques de récupération, BOYER (1969) et SEDGLEY et al. (1973) utilisent une fonction exponentielle unique

$$P_f = P_{max} \cdot e^{-kt}$$

k étant une constante (mn^{-1}), et t le temps (mn), et définissent une

constante de temps, $t_{1/2}$, comme le temps nécessaire pour diminuer de moitié la différence entre les potentiels initiaux et finaux

$$Pf(t_{1/2}) = \frac{P_{\max} - P_{\min}}{2}$$

L'allure des courbes des figures 12 et 13 a conduit à utiliser des ajustements à des fonctions exponentielles ou puissances, ne retenant que la fonction donnant le meilleur coefficient de corrélation.

De plus, le déséquilibre entre les deux phases assez nettes de la cinétique, la première effectuée en peu de temps, la seconde plus longue (SEDGLEY et al., 1973 ; BENAMARA, 1976), nous a orienté vers le calcul de t_{60} et t_{80} (représenté sur les figures 12 et 13), plutôt que t_{50} ($= t_{1/2}$).

Les ajustements mathématiques, bien que donnant des coefficients élevés ($r^2 = 0,90$ à $0,98$), répondent plus ici à des impératifs pratiques (comparaisons de t_{60} et de t_{80}) qu'à des choix théoriques.

322.2 - Comparaisons des cinétiques

Les courbes de la figure 12 (a et b) représentent les cinétiques obtenues pour BP.

Pour trois de ces courbes, l'existence de deux phases distinctes n'apparaît pas : la cinétique est rapide, le potentiel minimum atteint en 15 mn (courbes 1, 4 et 5), quel que soit le potentiel maximum (ici, respectivement -16,5, -17 et -26 bars). Les courbes 2 et 3 semblent montrer les deux phases, rapide puis lente, les potentiels minimaux ayant ici des valeurs plus élevées (-7,5 et -10,5 bars). On remarque cependant que les t_{80} varient peu (7 à 10 mn), excepté pour la courbe 3, pour laquelle il n'y a d'autre explication immédiate qu'une possible sous-évaluation de $P_{\min}$. Les t_{60} (tableau 5) sont très voisins (entre 4 et 6,5). Dans l'intervalle des valeurs de départ obtenues pour BP, peu de variations marquantes sont observées entre les cinétiques, les temps caractéristiques t_{60} et t_{80} ne variant pas significativement.

Ce n'est pas le cas pour BR : la figure 12c montre une évolution nette des courbes et des temps de base. L'augmentation des valeurs des potentiels minimaux et maximaux provoque une augmentation correspondante de t_{60} et de t_{80} (tableau 5). On peut noter que les courbes 1 et 3

dates		t_{80} mn	t_{60} mn	P_{max} -bar	P_{min} -bar
BR	6.06	11,3	6,8	17,0	2,5
	7.09	14,5	9,2	28,0	2,5
	23.06	27,5	17,0	40,0	15,0
BP	6.06	6,5	4,2	17,0	3,0
	23.06	10,4	4,3	23,5	10,5
	7.09	24,4	4,0	25,0	7,5
	31.03	10,0	4,8	16,5	6,0
	5.07	7,7	6,5	26,0	2,5
BE.R	6.06	6,6	3,2	21,0	5,0
	23.06	9,4	5,0	31,0	19,0
	8.02	19,0	6,8	21,0	4,5
BE.P	6.06	6,4	4,4	17,0	2,0
	31.03	9,3	3,2	21,0	2,5
	7.09	15,3	10,8	30,0	10,5
DG.R	6.06	26,7	4,2	25,0	8,0
DG.P	6.06	7,4	4,5	20,0	4,0

Tableau 5

Temps de base (t_{80} et t_{60}) des cinétiques de récupération hydrique

ont été réalisées à 15 jours d'intervalle, au cours du mois de juin.

Ces résultats indiquent que BR, d'une part se rééquilibre lente-
ment ($t_{80} \geq 10$ mn, même pour des faibles valeurs de P_{max}), d'autre part,
éprouve de plus en plus de difficultés à équilibrer "son" potentiel avec
celui du sol, lorsque le déficit hydrique augmente.

Les figures 13 (a et b) concernent BE, stations P et R. L'allure
générale des courbes varie peu. On remarque cependant un retard (τ) mani-
feste sur la courbe 3 (figure 13a), pour BE.P, retard qui ne modifie pas
la forme ultérieure de la cinétique et qui ne se retrouve pas dans les
courbes réalisées le même jour pour d'autres espèces (figure 14).

Le potentiel minimum élevé (-10,5 bars) de BE.P ce jour-là peut
intervenir dans une possible explication de ce retard, mais il est étran-
ge que, pour BE.R (figure 13b), la courbe 2 ne présente pas le même phé-
nomène, le potentiel maximum ayant des valeurs identiques, le potentiel
minimum des valeurs supérieures (-19 bars) à celles obtenues pour BE.P
lors de la réalisation de la courbe 3. Remarquons cependant que celle-ci
est réalisée en septembre, à la fin de la saison sèche, donc dans une pé-
riode d'activité biologique faible.

Les temps de base (t_{80}) sont généralement inférieurs à 10 mn,
à l'exception de deux cas : l'un dû au retard ($t_{80} = 15,3$) en station P,
l'autre en station R pour une courbe réalisée en février (courbe 3) :
l'influence de faibles températures, testée par BENAMARA (1976) pour les
cinétiques inverses (deshydratation), peut jouer un rôle dans la vitesse
de récupération hydrique : les conditions de réalisation de cette courbe
étaient les mêmes que celles de la courbe 1 (figure 13b), $P_{max} \approx 20$ bars,
 $P_{min} \approx 5$ bars, mais les températures différentes ($m = 1^\circ C$ dans un cas, et
 $12^\circ C$ dans l'autre) ont pu induire des temps de réponse différents
($t_{80} = 6,3$ et 19 mn).

Sur la figure 13c ont été reportées deux courbes de cinétiques
réalisées pour DG, le même jour, en stations P et R (le 6.06.78). Leurs
allures sont très différentes : en station P, la récupération est rapide
($t_{80} = 7,4$), le potentiel minimum étant égal à -4 bars ; en station R,
le potentiel minimum est égal au double (-8 bars), la cinétique présente
nettement deux phases : l'une rapide ($t_{80} = 4,2$ en station R, et 4,5 en
station P), l'autre beaucoup plus lente ($t_{80} = 26,7$ d'après l'ajustement
puissance réalisé).

Sur la figure 14, l'ensemble des résultats relatifs aux cinétiques réalisées a été reporté. Le temps de base t_{60} est représenté en fonction du potentiel initial P_{max} : deux séries de points apparaissent.

La première série concerne des valeurs de t_{60} comprises entre 4 et 5 mn, pour des valeurs de P_{max} variant de -15 à -30 bars, indiquant une relative indifférence de la première partie de la cinétique aux valeurs du potentiel initial.

La seconde série comprend, d'une part les trois points résultant des cinétiques réalisées avec BR, d'autre part trois points correspondant à des dates particulières : 31.03 et 8.02, avec m faible, et 7.09 (retard enregistré pour BE.P).

Les courbes de la figure 15 ont été réalisées le 7.09.77, en même temps pour BE.P et BP. Les courbes de gauche montrent l'augmentation progressive du potentiel hydrique, après que les enceintes aient été otées. Celles de droite correspondent à une cinétique de récupération "normale".

Ces résultats parlent d'eux-mêmes, montrant les réactions beaucoup plus rapides de BP, face aux brusques variations climatiques. Ce phénomène peut refléter un aspect de la meilleure adaptation du BP dans "sa" station. L'interprétation doit être prudente, ce type de réponse n'ayant été constaté qu'une fois. Il est cependant significatif que la date de réalisation de ces courbes coïncide avec la fin de l'été : le BP paraît être plus à même de reprendre rapidement une activité biologique forte que le BE.

322.3 - Conclusions

La méthode appliquée ici fut utilisée en agro-climatologie, pour évaluer la résistance à la circulation de l'eau dans le sol (SEDGLEY et al., 1973), et dans le système sol-plante (BENAMARA, 1976), résistance dont dépend l'accessibilité de l'eau du sol à la végétation. Elle montre en particulier que cette résistance varie en accord avec les théories considérant cette dernière comme combinant les effets de la conductivité hydraulique et de la géométrie sols-racines (GARDNER, 1968).

Il est donc attendu que des différences de comportement entre les graminées des deux stations existent : la profondeur et les textures sont différentes, les cinétiques de dessèchement du sol également. Ceci est bien marqué, par exemple, pour le DG (figure 13c).

Cependant, dans une même station, des réponses différentes sont également perceptibles. Les courbes réalisées le 6.06.78 (en début de période sèche) en station R, donnent des temps de base de 6,6 11,3 et 26,7 mn, respectivement pour BE, BR et DG. Ces aptitudes diverses à la "récupération" traduisent différents modes de résistance à la sécheresse. Le même jour, les temps de base obtenus en station P sont de 6,4 ,6,5 et 7,4 mn, respectivement pour BE, BP et DG.

En résumé, on peut retenir que les espèces étudiées ont des comportements identiques en conditions "normales", mais que les réactions sont différentes dès que l'un des facteurs influant sur l'accessibilité de l'eau du sol devient limitant : humidité volumique, température ...

Remarquons encore une fois la particularité de BR, dont les temps de base (t_{80}) ne sont jamais inférieurs à 10 mn, quels que soient les valeurs des potentiels maximaux et minimaux.

3.3 - Evolution saisonnière des valeurs maximales et minimales du potentiel

33.1 - Analyse des évolutions saisonnières

Sur les figures 16 (a à c) ont été reportés les points de mesure du potentiel maximum journalier, entre avril 1977 et août 1978. Les points ont été reliés, un peu arbitrairement, sans tenir compte des éventuelles variations brusques non décelées : elles sont cependant probables, si l'on en croit les variations obtenues à peu de temps d'intervalle.

a - Sur la figure 16a sont comparées les évolutions de BR et BP. D'une manière générale, on peut remarquer que

- BP présente non seulement des valeurs absolues, mais aussi des variations de valeurs relatives, plus faibles que BR. Les seules exceptions concernent les périodes froides : BP accuse alors de brusques variations, identiques ou même plus importantes que BR (en particulier, le 21.09.77, $\underline{m} = 4^{\circ}\text{C}$; le 2.11.77, $\underline{m} = -0,5^{\circ}\text{C}$; le 9.03.78, $\underline{m} = 0^{\circ}\text{C}$). Les périodes sèches provoquent des variations importantes pour BR, plus faibles et surtout plus tardives pour BP.

- En ce qui concerne BR, l'échantillonnage par zone ("Z.S" et "Z.H", cf. § 12.2) a permis de montrer, durant l'été 1977, que les valeurs atteintes dans les poches de terre ("Z.H") étaient plus élevées qu'ailleurs : ce phénomène est probablement attribuable à la répartition des matériaux fins et des racines. Dans les poches, le sol plus profond et plus homogène permet une meilleure utilisation de l'eau en conditions non limitantes, mais un enracinement plus superficiel. Sous zone pierreuse et fissurée, les quantités d'eau sont moindres, mais l'enracinement probablement profond dans les fissures autorise une utilisation plus prolongée de l'eau. Ces hypothèses, pour être vérifiées, demanderaient une étude de la répartition des éléments fins et des racines, difficilement envisageable sur un tel substrat.

- b - La figure 16b montre les évolutions comparées des potentiels de BE dans chacune des stations. On constate un parallélisme remarquable des courbes, au moins pendant la première année d'observation : seules les valeurs absolues diffèrent en période sèche (un écart maximum de 10 bars est enregistré en juillet 1977). L'écart devient plus important la deuxième année (été 1978), pour atteindre près de 20 bars le 28.07.78. Notons qu'en période froide, aucune variation comparable à celles obtenues pour BP et même pour BR, n'est à signaler pour BE, hormis le 9.03.78.

- c - Les mêmes remarques prévalent en ce qui concerne DG (figure 16c); notons cependant que DG, contrairement aux autres espèces, et quelle que soit la station, n'a pas réagi à la pluie estivale de fin juillet 1977, intervenant au milieu d'une période sèche. Au contraire, les valeurs du potentiel foliaire ont continué à croître après la pluie, alors que les autres espèces enregistrent une baisse assez sensible. Le Dactyle ne semble pas capable, ici, de profiter rapidement d'une pluie survenant en période défavorable.

33.2 - Variations du potentiel maximum en fonction du déficit théorique

Afin de pouvoir comparer plus étroitement les données, l'indice I a été calculé simplement en faisant la différence entre la pluie et l'évaporation, cumulées sur une période de trois semaines avant la date de la mesure

$$I = P - E$$

avec P : précipitations (mm)
 E : évaporation, déterminée à l'évaporomètre "Piche".

1

La période de trois semaines a été estimée adéquate pour représenter le bilan hydrique intervenant sur les valeurs des potentiels maximaux et minimaux d'une journée donnée*.

Cet indice, utilisé de manière identique pour les mesures provenant des deux stations, n'a pourtant pas la même signification dans chacune d'elles : le couvert végétal et la capacité de rétention du sol sont différents dans les deux stations.

Tel quel, l'indice I permet cependant des comparaisons qui peuvent être justifiées si l'on observe les figures 17 et 18, correspondant à l'ensemble des observations effectuées.

Sur la figure 17, on s'est efforcé d'ajuster les nuages de points à des droites, en distinguant, d'une part le nuage correspondant à des valeurs du potentiel inférieures à un certain seuil (variable suivant les espèces), d'autre part le nuage correspondant à des valeurs de I négatives. Les comparaisons ont été établies entre BR et BP, BE dans les deux stations, DG dans les deux stations.

On obtient ainsi deux familles de courbes : l'une, sensiblement parallèle à l'axe des abscisses, exprimant l' "indifférence" du potentiel pour une gamme de valeurs de I allant grossièrement de -50 à +150, l'autre accusant une pente plus ou moins forte en relation avec des valeurs de I négatives.

Peu de différences sont discernables entre les espèces en ce qui concerne la première famille de courbes : les "seuils" sont voisins de -20 bars pour l'ensemble des espèces. Tout au plus note-t-on une légère pente pour BE.P, et un décalage net (3 bars) entre les seuils de BR et de BP, sans signification exploitable toutefois, puisqu'il s'agit de valeurs absolues.

Les différences entre les pentes de la deuxième famille de courbes sont plus marquées : des pentes plus fortes sont obtenues en

* L'indice peut être amélioré en utilisant l'E.T.P. (Penman), calculée à partir des données "Piche" par BROCHET & GERBIER (1972), qui fournissent les coefficients m et n par décade, pour la période d'avril à septembre, pour les différentes régions françaises

$$E.T.P. (Penman) = m RG + n E_p$$

RG : rayonnement global ($\text{cal} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{mn}^{-1}$)

E_p : évaporation "Piche" (mm)

E.T.P. : évapotranspiration potentielle déterminée par la formule de Penman.

station R, ce qui peut simplement être attribuable à la différence de signification de l'indice I dans les deux stations. (Il faudrait, pour une réelle différenciation, compliquer l'indice en tenant compte de la réserve en eau utile dans chaque station, non déterminée au cours de cette étude).

Cependant, les valeurs de cette différence sont ici significatives : le décalage est maximum entre les deux espèces dominantes, moindre si l'on s'intéresse au DG, très faible pour BE.

Il semble possible d'attribuer ces décalages à des différences de comportement entre les espèces et les stations. Plus le déficit théorique croît (I décroît), plus l'écart entre les valeurs du potentiel de BR et de BP croît, jusqu'à atteindre 35 bars. Le fait que cet écart soit de l'ordre de 17 bars pour DG, suivant la station, et même de 10 bars seulement pour BE, montre bien l'efficacité du contrôle exercé par BP sur les phénomènes de circulation d'eau.

Pour mettre en évidence le caractère continu des cinétiques de dessèchement, les résultats ont été ajustés à des fonctions "puissance" et les courbes correspondantes reportées sur la figure 18. Leur ressemblance avec les courbes de réessuyage des sols sableux a été par ailleurs soulignée par SUCOFF (1972).

Les mêmes caractéristiques que précédemment apparaissent sur les courbes obtenues pour BR et BP. Celles obtenues pour DG et BE semblent indiquer que le comportement dans les deux stations est identique aux "extrémités" des courbes et qu'il ne diffère que dans la partie médiane, soit durant les phases intermédiaires du dessèchement. En cas de déficit important ($I \approx -150$ mm), les courbes tendent à se rejoindre.

Sur la figure 19 (a et b), les comportements des trois espèces à l'intérieur d'une même station ont été comparés. On peut noter une grande similitude générale dans l'allure des courbes.

Cependant, BR (figure 19a) semble retarder légèrement sa réaction vis-à-vis du déficit croissant en station R, ainsi que BP, plus nettement, en station P (figure 19b). Les comportements en conditions hydriques favorables restent peu différenciables, indépendamment des légères différences dans les valeurs absolues du potentiel maximum atteint.

33.3 - Analyse chronologique des cinétiques de dessèchement

Il a semblé intéressant de ne prendre en compte que les valeurs du potentiel obtenues pour des valeurs de I négatives.

Sur la figure 20, les "trajets" chronologiques représentant les évolutions successives de I et de Pf ont été reportés, en distinguant les cinétiques obtenues en 1977 et 1978.

Pour les deux années, le "suivi du dessèchement" débute le 11 mai, pour se terminer le 21 septembre en 1977, le 30 août en 1978.

Les remarques que l'on peut faire sur les tracés obtenus intéressent plusieurs points :

1°) Forme des cinétiques : elles sont globalement identiques et ajustables comme précédemment à des fonctions exponentielles.

2°) Comparaisons inter-annuelles : un effet stationnel très net est à noter ici : les trajets de 1977 et 1978 sont presque superposables en station R, très décalés en station P, pour une même espèce ; plusieurs raisons, ne s'excluant d'ailleurs pas, peuvent être avancées

- régularité et rapidité de la cinétique de dessèchement : une seule pluie de quelques millimètres (début juillet) est intervenue entre le début et la fin des mesures effectuées en 1978. Au contraire, des pluies assez importantes (plus de 10 mm) ont marqué l'été 1977, et sont d'ailleurs reflétées par l'allure irrégulière des trajets chronologiques dans les deux stations.

L'impact de cette plus ou moins grande irrégularité est certainement différent dans les deux stations, reflétant probablement une différence dans la signification de l'indice I ;

- il est également possible d'interpréter ces réponses différentes dans les deux stations par des différences de structure de la végétation : peu de changements sont à noter, d'une année sur l'autre, dans la structure verticale et horizontale en station R (Chapitre 6). Au contraire, dès l'automne 1977, on note une forte augmentation du recouvrement dans les strates supérieures (plus de 30 cm), sur l'ensemble de la station P : les modifications microclimatiques induites par un tel changement de structure peuvent être à l'origine de l'effet "tampon" retardant l'augmentation des valeurs de Pf la deuxième année.

3°) Amplitudes des variations des valeurs de P_{max} : l'intérêt des tracés chronologiques est de mettre en évidence les variations brusques de P_f causées par des pluies, même infimes, survenant au cours d'un cycle de dessèchement. Pour des variations faibles de I, on peut noter des chutes plus ou moins brutales du potentiel suivant les espèces, et surtout suivant les stations. En effet, des variations de 25 bars peuvent être notées pour les espèces de la station R, contre 10 bars pour celles de la station P. Ceci est particulièrement net pour les courbes correspondant à l'été 1978 ; il est évident que ces différences sont liées aux valeurs de départ (de l'ordre de -50 bars en station R, ne dépassant pas -30 bars en station P). Il reste cependant que ces différences traduisent des comportements "stationnels" dissemblables.

La figure 21 permet de comparer, espèce par espèce, les différences de comportement entre 1977 et 1978. Il est manifeste que

- les écarts entre 1977 et 1978 sont, pour une même espèce, beaucoup plus importants en station P qu'en station R, et corrélativement,

- les écarts entre espèces "homologues" des deux stations sont augmentés en 1978.

33.4 - Remarques diverses

334.1 - Courbes P_{max} - P_{min}

Sur la figure 22, les valeurs de P_{max} ont été reportées en fonction des valeurs de P_{min}, pour les espèces dominantes BR et BP. Encore une fois, trop peu de points sont disponibles, dans les valeurs fortes, pour établir des conclusions fiables.

Jusqu'à -15 bars environ, P_{max} varie linéairement en fonction de P_{min}, avec une pente plus forte (environ deux fois) pour BR que pour BP.

RITCHIE & HINCKLEY (1975), reprenant un exposé théorique de WARING & CLEARY (1967), utilisent ce type de données pour différencier le comportement des espèces : ils distinguent les "conformers", pour lesquels la différence $\Delta = P_{max} - P_{min}$ tend à croître lorsque P_{min} croît, des "regulators" pour lesquels Δ reste constant ou même diminue. Ils ajoutent que le comportement méditerranéen "type" est celui des "conformers".

Sur cette base, on peut observer (figure 22) que BR se comporte bien en "espèce méditerranéenne", mais jusqu'à ce qu'un seuil soit atteint (entre 15 et 20 bars). Il semblerait que, passé ce seuil, BR se comporte en "regulator", aucune augmentation de Pmax n'intervenant pour des valeurs de Pmin croissant de 20 à 40 bars. Ensuite s'amorce une augmentation de Δ précédant de peu, probablement, la mort des feuilles.

La courbe tracée pour BP indique au contraire que Δ semble rester constant pour la gamme des valeurs de Pmin obtenues ici.

Trop peu de valeurs de Pmin sont disponibles en ce qui concerne les autres espèces pour établir ne serait-ce que des tendances. Les seules remarques possibles sur ce point ont été vues à propos des séries de courbes journalières exposées au § 31.3.

334.2 - Tension hydrique et température

A plusieurs reprises, l'influence probable de la température sur le potentiel hydrique a été signalée. Les courbes de la figure 23 ont été tracées pour déceler une éventuelle réaction de Pmax à la température minimum (m) du jour de mesure. Deux courbes seulement ont été tracées : celles correspondant à BR et BP. Les courbes obtenues pour BE et DG sont semblables à celle montrée pour BR.

En fait, seules les parties correspondant aux m faibles sont à prendre en compte : la coïncidence entre les fortes températures et d'autres phénomènes (diminution des précipitations et augmentation de l'évaporation) rend difficile toute interprétation sur ce point.

La figure 23 fait apparaître BP comme étant légèrement plus sensible aux basses températures que BR (et donc que BE et DG) : hormis un point, obtenu en janvier, la courbe tracée pour BR ne montre pas de réaction de Pmax aux basses températures.

Remarquons les points "estivaux" obtenus le 21.09., lors d'une brusque chute de m, coïncidant avec une période de déficit hydrique : les valeurs de Pmax atteignent, pour les deux espèces, près de 40 bars, ce qui est fréquent pour BR, mais tout à fait exceptionnel pour BP.

3.4 - Conclusions générales

L'un des buts essentiels des mesures du potentiel hydrique foliaire était de différencier le comportement des espèces, du point de vue de l'utilisation de l'eau et de l'efficacité de la régulation des pertes en eau.

Du fait de l'absence de contrôle sur les facteurs intervenant dans la maintenance du potentiel à un niveau donné (par exemple, potentiel hydrique dans la rhizosphère et résistances à la circulation de l'eau dans les diverses parties du système ...), aucune interprétation explicative ne peut être avancée. Le potentiel hydrique ne constitue lui-même que la résultante d'un certain nombre de facteurs, reflétant la faculté de la plante à contrôler son alimentation et ses pertes en eau. Les variations relatives des valeurs atteintes par le potentiel foliaire ont donc seules été utilisées, pour tenter de différencier le comportement des graminées à ce point de vue.

Ce n'est pas tant la valeur des résultats sur le plan physiologique - bien que la plupart d'entre eux soient conformes à ceux relevés dans la littérature sur le sujet - que l'intérêt comparatif qui retiendra l'attention. Néanmoins, un certain nombre de questions intéressant le fonctionnement de la plante ont été soulevées, que l'on peut rappeler ici :

1°) Les plantes ne semblent pas avoir de seuils fixés une fois pour toutes, au-delà desquels intervient la régulation stomatique, mais une série de seuils de potentiel, croissant régulièrement avec l'augmentation des difficultés d'approvisionnement en eau. Cette adaptation progressive à l'évolution des conditions hydriques du milieu permet à la plante de retarder la fermeture des stomates, de manière à la fois à extraire de l'eau de moins en moins facilement accessible, et à continuer une absorption de gaz (JORDAN & RITCHIE, 1971).

L'accumulation de glucides pendant la sécheresse augmente le potentiel osmotique et permet d'atteindre de plus forts déficits, sans perte de turgescence (GATES, 1968). Lorsque le déficit augmente encore, le mécanisme prend fin, avec la fermeture des stomates dès l'augmentation matinale de la demande évaporatoire, et éventuellement la diminution des pertes cuticulaires par enroulement des feuilles.

Cependant, les espèces n'ont pas la même réaction à ce point de vue : BR paraît tolérer des valeurs de potentiel très élevées, sans faire intervenir de régulation ; BP, à l'opposé, maintient un potentiel faible (en valeurs absolues toujours), alors même que les espèces graminéennes qui l'entourent supportent des valeurs beaucoup plus élevées. Ceci rejoint sans doute la distinction que LARCHER (1975) rappelle entre la résistance "vraie" à la sécheresse - ou tolérance des déficits importants - et la lutte destinée à limiter les effets de la sécheresse ("drought avoidance" des Anglo-Saxons).

2°) L'hétérogénéité du milieu, dans la station R, a conduit à mettre en évidence des différences de réaction des espèces par "zones" : l'inversion des tendances lorsque l'on passe de conditions hydriques favorables à des conditions défavorables, pose des problèmes quant aux cinétiques d'épuisement des ressources en eau suivant les milieux.

La fraction fine contenue dans les fissures de la roche et qui constitue la seule possibilité d'implantation des racines, forme un milieu qui semble moins favorable du point de vue hydrique en conditions "normales", mais plus longtemps exploitable que d'autres zones, apparemment favorisées. Peut-être faut-il y voir le fait qu'à volume égal, la terre fine contenue dans les fissures présente moins de surface à l'évaporation directe que les poches. Les cailloux, plus nombreux, peuvent également jouer le rôle d'un "mulch", inexistant sur les "poches".

3°) Les cinétiques de récupération hydrique semblent indiquer que l'accessibilité aux ressources hydriques n'est pas identique pour toutes les espèces.

En effet, même en conditions favorables, BR montre des réactions beaucoup plus lentes que les autres espèces : résultat inattendu, puisque BR domine largement dans "sa" communauté ; on pourrait penser qu'il est avantage à ce point de vue. Il faudrait, pour éclairer ce point, connaître la répartition de l'humidité volumique du sol par strates au moment de la réalisation des courbes : si les strates supérieures sont mieux pourvues que les strates profondes, ce qui doit être le cas le plus fréquent sur le substrat de la station R, il est normal que BR, à l'enracinement profond, soit désavantagé à court terme par rapport à BE ou DG, qui exploitent préférentiellement les niveaux voisins de la surface.

Cependant, le type de comportement de BR, qui voit le temps d'équilibration augmenter progressivement avec la diminution des ressources en eau, est tout à fait conforme aux résultats exposés par SEDGLEY et al. (1973). On le devine également chez DG.R. Ce temps devient si long qu'en période sèche, la nuit ne suffit plus à remettre le potentiel hydrique en équilibre avec l'eau du sol : chaque matin, le niveau atteint est supérieur à celui atteint le matin précédent, et ce, d'autant plus que le potentiel dans le sol décroît également.

Des autres résultats, nous ne retiendrons ici que les grandes lignes exposées ci-dessous.

Il faut tout d'abord remarquer que les différences entre stations sont plus importantes que les différences entre espèces d'une même station : ceci n'a rien d'étonnant, l'homogénéisation des comportements dans une station provenant de l'homogénéité des conditions du milieu (substrat, microclimat et structure de la végétation, en particulier).

Cependant, si l'on définit le comportement-type à l'intérieur d'une station comme étant celui de l'espèce dominante (BR dans l'une, BP dans l'autre), il est intéressant de noter dans quelles mesures les autres espèces (BE et DG) s'en écartent.

Les caractéristiques stationnelles empruntées aux caractéristiques des comportements de BP et BR peuvent être succinctement résumées ainsi :

- microhétérogénéité importante en station R, à l'origine d'une grande variabilité spatiale en période défavorable, faible en station P ,
- grande amplitude des variations du potentiel en fonction des variations climatiques en station R, amortissement de ces variations en station P ,
- faible capacité de réaction, lors d'un brusque changement climatique, en station R, plus grande rapidité en station P.

D'une manière générale, les comportements sont plus semblables lorsque les conditions hydriques sont favorables (en gros, automne et printemps) qu'en période défavorable (froid hivernal, sécheresse estivale). C'est lors des périodes transitoires - apparition de la sécheresse

reprise automnale de l'activité biologique - que se manifestent le plus les caractéristiques propres à chacune des espèces.

En ce qui concerne les espèces dont le comportement est "intermédiaire" entre ces deux types, notons que les réactions de BE sont assez semblables dans les deux stations, se rapprochant plus de l'un ou l'autre des types mentionnés, suivant le milieu. Il faut cependant remarquer que BE, en station R, n'occupe que les situations les plus favorables du point de vue de l'alimentation en eau, c'est-à-dire presque exclusivement les "poches" et les "réseaux" décrits dans le premier chapitre (§ 12.2). Cette position rend évidemment le comportement des individus de la station R plus proche de celui des individus de la station P.

DG, au contraire, paraît être une espèce plus "opportuniste", c'est-à-dire avec un comportement assez différent dans les deux stations, rejoignant celui de l'une ou l'autre des espèces dominantes.

Indépendamment du fait que BP apparaisse comme une espèce "évitant la sécheresse", alors que BR tolère des déficits hydriques sévères sans faire intervenir de régulation, les résultats obtenus par le seul suivi du potentiel hydrique foliaire semblent insuffisants, pour réellement différencier les comportements des graminées étudiées, en particulier en ce qui concerne les espèces non-dominantes BE et DG.

La façon dont les plantes assurent leur production et leur développement, en fonction du contrôle qu'elles exercent sur le transport de l'eau, constitue un aspect de l'adaptation des plantes à leur milieu et fait l'objet du chapitre suivant.

CHAPITRE 4

LA PRODUCTION

Dans un premier temps, seule la production nette* sera décrite et analysée à travers quelques paramètres qui y sont liés (surface foliaire, indice foliaire ...). Une fois de plus, seules les variations relatives de ces données nous intéresseront ici, dans le but de comparer le comportement des graminées entre elles et d'une station à l'autre.

Une analyse plus "fonctionnelle", utilisant les données climatiques, reste cependant possible. Ces données climatiques ne seront évoquées que pour éclaircir certains points de comparaison, en particulier entre les résultats 1977 et 1978.

Une analyse plus fine des modalités de la production (initiation et croissance foliaire, tallage, sénescence) suivra, de manière à approfondir la différenciation des comportements spécifiques.

4.1 - La production nette : les faits

4.1.1 - Validité des données

Les résultats présentés ici proviennent des lectures de lignes permanentes, effectuées régulièrement durant les deux années d'observation. Devant la disparité des valeurs obtenues pour chacune des espèces, il a été jugé préférable de suivre les variations par rapport à une base initiale, commune pour toutes les espèces (base 100 au premier point de mesure).

Il faut cependant garder à l'esprit ces disparités. Les fréquences centésimales contact (représentant la phytomasse verte sur pied) et les poids de matière sèche correspondante, choisis comme base 100 début avril 1977, ont en fait les valeurs exactes données dans le tableau 6. Les chiffres utilisés par la suite ont été ramenés à ces chiffres initiaux.

Les correspondances entre les données "point-quadrat" et "phytomasse" sont à utiliser avec une grande prudence, puisqu'elles sont

* Utilisé dans la suite du texte à la place de "production nette apparente"; de même, "production brute" pour "production nette réelle" (cf. § 21.2).

		Fréquence centésimale contact		Poids de matière sèche (g.m ⁻²)	
		initiale	maximum	initial	maximum
station R	BR	50,4	90,0	42,1	75,1
	BE	1,2	10,2	0,5	3,7
	DG	8,4	21,1	6,5	16,3
station P	BP	93,1	234,0	71,2	179,0
	BE	60,6	208,0	38,2	131,0
	DG	8,7	25,0	12,9	36,8

Tableau 6

Correspondances "fréquence centésimale contact" et "poids de matière sèche"

établies à partir de deux séries de coupes seulement (sur les 5 réalisées, 3 n'ont pu être utilisées), et que les intervalles de confiance des facteurs de correction sont parfois très grands (cf. § 24.2 et annexe 2).

L'interprétation a donc porté sur les variations relatives des fréquences centésimales "contact", qui restent les données les plus fiables. Notons encore la difficulté de leur emploi, pour les espèces très peu représentées (BE.R en particulier) : les variations observées sont certainement largement surestimées, du fait du faible nombre d'échantillons sur la ligne de lecture. Dans la suite du texte, le terme "phytomasse" sera néanmoins employé, à la place de "fréquence centésimale contact", peu évocateur.

41.2 - Comparaison stationnelle des phytomasses vertes

Il est possible de dégager les points suivants (figure 24)

- l'amplitude des variations des espèces dominantes (respectivement BR et BP dans "leur" station) est plus faible que celle des autres espèces (BE et DG).

Les valeurs de BR oscillent faiblement (écart maximum d'environ 50 %) autour de la valeur de base 100, celles de BP assez nettement au-dessus de cette valeur ;

- BE et DG, dans les deux stations, ont une production automnale très importante, comparable - parfois supérieure: DG.R - à la production de printemps ;

- l'allure des courbes est presque identique aux printemps 1977 et 1978 en station P, très différente en station R ;
- DG, en station R, présente un maximum vernal de matière verte plus précocément, les deux années, que BE et BR, et, corrélativement, une diminution de quantité de matière plus précoce. Cependant, la production nette de DG est positive (courbe croissante) plus tardivement que celle des deux autres espèces. Ceci implique une durée de production nette croissante plus courte.

La phytomasse verte de DG.P est maximum en même temps que celle des autres espèces de la station P, la durée de la production positive étant également plus courte.

Il faut remarquer l'influence de la date de mise en défens sur les résultats obtenus : mi-mars, la production nette est déjà positive (courbe croissante) en 1978. Elle semble négative, à la même époque en 1977, en station R, puis très faiblement positive par la suite pour DG.R et BR. Peut-être faut-il y voir, en plus des différences climatiques entre les deux années, une conséquence de la prédation exercée par les ovins avant le début de l'expérimentation. Cet effet n'est apparent qu'en station R, sans doute en liaison avec la faible capacité de cicatrisation générale relevée à l'occasion des coupes (cf.annexe 3).

41.3 - Comparaisons spécifiques

Pour préciser ces observations, les espèces "homologues" des deux stations ont été comparées sur les figures 25 (BR et BP) et 28 (DG.R et DG.P, BE.R et BE.P).

413.1 - Les espèces dominantes

On peut remarquer que les courbes concernant la phytomasse verte de BR (figure 25a) sont différentes en 1977 et 1978 : peu de variations autour de la valeur initiale - hormis un léger pic, fin juin - au printemps 1977, une augmentation très nette de la phytomasse verte en 1978, avec un maximum fin mai. Par contre, l'inverse est vrai en ce qui concerne la phytomasse totale de la même espèce : pic très net fin juin 1977, peu de variations en 1978.

Dans le détail, on peut noter un parallélisme entre les courbes

de phytomasses verte et totale en 1977, qui n'existe plus en 1978 : il y a eu accumulation de matière morte la première année, et seuls des changements de proportion entre "vert" et "sec" marquent les saisons, sans variation notable dans la phytomasse totale.

On retrouve ce phénomène chez BP (figure 25b) : le début du printemps 1978 est marqué par une augmentation régulière sigmoïdale de la phytomasse verte, sans variations correspondantes de la phytomasse totale. On note aussi chez BP un parallélisme assez net entre les courbes de phytomasse verte de 1977 et 1978.

Cette question des proportions respectives de matière verte et sèche sur pied soulève quelques problèmes intéressants, en liaison avec l'élimination de la matière morte. Malgré des niveaux de production et des périodes de production différents, il est remarquable que les rapports vert/sec (figure 26) soient très voisins pour les deux espèces, quoique les courbes soient légèrement décalées.

On ne peut s'empêcher de penser au rôle que joue la quantité de matière sèche sur pied dans la structure de la communauté, puisqu'il y en a autant que de matière verte à certaines périodes. Y a-t-il un contrôle de l'espèce sur cette quantité de matière sèche sur pied, ou bien n'est-ce que le résultat de l'activité saisonnière des organismes décomposeurs ? On peut remarquer en effet que, malgré l'accroissement automnal de la phytomasse verte, le rapport vert/sec reste très inférieur à 1 (environ 0,5), alors qu'au printemps ce rapport atteint 1,5.

Notons enfin, sur la figure 25, l'accroissement régulier de la phytomasse totale chez BP, au cours de l'année 1977, qui s'oppose à l'évolution "en dents de scie" de la phytomasse totale de BR.

Il semble bien que, dans les deux cas, la mise en défens induise une augmentation sensible de la phytomasse totale sur pied, d'une façon spectaculaire en station P, moins évidente en station R ; cet accroissement est imputable surtout à l'accroissement de phytomasse sèche sur pied. Seul BP peut prétendre avoir une phytomasse verte présente au début du printemps 1978, supérieure à celle qui existait au début du printemps en 1977.

Il n'est peut-être pas inutile d'observer ce qui se passe sur l'ensemble de la station (figure 27) : les variations relatives de phyto-

masse totale sont assez voisines dans les deux cas, bien qu'en station P, un avantage très net soit acquis au cours de l'été 1977, par conservation de la masse élaborée. Cet avantage semble devoir s'accroître si l'on en croit l'allure des courbes au début de l'été 1978. Par contre, les diminutions relatives de phytomasse au cours de l'hiver sont du même ordre dans les deux stations. Chaque maximum de production en station R est suivi d'une diminution presque équivalente à l'augmentation précédente. Ces diminutions sont moins sensibles en station P.

Ces différences stationnelles expriment, plus ou moins, les différences observables au niveau des espèces dominantes.

Voyons dans quelle mesure les mêmes observations restent vraies pour les autres espèces graminéennes.

413.2 - Les autres espèces

Les phytomasses totales de DG (R et P) et de BE (R et P), durant les deux années, ont été portées, en fonction du temps, sur la figure 28 (a et b).

On peut noter aussitôt que les comportements de DG en station R et en station P sont beaucoup plus semblables - hormis le pic très important de DG.P au printemps 1977 - que ceux de BE.R et BE.P.

Pour DG (figure 28a), le niveau atteint en été 1978 est égal ou inférieur à celui existant au début de l'expérience. La croissance automnale est aussi importante dans les deux cas que la croissance vernale, et seul un décalage de près de 3 semaines différencie DG dans les deux stations, au cours du printemps 1978. On peut aussi remarquer que les valeurs atteintes en 1977 et 1978 sont très voisines pour DG.P.

La prédation exercée sur DG, très forte avant mise en défens, par le mouton, est restée importante par la suite, surtout en station P, ce qui contribue à expliquer la chute brutale de phytomasse au début de l'été 1978. Cette prédation, par d'autres phytophages, a été peu remarquée en station R, où la chute régulière de la phytomasse peut être attribuée à la seule sécheresse.

Le faible nombre d'échantillons (cf. § 41.1) peut être à la base d'une importante surestimation des variations relatives de la phytomasse de BE.R (figure 28b). Celui-ci accuse cependant des variations à des époques où BE.P fait preuve d'une grande stabilité (été 1977 en particulier). L' "explosion" de BE.R au printemps 1978 semble être un phénomène réel, concordant avec d'autres observations (cf. § 4.2).

Les variations observées pour BE.P sont à rapprocher de celles observées pour BP, excepté qu'il existe une nette diminution hivernale de la phytomasse totale de la première espèce, non remarquée chez la seconde. Il s'ensuit une augmentation relative de la phytomasse totale de BE.P faible, par rapport à celle constatée pour BP.

41.4 - Conclusions

A la seule analyse de l'évolution des phytomasses vertes et totales de plusieurs espèces graminéennes, on peut conclure à une relative stabilité interannuelle de la production en station P, jointe à une homogénéisation des comportements à cet égard, qui ne semble pas être de rigueur en station R, où les comportements de chacune des espèces sont distincts et la production plus sensible aux conditions climatiques de l'année.

Les variations observées pour les espèces dominantes sont généralement plus faibles que celles observées pour les autres espèces, et l'accroissement de la phytomasse totale plus important. Les comportements de ces espèces dominantes sont corrélativement plus proches de ceux que l'on peut observer pour les communautés dans lesquelles elles dominent.

S'il est naturel que l'impact des variations de phytomasse d'espèces contribuant pour environ 50 % à la phytomasse totale des communautés, soit important, l'analyse plus précise de ces comportements comparés espèce dominante - communauté (cf. Chapitre 6) nuance cette corrélation, en particulier entre BP et la station P.

4.2 - La production nette : quelques paramètres

42.1 - Les espèces dominantes

BR et BP sont morphologiquement différents (cf. § 11.2) : il est raisonnable d'attendre que chacune des deux espèces procède de façon différente pour l'élaboration de matière verte. Il est très surprenant de constater (figure 29) que les indices foliaires ("Leaf Area Index", L.A.I.) sont peu différents pour les deux espèces, de même qu'étaient assez voisins les rapports des phytomasses vertes aux phytomasses sèches.

En effet, l'indice foliaire varie de 0,93 à 2,00 pour BR, et de 1,25 à 2,55 pour BP. Les évolutions relatives sont similaires, bien que les pentes soient plus marquées chez BR, et les valeurs maximales sont atteintes toutes deux fin juin 1977 (les mesures de surface foliaire n'ont été faites qu'en 1977, et l'utilisation des points-quadrats par la suite s'est avérée trop hasardeuse). La grande différence réside dans les derniers points des courbes de L.A.I. : cet indice décroît, chez BR, jusqu'à une valeur inférieure à celle de départ, alors qu'il reste constant et supérieur à la valeur de départ chez BP.

L'indice foliaire peut augmenter de deux façons qui ne s'excluent pas : accroissement du nombre de feuilles (relevant de l'initiation foliaire, donc d'un phénomène de développement), et accroissement de la taille des feuilles (phénomène de croissance).

Il apparaît sur la figure 29 que la surface moyenne des feuilles de BR varie considérablement au cours du printemps (plus de 100 %), alors qu'à peine 25 % de variation sont observables pour les feuilles de BP (soit de 0,30 à 0,62 cm² chez BR, de 2,54 à 3,17 cm² chez BP). On retrouve, une fois encore, les traits des comportements spécifiques déjà rencontrés : grande amplitude des variations chez BR, relative stabilité chez BP.

Au vu de ces courbes de surface foliaire, il serait tentant de conclure que, pour accroître le L.A.I., BR procède par "croissance foliaire" et BP par "initiation foliaire". Le recours à l'analyse démographique (§ 4.4) permettra de lever ce paradoxe.

Les autres courbes de la figure 29 permettent de comparer l'efficacité de la production des deux espèces. La phytomasse verte varie peu au cours du printemps 1977 pour BR, et les valeurs estivales sont largement inférieures aux valeurs initiales (avril). Au contraire, chez BP, la courbe de phytomasse verte est presque parallèle à celle de l'indice foliaire, et les valeurs estivales supérieures aux valeurs initiales.

Enfin, les courbes de phytomasse totale indiquent une accumulation de matière ("standing crop") pour BP, qui n'a pas son équivalent chez BR.

42.2 - Les autres espèces

L'indice foliaire n'a que peu de signification pour des espèces ayant un recouvrement faible, comme c'est le cas pour DG et BE en station R, et DG en station P.

Parmi les paramètres liés à la production, la surface moyenne verte des feuilles et la surface foliaire moyenne par talle semblent assez discriminants pour notre projet (figures 30 et 31).

Les comparaisons des surfaces moyennes vertes des feuilles de DG dans les deux stations et pour les deux printemps d'observations (figure 30a) sont significatives à cet égard.

En effet, en 1977, DG dans les deux stations présente des courbes très semblables ; DG.P paraît même légèrement plus précoce que DG.R. Le printemps 1978 montre des grandes différences, probablement liées aux faibles précipitations de la fin du printemps 1978 (cf. Chapitre 1). La surface maximum est atteinte très tôt - début mai - pour DG.R, plus tard - fin juin - pour DG.P. Dans les deux cas, les chiffres de 1978 sont inférieurs à ceux de 1977.

On retrouve ici un fait signalé lors de l'étude du potentiel hydrique foliaire, à savoir un décalage important des comportements au cours de la deuxième année, dans les deux stations. Ce décalage peut être imputable à deux séries de facteurs : la première liée aux différences climatiques existant entre les deux années, différences mettant en évidence les particularités du substrat de chacune des stations, la

deuxième liée aux changements importants de structure intervenus en station P (en particulier à cause de l'accumulation de phytomasse verte ou sèche de l'espèce dominante), changements peu sensibles en station R. Les deux phénomènes, concomitants, ne s'excluent évidemment pas.

Ces remarques valent aussi, à moindre titre, pour BE : en 1977, BE.R a des feuilles de dimensions supérieures à celles de BE.P (et même de BP) et une courbe (figure 30b) beaucoup plus régulière que celle des espèces de la station P. L'été 1977 voit s'amorcer des différences importantes entre les espèces. Au printemps 1978 enfin, les différences de comportement sont nettes : les augmentations vernales sont identiques pour BE.R et BE.P, mais près d'un mois de décalage existe entre les dates des maximum.

On note aussi la spectaculaire et régulière augmentation des dimensions des feuilles de BP, la deuxième année. Remarquable également la différence entre les courbes obtenues pour BE.R en 1977 et 1978, sans doute reflet de durées de "saison favorable" différentes les deux années en station R.

La surface verte moyenne, pour discriminante qu'elle soit, entre les espèces, n'exprime cependant qu'une moyenne entre des feuilles d'âge et de taille différents.

L'analyse pourrait se faire par classes d'âge, et en fonction de la date de naissance des feuilles. On a préféré, dans un premier temps, observer plus synthétiquement l'évolution des surfaces foliaires moyennes par talle, passant ainsi à une unité d'organisation supérieure (figure 31).

En ce qui concerne DG (figure 31a), peu de différences sont notées entre ces courbes et les précédentes (figure 30a) : cela signifie que le nombre de feuilles par talle varie peu, et dans le même sens que les dimensions des feuilles. Tout au plus peut-on remarquer que DG.R maintient une surface foliaire par talle importante pendant peu de temps en 1977 par rapport à 1978, et que le maximum atteint par DG.P semble se situer avant fin avril, en 1977, donc très tôt dans la saison.

On remarque le même phénomène pour les autres espèces de la station P (figure 31b), qui indiquerait une diminution de la surface utile par talle depuis la mise en défens ...

L'allure des courbes obtenues pour BE.R (figure 31b) est également identique, les deux années, à celle relevée figure 30. En ce qui concerne BE.P, on observe une chute plus brutale de la surface par talle que de la surface "par feuille", en juin 1977 (de même que pour BP).

Le phénomène marquant réside dans la différence entre les courbes obtenues pour BP : si la taille des feuilles (figure 30b) de BP n'est pas comparable, en 1978, à celle des autres espèces, la surface par talle de BP est peu différente. Cela implique une régulation au niveau du nombre de feuilles par talle, qui n'a pas été mise en évidence jusqu'ici pour les autres espèces. En effet, pour ces dernières, il y a presque proportionnalité entre l'augmentation des dimensions des feuilles et l'augmentation de la surface par talle, ce qui n'est pas le cas chez BP : la très forte augmentation des dimensions des feuilles n'est pas suivie par une augmentation correspondante de la surface foliaire par talle. Ces points seront précisés par les paragraphes suivants, ayant trait à l'analyse par population d'organes.

Un point intéressant à noter dès à présent : le décalage des courbes de BE.P et BP en 1978 (figure 31b). Les deux courbes sont bimodales - contrairement à la courbe obtenue pour BE.R, qui est unimodale - mais un écart de près de 15 jours existe entre les temps forts de l'activité des deux espèces. Ce décalage phénologique peut être une des conditions permettant aux deux espèces de co-dominer en station P.

42.3 - Conclusions

Les rapports entre surface foliaire et production sont en général utilisés pour définir l'efficacité des espèces. Ces rapports n'ont pu être nettement mis en évidence, lors de l'importante campagne de terrain de 1977, que pour les espèces dominantes. Ils semblent donner un net avantage à BP par rapport à BR : pour des indices foliaires comparables, la première espèce a une production nette plus importante que la seconde.

DG tend à accroître les différences de comportement d'une station à l'autre, en 1978. Cependant, ces différences ont surtout trait à la phénologie de l'espèce, les valeurs atteintes dans les deux stations restant très voisines.

BE, au contraire, paraît plus efficace en station R qu'en station P : la période favorable à sa croissance est plus courte, mais plus productrice, en station R. En station P, BE semble atteindre un maximum de production - et de surface foliaire - à peu près en même temps qu'en station R, mais maintient ces valeurs, légèrement inférieures à celles de BE.R, pendant plus de temps. La compétition avec BP doit être décisive, et déterminer les niveaux et les dates optimales de production.

Afin d'aller plus loin dans ces comparaisons, il est nécessaire de préciser les modalités de cette production de matière. Le paragraphe suivant s'attachera tout d'abord à établir des correspondances entre les données obtenues, d'une part par "point-quadrat", d'autre part par "comptage de feuilles".

4.3 - Comparaison de deux méthodes d'estimation de la phytomasse

Ce ne sont pas seulement des différences de précision qu'il faut attendre des comparaisons entre les données relevées à l'échelle stationnelle (ou "population"), par lecture de points-quadrats, et à l'échelle "individu" par comptage des feuilles : le tallage, et surtout les germinations, interviennent dans le premier cas et non dans le second.

Dans la mesure du possible - c'est-à-dire pour Bromus erectus et Dactylis glomerata - le tallage a été suivi. Mais en aucun cas le comptage du nombre d'individus présents par unités de surface, aux différentes périodes de l'année, n'a été effectué, pour les raisons exposées au § 23.2.

43.1 - L'effectif des populations de feuilles

Le nombre de feuilles présentes à différentes époques de l'année - étudié à partir du début septembre 1977 - ne constitue qu'une approximation de la phytomasse verte, d'autant plus que la taille des feuilles varie parfois considérablement (cf. § 4.2). Telle quelle, l'évolution ainsi obtenue apporte néanmoins une information complémentaire utile (figure 32).

B1

En tout premier lieu, il convient de remarquer une fois de plus les très grandes amplitudes des variations obtenues en station R, par rapport à celles obtenues en station P. De nouveau, les différences entre stations sont plus importantes que les différences entre espèces d'une même station. De plus, ce dernier caractère milite encore en faveur d'une relative stabilité en station P, contre un comportement beaucoup moins "prudent" en station R.

On remarque la similitude des comportements des espèces de la station R, au printemps 1978, mais non à l'automne 1977. Au contraire, en station P, les espèces (BE et BP seulement, DG.P n'ayant fait l'objet d'un comptage foliaire qu'à partir de mars 1978) ont une production nette identique dans sa nullité à l'automne, mais des productions différentes au printemps.

On peut encore enregistrer une production nette positive - en nombre de feuilles - en hiver pour BE.P, BE.R et DG.R, contre une production nulle (BP) ou même négative (BR) pour les espèces dominantes. DG.R, surtout, semble avoir une production presque continue en hiver, qui lui donne un net avantage théorique au printemps. Avantage ne durant pas, puisque dès la floraison (fin mai), la sécheresse a très rapidement raison de l'ensemble de la population.

Notons enfin la remarquable stabilité de BP, qui conserve un nombre constant de feuilles (écart maximum 20 %) de début septembre à fin juin, et ne voit l'effectif de sa population de feuilles décroître que lentement au cours des mois d'été. La production vernale de feuilles de BE, en station P, en fait la seule espèce se retrouvant fin août 1978 avec un effectif supérieur (légèrement : 10 %) à l'effectif initial.

43.2 - Confrontation des résultats

A partir des données recueillies par échantillonnage des feuilles au niveau de l'individu et par estimation indirecte (points-quadrats) au niveau de l'ensemble de la population, deux courbes retraçant l'évolution annuelle de la phytomasse verte ont été établies pour chacune des espèces (figure 33).

L'impression générale est que la concordance n'est pas mauvaise : les variations relatives sont généralement du même ordre. Aucun critère mathématique ne viendra confirmer - ou infirmer - cette impression. Les dates de mesure ne sont pas toujours les mêmes pour les deux méthodes, et les précisions sans communes mesures. Néanmoins, c'est au vu de cette bonne concordance générale que l'analyse suivante sera faite : il n'y a pas de raisons, inhérentes aux méthodes de mesure, selon lesquelles il y aurait concordance dans près de 80 % des résultats et très grande discordance pour le reste, l'observateur étant le même tout au long de la période de mesure. On s'autorisera donc ici à interpréter les divergences entre les courbes en fonction de phénomènes biologiques.

Ces divergences sont particulièrement nettes en ce qui concerne la période automnale pour DG et BE, en station R : on constate une très importante augmentation de la phytomasse verte à l'échelle stationnelle, faiblement ressentie au niveau des échantillons retenus début septembre. Les courbes de tallage net, représentées pour ces espèces sur la figure 34, indiquent que celui-ci ne contribue que faiblement à expliquer cet écart automnal ; de fait, le tallage n'est qu'un phénomène secondaire, lorsqu'on s'intéresse globalement à l'ensemble des feuilles présentes à un instant donné.

C'est donc le seul phénomène non pris en compte durant le comptage foliaire, c'est-à-dire la germination de nouveaux individus, qui peut expliquer cette discordance importante. Les variations de surface foliaire, pour importantes qu'elles soient (cf. figure 30), ne suffisent pas à expliquer de telles variations ; de plus, l'augmentation de la surface foliaire a surtout lieu au printemps, l'automne voyant généralement la production de petites feuilles. Rien de très étonnant dans cette caractéristique de graminées comme Dactylis glomerata et Bromus erectus. Ce qui peut frapper, c'est que les germinations ne paraissent pas jouer un grand rôle, pour les mêmes espèces (au moins pour BE), dans la station P. Ici, de même que pour les espèces dominantes, la superposition des courbes est très satisfaisante durant l'automne.

La phytomasse de toutes les espèces subit une baisse assez forte durant l'hiver, d'après les données "point-quadrat". Il en va de même pour l'effectif des feuilles, pour les espèces dominantes et pour

BE.P. BE.R accroît très faiblement cet effectif, DG.R assez nettement, par paliers (l'un fin décembre, l'autre fin février) : cette baisse de phytomasse, sans diminution correspondante du nombre de feuilles, doit encore être attribuée à une mortalité d'individus, qui aurait pourtant dû être remarquée, parmi les échantillons marqués fin septembre. Il est peu vraisemblable que seuls les individus ayant germé durant l'automne aient subi cette mortalité (là encore, l'observation du nombre de talles ne parvient pas à expliquer le phénomène - figure 34).

Le printemps est marqué, en général, par un accroissement du nombre de feuilles, plus précoce que l'augmentation de phytomasse : le début du printemps est marqué par la formation de feuilles, très petites comparées aux précédentes et aux suivantes, ce qui peut expliquer ce décalage plus ou moins important suivant les espèces.

Seul BP réagit différemment à cet égard : on note une augmentation de phytomasse verte vernale - plus tardive que pour les autres espèces - alors même qu'il n'y a apparemment pas de variation du nombre de feuilles sur les échantillons suivis. Pour en déduire que la croissance foliaire est plus importante, chez cette espèce, que l'initiation foliaire, il nous faudra aller plus avant dans l'étude des modalités de la production, en étudiant la croissance foliaire.

Auparavant, quelques remarques supplémentaires s'imposent, quant au tallage net (figure 34). DG.P n'a pu être réellement suivi qu'à partir du printemps 1978. Il apparaît néanmoins que les espèces de la station P ont, une fois de plus, des variations plus faibles que celles de la station R (en ce qui concerne BR, on a choisi de représenter l'évolution du nombre de rameaux, qui constituent l'unité d'organisation immédiatement au-dessus des feuilles, de même que la talle pour les autres espèces).

DG.R est l'espèce qui talle le plus, le plus tôt à l'automne et assez régulièrement durant tout l'hiver. BE, dans les deux stations, ne talle que très tardivement à l'automne (mi-novembre, m voisin de 0°C) et très peu en hiver.

Le printemps biologique commence en fait mi-février, en 1978, par un tallage important pour toutes les espèces. Puis, une grande stabilité du nombre de talles est de rigueur durant le printemps, faiblement perturbée par la floraison - en particulier, chez DG.R et BE.P.

La sécheresse est, encore une fois, vite et durement ressentie en station R, beaucoup moins opérante en station P.

Notons que, pour BE.P, les variations relatives du nombre de talles sont très importantes par rapport à celles du nombre de feuilles; ce fait compense le peu de germinations observées en station P.

BR pulvérise sa production en un nombre très élevé de rameaux durant l'automne : chaque feuille nouvelle est pratiquement l'origine d'une ramification supplémentaire. L'aspect du BR est alors très différent de son aspect printanier : dans le premier cas, une multitude de feuilles, petites, insérées sur des rameaux de 2 à 5 feuilles, formant par leur intrication une "mini-voûte" ; dans le second, des feuilles de dimensions plus importantes - le double des premières, au moins - sur des rameaux isolés. Ajoutons qu'un grand nombre de germinations de printemps (ou nouveaux talles ?) produisent des individus non ramifiés, à grandes feuilles, et futurs porteurs de tiges florifères. Cet éclatement des unités "permet" au BR une "gestion" très souple et, malgré la sécheresse sévère de l'été 1978, l'autorise à conserver un nombre de rameaux identique à celui de départ, presque exactement un an plus tôt.

43.3 - Conclusions

La confrontation des deux méthodes d'analyse à deux niveaux de perception différents est encourageante, dans la mesure où les variations relatives sont du même ordre, dans la plupart des cas. Cette confrontation permet, de plus, de préciser les points non pris en compte par l'une et l'autre des méthodes. En particulier, apparition de nouveaux individus et dimensions des feuilles peuvent s'insérer ici dans l'analyse des modalités de la production.

La comparaison des comportements des espèces à cet égard permet de formuler des hypothèses sur les stratégies de chacune dans les deux stations : si l'on retrouve toujours les grandes caractéristiques stationnelles (amplitude des variations, volume de la production ...), on perçoit cependant des différences de comportement à l'intérieur de chaque station : retenons en particulier, les importantes productions automnales et hivernales de DG, automnales surtout de BE, qui s'opposent à celle de BR, en station R. Les premières espèces semblent procéder plus par

germination que par tallage à l'automne, au contraire de BR, chez qui le renouvellement et l'accroissement du nombre d'individus se font surtout au printemps ; en station P, le décalage phénologique signalé entre BP et les autres espèces est ici une nouvelle fois sensible. Ces différences ont surtout trait à l'époque d'apparition et à la quantité de feuilles apparaissant (et disparaissant).

En effet, les résultats présentés jusqu'ici se rapprochent des analyses classiques, utilisant l'indice foliaire - ici, surface foliaire par unité d'échantillonnage - et la production nette, dérivée d'observations indirectes. Mais la différence ne peut être établie entre une plante qui produit des feuilles vivant longtemps, et une autre, ayant un taux plus élevé de production de feuilles, mais des pertes continues par mortalité (BAZZAZ & HARPER, 1977).

4.4 - La production brute : utilisation des taux de naissance et de mortalité foliaires

Le fait de considérer l'ensemble des feuilles d'une espèce comme une population, dont l'effectif à un instant donné est le résultat des naissances et des morts, autorise l'emploi de taux démographiques, dont l'évolution saisonnière nous servira ici à différencier les comportements des graminées étudiées.

Les résultats seront présentés sous deux formes.

Tout d'abord sous forme de courbes retraçant l'évolution des taux journaliers*, tels qu'ils ont été calculés à chaque période de mesure, de mars à fin août 1978 (figures 35 à 40). Seront comparés, non seulement les taux d'apparition et de disparition des feuilles, mais aussi les taux de croissance et de sénescence foliaires.

Sur les figures suivantes (figures 41 à 44), les taux de natalité et mortalité foliaires ont été représentés sous forme d'histogrammes, la superficie de l'histogramme étant proportionnelle à la production ou à la mort de feuilles. Cela a paru être une méthode de visualisation pratique et bien adaptée aux analyses ultérieures (Chapitre 5).

* Tous les taux dont il sera question par la suite seront exprimés en "unité pour mille unités initiales" : feuille, pour naissance et mortalité foliaires, centimètre, pour croissance et sénescence foliaires.

44.1 - Les taux de démographie foliaire

441.1 - L'initiation foliaire

Encore une fois, il nous faudra considérer les résultats sous deux aspects : comparaisons entre espèces homologues des deux stations, et comparaisons inter-stationnelles.

Les espèces de la station R sont plus précoces, généralement, que celles de la station P : les taux d'apparition de feuilles (figure 35a-b-c) sont maximum, début mars pour les premières, et ne cessent de décroître, plus ou moins régulièrement, jusqu'à être nuls mi-juillet. Le décalage des comportements à cet égard entre espèces homologues des deux stations, s'accroît du DG au BE, puis à BR et BP.

En effet, les courbes obtenues pour DG.R et DG.P sont globalement peu différentes, malgré des variations de détail : maximum au début du printemps (15 jours plus tardif pour DG.P), puis chute, très régulière pour DG.R, plus mouvementée pour DG.P (rappelons ici l'importante prédation animale exercée aux dépens de DG en station P, gênant considérablement les observations).

Le début du printemps (mars et avril) est très différent pour BE dans les deux stations, de même que pour BR et BP. Les baisses ultérieures des taux d'initiation foliaire sont du même ordre dans les deux stations.

Notons dès à présent la chute soudaine des taux de production, plus ou moins marquée suivant les espèces et les phénomènes observés, durant le mois d'avril : les températures brusquement basses (à m voisin de 0°C) durant deux semaines en sont responsables (cf. figure 44).

A l'intérieur de la station R, les espèces ont un comportement très homogène (figure 36) : les taux varient presque uniformément de près de 30 % début mars, à 0 % début juillet.

Au contraire en station P, un mois de décalage sépare les maximum de production foliaire de chacune des espèces : DG mi-mars, BE mi-avril et BP mi-mai. Cet étalement de la production brute en station P, paraît être la condition d'une coexistence de ces espèces à l'intérieur d'une même communauté.

441.2 - La mortalité foliaire

Les facteurs déterminant la mort des feuilles sont distincts de ceux favorisant leur naissance, et ont fait l'objet de nombreuses discussions (cf. BAZZAZ & HARPER, 1977).

Il est remarquable que les comportements soient ici beaucoup plus voisins entre espèces homologues (figure 37a-b-c). A part des différences appréciables dans les taux de mortalité de DG.R et DG.P (probablement dues à la prédation du DG.P), seules des variations de détail séparent BE.R et BE.P d'une part, BR et BP d'autre part, durant la plus grande partie du printemps. Cependant, les tendances finales sont inverses : diminution nette de la mortalité en station P, fin juillet, et augmentation en station R.

De même, à l'intérieur d'une même station, les variations sont similaires (figure 38, a et b) : seul DG, dans les deux stations, a un comportement nettement différent de celui des autres espèces, à partir de fin mai, son taux de mortalité foliaire augmentant considérablement.

441.3 - La résultante : le taux démographique foliaire net

L'examen des courbes des taux nets résultants de la natalité et de la mortalité foliaires (figures 39 et 40) met en évidence l'insuffisance des analyses de la production nette. En effet, ces courbes sont remarquablement semblables, particulièrement en ce qui concerne les comparaisons pour BE d'une part, et Brachypodium sp., d'autre part (figures 39, b et c).

Or, les naissances de feuilles surviennent à des moments différents, avec des taux d'apparition différents. En fait, si, globalement, les comportements sont identiques, des distinctions qui ont leur importance s'imposent.

Tout d'abord, on retrouve bien la "supériorité" des espèces de la station R, au début du printemps : les taux sont plus élevés (respectivement 18 ‰ , 27 ‰ et 19 ‰ pour DG, BE et BR en station R ; 15 ‰ ,

9 % et 0 pour DG, BE et BP en station P), au début du mois de mars. Au contraire, le léger avantage au profit des espèces de la station P durant la période suivante, devient très net au cours de la sécheresse croissante, à partir de début juin. Remarquons que, pour l'ensemble des espèces, les taux nets sont négatifs dès la fin du mois de mai.

On retrouve donc, une fois de plus, cette caractéristique de "prudence" des espèces de la station P, gardant des taux médiocres mais continus durant toute la période végétative, qui s'oppose à l'attitude extrémiste des espèces de la station R : très précoces et productrices en période favorable, rapidement et intensément touchées par l'arrivée d'une période défavorable.

DG, en station P, a un comportement se rapprochant plus, chaque fois, de celui des espèces de la station R, que de BE.P et BP, ce qui peut contribuer à expliquer la faiblesse de sa position dans cette station.

L'analyse détaillée de la production foliaire n'a concerné jusqu'ici que le printemps 1978, de manière à pouvoir être mise en rapport avec les phénomènes de croissance foliaire, observés durant cette seule période, et commentés au paragraphe suivant. Les résultats concernant l'ensemble de l'année de mesure seront repris au § 4.5.

44.2 - La croissance foliaire

De même que les taux de naissance et de mort des feuilles avaient été exprimés en % de la population initiale, de même les taux d'élongation des feuilles sont exprimés en % de la longueur initiale (figure 41, a et b).

Rappelons que la croissance des feuilles de BR n'a pas été suivie, en raison de la petitesse et du grand nombre des feuilles de cette espèce.

442.1 - Croissance foliaire

La croissance foliaire est un phénomène plus régulier que l'i-nitiation foliaire, et le comportement de toutes les espèces est très voisin, excepté celui de BP.

Trois courbes, presque exactement parallèles, traduisent la similitude des rythmes de croissance de DG.R et DG.P et de BE.R (figure 41a) : taux maximum début mars, chute provoquée par les basses températures du mois d'avril, second maximum début mai, puis chute régulière jusqu'à une croissance nulle.

BE.P a un comportement distinct durant le début du printemps, mais la diminution ultérieure du taux d'élongation est tout à fait conforme à celle des espèces précédentes.

Seul BP se singularise nettement, avec une courbe du même type que celle obtenue pour BE.P, mais décalée de trois semaines.

Les taux de croissance obtenus pour DG, dans les deux stations, sont inférieurs à ceux obtenus pour BE. Cette dernière espèce a même un taux d'élongation maximum supérieur à celui de BP, aussi bien en station R qu'en station P.

442.2 - Sénescence foliaire

La proportion de longueur (ou surface) foliaire, séchant entre deux périodes de mesure, par rapport à la longueur (ou surface) totale initiale mesurée sur tous les échantillons, a été reportée pour toutes les espèces sur la figure 41b. Les faits sont beaucoup moins clairs ici que précédemment : chaque espèce semble avoir un rythme propre, à cet égard.

On peut cependant remarquer une certaine similitude des comportements à partir de mi-mai : augmentation des taux - donc augmentation de surface séchée - début juin, puis remontée fin juin pour toutes les espèces, sauf DG.R, qui ne se "relève" pas de la chute précédente.

Inattendue est l'augmentation suivante, début juillet, suivie d'un ralentissement ultérieur général de la sénescence : en effet, ces réactions sont en opposition avec les variations climatiques. Alors que la sécheresse, croissante jusqu'à fin juin, est marquée par une diminution du taux de sénescence, une pluie de 10 mm début juillet provoque une recrudescence des pertes ; qui plus est, la sécheresse reprenant de plus belle par la suite, le taux de sénescence décroît une nouvelle fois.

Ce phénomène nous paraît extrêmement intéressant : la non-proportionnalité entre une sécheresse croissante et la sénescence des feuilles, implique une régulation des pertes de la part des espèces, soit par interruption totale des activités végétatives (dormance ?), soit par contrôle très sévère des pertes en eau.

Ce point sera repris dans le chapitre suivant.

442.3 - Les taux résultants

Les taux nets de croissance foliaire reflètent ce qui a été vu précédemment : faible production nette pour DG (taux de 0 à 10 ‰), dont le taux est négatif dès la mi-mai, plus forte production pour les autres espèces (taux de 10 à 20 ‰), dont les taux deviennent négatifs début juin (BE.R) ou fin juin (BE.P et BP).

442.4 - Développement et croissance foliaires

L'introduction des mesures d'élongation foliaire, au printemps 1978, avait pour point de départ les observations antérieures, selon lesquelles l'effectif des populations de feuilles s'accroissait considérablement en station R, assez faiblement en station P : les espèces de la dernière station, produisant plus de phytomasse, relevaient-elles davantage de la croissance que du développement foliaire ?

Les courbes comparées des deux phénomènes (figure 42) tentent de répondre à cette question. Remarquons au préalable que le taux de croissance intègre en partie le taux de développement, puisqu'une feuille apparaissant produit une longueur de feuille prise en compte dans les estimations de croissance moyenne.

Aussi, l'exaote superposition des courbes, telle qu'elle apparaît pour DG.R - et moins nettement DG.P - n'aurait rien d'étonnant si toutes les espèces présentaient le même type de réaction. Mais la superposition est de moins en moins évidente lorsque l'on passe à BE.R, puis à BE.P et BP : chez ces espèces, les taux d'élongation sont nettement supérieurs aux taux de naissance des feuilles, durant la période végétative la plus active.

De plus, si les phénomènes, bien que d'intensité différente, s'accordent à varier dans le même sens lors d'accidents climatiques chez DG.R, DG.P et BE.R (par exemple, durant le mois d'avril), ils paraissent relativement plus indépendants chez les autres espèces, BE.P et BP. Remarquons que, pour BP, l'initiation foliaire est plus sujette à des variations de détail que la croissance foliaire, remarquablement régulière : deux baisses des taux d'initiation foliaire marquent, le premier les faibles températures d'avril, le second l'initiation florale, début juin.

On remarque, pour toutes les espèces, la reprise de l'initiation foliaire due à une petite pluie (<10 mm), début juillet, après un mois sans précipitations.

Ces faits ont leur importance, dans la mesure où de nombreux chercheurs ont noté les différences de seuils de réaction entre les phénomènes de multiplication et de croissance cellulaires (BOYER, 1968 ; KOZLOWSKI, 1968) : la croissance serait beaucoup plus rapidement affectée que la multiplication, en particulier en cas de déficit hydrique. Des stratégies de production de phytomasse différentes dérivent naturellement de conditions hydriques stationnelles différentes.

Cependant, dans le cas présent, le comportement spécifique prévaut sur le comportement stationnel : DG, dans les deux stations, se démarque nettement des autres espèces. Par contre, le comportement de BE.P reste plus proche de celui de BP que de celui de BE.R.

442.5 - Croissance foliaire moyenne

Les taux de croissance examinés précédemment étaient rapportés à la surface productrice initiale. La figure 43 montre les variations absolues de la vitesse journalière moyenne d'accroissement des feuilles.

D'une manière générale, seules les feuilles de rangs 1 et 2, rarement 3, ont une croissance active. Dans un premier temps, la vitesse moyenne a été calculée en considérant l'ensemble des feuilles en croissance (figure 43a), ensuite n'ont été envisagées que les feuilles de rang 1, qui ont les plus grandes vitesses de croissance (figure 43b).

Dans le premier cas, les espèces ont un comportement différent : DG, dans les deux stations, ne dépasse pas 1,2 mm/j, BE atteint 1,6 mm/j dans les deux stations début mai, et BP 1,8 mm/j mi-mai.

Si l'on ne s'intéresse qu'aux feuilles de rang 1, ces vitesses de croissance augmentent considérablement : entre 2,5 et 3,0 mm/j pour DG et BE, et surtout jusqu'à près de 5,5 mm/j pour BP.

Par rapport aux chiffres précédents (figure 43a), on note un rapprochement des résultats concernant BE et DG, et un écart accru de BP. Si, pour une croissance moyenne identique des feuilles de rang 1, BE et DG présentent des vitesses de croissance différentes pour l'ensemble des feuilles, on peut conclure que BE répartit sa croissance entre des feuilles d'âge différent, plus que ne le fait DG, qui aurait donc tendance à privilégier les dernières feuilles apparues. De la même façon, la croissance des feuilles de BP semble être le fait presque exclusif des plus jeunes feuilles.

Ces politiques différentes de répartition des produits de la photosynthèse ne semblent pas affectées par un effet "stationnel". Seules des variations de détail séparent les espèces homologues des deux stations (soit BE.R et BE.P, DG.R et DG.P) : léger décalage des courbes obtenues pour DG.P et DG.R, ou "creux" très marqué, mi-mai, chez BE.P (ainsi que chez BP), faiblement chez BE.R.

On peut vérifier ces données sur la figure 44, montrant pour chaque espèce les vitesses de croissance des feuilles, selon leur rang (rang 0 ou i = initiale, rang 1, rang 2). On constate très clairement la grande importance de la croissance des feuilles âgées pour BE dans les deux stations, importance de plus en plus faible lorsqu'on passe à DG, puis à BP.

Les vitesses maximales de croissance, relevées pour chacune des espèces selon le rang des feuilles (tableau 7), confirment encore ce fait.

Nous remarquons, sur ce tableau, que les vitesses sont maximales en avril principalement pour DG, fin mai ou début juin pour BE et courant juin pour BP. Cette dernière espèce peut avoir, dans son

milieu, des vitesses maximales de croissance près de deux fois supérieures à celles des autres espèces (11,5 mm/j). DG.P, au contraire, possède les vitesses les plus faibles (5,4 mm/j).

	DG.P	DG.R	BE.R	BE.P	BP
rang 0	5,42 (05)	7,14 (04)	6,42 (06)	6,43 (06)	10,20 (06)
rang 1	3,81 (04)	3,07 (04)	5,27 (05)	4,93 (06)	11,50 (06)
rang 2	0,95 (04)	0,36 (04)	2,65 (06)	2,10 (06)	0,70 (06)

Tableau 7

Croissance maximale journalière selon le rang des feuilles (mm)

(les chiffres entre parenthèses indiquent les mois durant lesquels a lieu la croissance maximale)

Il semble donc que BP, et à moindre titre BE, bénéficient d'un avantage considérable, si l'on ne prend en compte que la croissance foliaire, sur d'autres espèces, moins aptes à valoriser les ressources de ce milieu.

442.6 - Masses surfaciques

Une seule série de données, établie en juillet 1977, est réellement exploitable pour évaluer les masses surfaciques des feuilles. Aussi n'utiliserons-nous ce paramètre que très prudemment. Il est cependant tentant, au vu des chiffres obtenus, de comparer les espèces : la masse surfacique des espèces dominantes (BP et BR) s'oppose à celle des autres espèces.

On obtient ainsi (tableau 8) des vitesses maximales de croissance, en poids, beaucoup plus discriminantes encore que ne l'étaient celles mentionnées à propos de la seule élongation foliaire.

	BP	BR	BE.P	BE.R	DG.P	DG.R
masse surfacique (mg/cm ²)	9,33	7,70	4,46	3,64	3,54	2,51
vitesse maximale de croissance (mg mat.séc./j/f)	1,28	-	0,27	0,27	0,18	0,13

Tableau 8

Masse surfacique et croissance maximale journalière pondérale des quatre graminées étudiées

L'extraordinaire supériorité de BP apparaît très nettement ici, de même que le handicap de DG sur les autres espèces.

Ces données traduisent des différences morphologiques, concernant en particulier la rigidité des tissus, qui contribuent à expliquer les différences de comportement des espèces du point de vue hydrique.

442.7 - Conclusions

La surface (ou longueur) verte effloace à un instant donné, est le produit du nombre de feuilles par la surface (ou longueur) moyenne d'une feuille.

Les espèces peuvent à tout instant modifier cette surface, ou au contraire la maintenir constante, en jouant sur les deux termes du produit. Sur chacun des termes, il est encore possible, soit de maintenir un niveau constant, soit de compenser les pertes par sénescence ou mort des feuilles en augmentant, dans un cas l'initiation foliaire, dans l'autre le taux de croissance.

Les moyens, choisis ou imposés par les contraintes environnementales, employés par chacune des espèces, constituent les bases comportementales des stratégies d'expansion, ou simplement de survivance, dans un milieu donné.

Ces moyens ont pu être analysés à deux niveaux de perception, permettant de distinguer les comportements dictés par le milieu, des comportements spécifiques. Au niveau stationnel, de nettes différences apparaissent, concernant surtout les taux de naissance foliaire :

- d'une manière générale, on observe des taux élevés, mais durant de courtes périodes, en station R, contre des taux plus faibles, mais plus continus, en station P ;
- les espèces de la station R sont plus précoces que celles de la station P ;
- on observe à cet égard une simultanéité des comportements en station R, beaucoup moins évidente en station P, où le décalage phénologique est de règle.

Les comportements spécifiques apparaissent prédominants, en ce qui concerne les autres fonctions étudiées : mortalité, croissance et généscence foliaires. On note en particulier les faibles taux de croissance de DG, dans les deux stations ; chez cette espèce, les phénomènes de croissance et de développement ont des taux voisins, et sont concomitants. Pour BE, en station R, l'initiation foliaire domine largement la croissance, en début de saison, puis les deux phénomènes sont simultanés, la croissance dominant alors l'initiation. Pour BE et BP, en station P, les deux phénomènes apparaissent constamment "indépendants", chronologiquement, la croissance dominant largement l'initiation.

Malgré la diversité des comportements relevée à l'analyse de chacun des termes mentionnés (initiation et croissance), il n'est pas inutile de remarquer (figure 45a) le peu de différence dans les niveaux résultants atteints par l'ensemble des espèces : la longueur maximum par taille (reprenant en partie les courbes exposées au § 4.2) est comprise entre 250 mm (DG.R) et 360 mm (BE.R). On note surtout la faiblesse relative du résultat atteint par BP (265 mm), inférieur à BE.P (300 mm).

Or, la dominance ou l'abondance de certaines espèces s'accordent relativement mal avec ces observations : bien que le "coût", la facilité, pour chacune des espèces pour arriver à ce résultat, soient différents, les chiffres de la figure 45a indiquent que d'autres explications à cette dominance sont à rechercher, à d'autres niveaux d'organi-

sation : en particulier, le nombre d'individus par unité de surface, est un paramètre dont l'importance a été soulignée, pour d'autres graminées, dans d'autres communautés herbacées, par MAXWELL (1977).

On ne peut, ici, qu'émettre des hypothèses à partir des analyses effectuées principalement au niveau des feuilles, et des résultats stationnels concernant la production nette : la dominance certaine de BP dans "sa" communauté trouve sans doute une partie de son explication à un niveau de perception intermédiaire, soit l'aptitude à l'occupation de l'espace dans le plan horizontal par un grand nombre d'individus. Cette aptitude, mentionnée par ABOU-ZAKHEM (1975), a été évoquée dans le chapitre 1, comme un avantage de BP sur les autres espèces (DG et BE), limitées par leur occupation en touffes individualisées.

Remarquons encore une fois le fait que BP ait son optimum de végétation, plus de 15 jours après celui des autres espèces (figure 45a). De même, DG.R amorce une diminution de sa surface foliaire dès le début du mois de mai, soit plus d'un mois avant les autres espèces (soit DG.P, BE.P et BE.R).

A titre indicatif, une sorte d' "euphorimètre", basé sur les deux facteurs climatiques principaux - température minimale et indice d'humidité (cf. Chapitre 3) - figure sous les courbes précédentes (figure 45b), et permet de comparer grossièrement les exigences des espèces. Ainsi, la chute amorcée par DG.R semble-t-elle être en relation très étroite avec la diminution de l'indice d'humidité (I). Les autres espèces paraissent établir un compromis entre une température élevée et une humidité encore suffisante pour assurer leurs productions. BP, enfin, semble relativement indifférent aux conditions hydriques défavorables (telles qu'elles ont été définies).

Avant d'analyser plus précisément les rapports entre l'utilisation de l'eau et la production (Chapitre 5), les résultats concernant les taux de production de feuilles, durant toute l'année de mesure (septembre 1977 à août 1978), seront présentés dans le paragraphe suivant.

4.5 - Histogrammes des taux de production de feuilles

Le volume de la production de feuilles durant une période donnée, est égal au taux journalier que multiplie la durée d'application de ce taux. Du fait que les pas de mesure sont irréguliers, et parfois sans correspondances avec les mesures de tension hydrique, il a paru nécessaire de contourner la difficulté, en traçant des histogrammes dont la surface est proportionnelle à la production de feuilles. Le même procédé a été appliqué aux résultats concernant la tension hydrique, selon la méthode exposée au chapitre suivant, de manière à mettre en relation les deux séries de données. Les résultats concernant la croissance foliaire comportent trop peu de points pour se prêter à une telle analyse, mais, plus fournis, se montreraient pareillement justifiables d'une telle méthode.

Tels quels, les histogrammes obtenus (figure 46, a et b) se prêtent à une analyse apportant des compléments d'information à notre projet de comparaison des comportements spécifiques et stationnels.

Naissances et morts des feuilles apparaissent symétriquement sur chacun des tracés, la production nette, résultat de la différence, étant représentée par les surfaces hachurées.

L'histogramme obtenu pour BR définit très clairement les saisons de végétation, à partir de l'observation des taux d'apparition de feuilles d'une part, des taux nets d'autre part.

C'est la plus ou moins grande symétrie entre naissances et morts, qui retiendra ici notre attention : le problème des causes de la mortalité foliaire et, corrélativement, de sa finalité dans la stratégie de l'espèce, est particulièrement mis en évidence sur ces histogrammes.

Analysons en détail l'histogramme obtenu pour BR (figure 46a) :

- septembre 1977, particulièrement sec, voit décroître les taux d'apparition et croître les taux de disparition des feuilles ;
- l'automne (octobre à mi-novembre) est marqué par une très grande production de feuilles et un faible taux de disparition de ces feuilles : il en résulte une production nette importante ;

- l'hiver, débutant par un important déficit net dû à une forte mortalité foliaire, voit ensuite une stabilité des deux phénomènes, qui s'équilibrent ;
- le printemps débute par une augmentation très forte des deux taux (le taux net étant cependant largement positif), et se continue par un équilibre stable, après diminution des deux taux ;
- la période sèche, commencée mi-juin, annule la production de feuilles, mais maintient, et même accroît légèrement la mortalité foliaire .

Selon la saison considérée, il y a, ou non, symétrie entre les taux de naissance et de mortalité foliaires ; il est attendu que la non-symétrie soit la règle, si l'on suppose que les états de facteurs défavorables à la production végétale (froid, déficit hydrique) provoquent la mortalité foliaire : c'est effectivement ce qui se passe, durant les périodes sèches, pour BR. Mais ce n'est plus vrai l'hiver, et l'on peut parler, sinon de dormance, du moins d'un ralentissement considérable de toutes les activités physiologiques.

La différence entre les comportements automnal et vernal est frappante : si l'automne répond bien à la règle de non-symétrie (soit augmentation des naissances, diminution des morts), il n'en va pas de même du printemps, durant lequel l'augmentation de production semble accroître la mortalité, et inversement.

La même analyse peut être faite pour les autres espèces, et fournir ainsi d'importantes informations, permettant de différencier les espèces et/ou les communautés :

- BE.R présente le même type de réaction que BR, mais il y a inversion entre automne et printemps : la symétrie entre les deux phénomènes est presque parfaite à l'automne, beaucoup moins au printemps ;
- BE.P et BP, en dehors des périodes estivales ou très froides (fin novembre), présentent une remarquable symétrie des phénomènes, impliquant une subordination constante de la mortalité à la production, qui a pour conséquence la stabilité relative de l'effectif de la population de feuilles mentionnée précédemment (§ 4.3) ;
- DG (figure 46b), dans les deux stations semble-t-il (bien que peu de résultats soient exploitables pour DG.P), offre un parfait exemple d'indépendance des deux phénomènes : il

9

est clair que les facteurs contrôlant apparition et disparition sont les mêmes, en ce qui concerne DG dans ces deux milieux.

Il faut remarquer, une fois encore, la faiblesse des taux de production de BP par rapport aux autres espèces. La dominance exercée par cette espèce, est sans commune mesure avec les taux d'initiation et même de croissance foliaires (bien qu'ayant des vitesses maximales potentielles de croissance élevées).

Ajoutons une pièce au dossier déjà chargé concernant les comparaisons menées, avec la figure 47, où sont reportées les espérances de vie des feuilles, suivant le mois de leur naissance.

Il est évident que l'extraordinaire longévité moyenne des feuilles de BP par rapport aux autres espèces (maximum supérieur de près de 50 %), est à l'origine de la persistance de la phytomasse sur pied, entrant pour une bonne part dans la stratégie d'occupation de l'espace vertical et horizontal de cette espèce.

Cette persistance autorise, de fait, un faible taux de renouvellement des feuilles, mais exige en retour un contrôle sévère des fonctions physiologiques.

C'est bien ce à quoi correspondent les données analysées, concernant le contrôle des pertes en eau par BP (Chapitre 3), et nous pourrions affiner encore ces hypothèses par l'étude des rapports entre l'utilisation de l'eau et la production (Chapitre 5).

Auparavant, nous tenterons d'analyser plus finement les relations "production - pertes" entre les naissances et les morts, pour chacune des espèces (figure 48, a-f).

Deux phénomènes sont à considérer dans chaque cas, qui proviennent de deux séries de points : la première tend à montrer une corrélation positive (plus ou moins, selon les espèces), soit augmentation des morts liée avec celle des naissances ; la seconde série concerne des points indiquant nettement une corrélation négative, soit augmentation de la mortalité avec diminution simultanée des naissances.

Cette distinction, valable pour les espèces de la station R, paraît moins justifiée en station P, pour laquelle les espèces ne pré-

sentent nettement qu'une série de points, indiquant une corrélation positive. Les quelques points obtenus pour DG.P, durant le printemps et l'été 1978, indiquent cependant une réaction contraire de la part de cette espèce.

Il est indispensable de garder à l'esprit cette subordination, plus ou moins importante suivant les espèces, de la mortalité à l'initiation foliaire. La surface verte autorisée pour chaque espèce, est fonction de l'approvisionnement en eau et de l'aptitude de l'espèce à contrôler l'utilisation de cette eau. Une des formes de ce contrôle réside dans la diminution de surface évaporante, par suppression de feuilles. L'analyse des relations "production - pertes" fournit ainsi un indice de la qualité du contrôle exercé par l'espèce (cf. Chapitre 5).

Les différentes réactions spécifiques tiennent en grande partie aux réactions saisonnières des espèces. Schématiquement, on peut synthétiser ces résultats en calculant le pourcentage de l'activité totale annuelle alloué à chacune des saisons, et concernant à la fois naissances et mortalités foliaires. Ce calcul est valable, dans la mesure où naissances et morts sont à peu près équilibrées sur l'année (1.09.77 - 31.08.78), sauf pour DG.R, dont l'ensemble de la population de feuilles a totalement disparu au 31.07.78, et pour DG.P, dont il ne reste que 20 % au 31.08.78.

Les résultats, qui apparaissent sur la figure 49, font ressortir les points développés auparavant, rappelés ci-dessous :

- importance de l'activité automnale en station R (histogramme des naissances en "U"), relative faiblesse en station P (histogramme en "J") ;
- importance des pertes estivales en station R (50 % pour DG, 30 % pour BE et BR), relative faiblesse en station P (20 % pour BE, 23 % pour BP) ;
- forts taux nets, positifs ou négatifs, en station R ; faibles taux en station P .

A l'intérieur d'une même station, on constate une très grande similitude des comportements de BE.P et BP, contre une individualisation spécifique plus importante en station R.

On peut encore souligner le comportement de DG.R, dont les taux nets sont positifs durant toute l'année, sauf en été, où ils deviennent négatifs.

Pour BR, on note au contraire une diminution des pertes en été, par rapport aux pertes printanières, alors qu'il y a égalité des pertes vernales et estivales pour BE.R.

Ces indications, schématisant le comportement des espèces, prendront leur importance dans l'analyse suivante des rapports de l'eau et de la production : selon les périodes de l'année, l'activité biologique varie pour une même espèce, et les phénomènes n'ont pas la même source d'explications.

CHAPITRE 5

POTENTIEL HYDRIQUE ET PRODUCTION :

conclusions sur le comportement des quatre graminées

5.1 - Déficit hydrique journalier51.1 - Définition

La difficulté d'utilisation des données ponctuelles obtenues lors des mesures de P_f (potentiel hydrique foliaire), à intervalles plus ou moins rapprochés, a conduit à utiliser un indice de déficit hydrique journalier pour la plante, en prenant exemple sur les travaux de HAAS & DODD (1972) et RITCHIE & HINCKLEY (1975), adapté aux possibilités de nos propres résultats.

Reprenons l'exemple théorique de deux courbes, réalisées sous conditions hydriques différentes, à deux périodes de l'année, donc à durées d'éclairement quotidien différentes (figure 50).

Si l'on considère que le potentiel hydrique est proportionnel aux pertes subies par transpiration (ce qui n'est que partiellement vrai -cf. figure 6-), on peut définir un déficit hydrique journalier, comme étant l'intégrale de la courbe journalière du potentiel, $\sum P_f$, diminuée de la surface du rectangle $P_{min} \cdot H$, H étant la durée du jour (en heures), soit les rectangles R_1 et S_1 de la figure 50. On obtient le déficit hydrique $DH = \sum P_f - (P_{min} \cdot H)$.

Si, au lieu de prendre l'intégrale de courbes, difficiles à obtenir à partir des mesures de terrain, on se contente de calculer la surface du rectangle $P_{max} \cdot H$, on introduit une surestimation relative, d'autant plus importante que P_{max} est petit, de par la forme des courbes déterminées en partie par les valeurs de P_{max} .

On surestime au contraire la valeur exacte $DH = \sum P_f - (P_{min} \cdot H)$, d'autant plus que P_{min} et H sont élevés. En effet, le rectangle $P_{min} \cdot H$

étant alors plus grand, on surestime d'autant le déficit hydrique, puisqu'on obtient la valeur $\underline{DH} + \underline{P_{min}} \cdot \underline{H}$.

Dans le cas présent, la surestimation des valeurs faibles n'est pas gênante, dans la mesure où notre projet est de montrer les différences de comportements des espèces lorsque $\underline{P_f}$ augmente : cette surestimation, au lieu d'accroître l'écart entre les résultats, le diminue. Si les phénomènes réagissent néanmoins dans le sens recherché, ils auraient, a fortiori, répondu à des écarts plus importants entre valeurs extrêmes.

Plus gênante pourrait être la surestimation introduite par les différences de surface entre $\underline{R_l}$ et $\underline{S_l}$ (figure 50) : elles ont tendance à accroître les différences entre valeurs extrêmes, ce qui peut fausser l'interprétation des résultats. Il serait possible de supprimer cette surestimation, en retranchant la surface du rectangle impliqué ($\underline{P_{min}} \cdot \underline{H}$), mais trop peu de mesures fiables de $\underline{P_{min}}$ sont utilisables valablement pour ce propos (en particulier pour DG et BE).

Cependant, du point de vue physiologique, cette surestimation est moins gênante qu'elle ne paraît : en effet, lorsque $\underline{P_{min}}$ est élevé, on a vu (cf. § 3.2) que les réactions de récupération hydrique sont plus lentes, et, en cas de déficit hydrique important, le rééquilibrage nocturne aléatoire. Qui plus est, le coût pour la plante de maintien d'un potentiel faible, par déficit hydrique croissant, auquel s'ajoute une transpiration cuticulaire de moins en moins négligeable (figure 6), perturbe les fonctions physiologiques - jusqu'à les arrêter - dans des proportions qui nous semblent justifier l'emploi de la méthode exposée, même compte-tenu de cette surestimation.

Reste le problème des délais entre chaque mesure : il est bien sûr illusoire de penser que les variations entre deux points successifs de mesure de $\underline{P_{max}}$ sont négligeables. On a pu voir (Chapitre 3) la vitesse de réaction du potentiel foliaire aux brusques variations climatiques. Néanmoins, ces brusques variations sont décelables par observation des données météorologiques, et il est possible de les intégrer, à la lumière des quelques résultats dont on dispose sur les réactions prévisibles du potentiel hydrique.

Les histogrammes utilisés, dont quelques exemples sont proposés (figure 52), sont en définitive construits comme suit (figure 51):

- soient - P_0 et P_1 les valeurs maximum du potentiel mesurées aux jours J_0 et J_1 ,
- D l'intervalle de temps séparant J_0 et J_1 (en jours),
- H_0 et H_1 le nombre d'heures séparant le lever et le coucher du soleil les jours J_0 et J_1

$$\text{on aura } \Sigma Pf = \left(\frac{P_0 + P_1}{2} \right) \times \left(\frac{H_0 + H_1}{2} \right)$$

qui représentera pour nous le déficit hydrique journalier moyen, durant la période de mesure D .

51.2 - Utilisation

Les tendances de chacune des espèces, de même que leurs résultats communs, sont respectés puisque les mêmes coefficients multiplient les valeurs du potentiel maximum obtenues le même jour pour chacune d'elles.

Par contre, la construction de ces histogrammes rend possible l'établissement de corrélations entre potentiel hydrique et production. Pour un intervalle de temps commun, il suffit de mettre en relation les surfaces obtenues, d'une part par les histogrammes du type précédent (figure 52), soit ΣPf , et d'autre part par ceux établis pour la production et la perte de feuilles (figure 46, a et b), soit ΣT et ΣS .

Les courbes résultantes présentées (figures 53 à 55) constituent, en partie, une synthèse des observations recueillies sur le comportement des graminées étudiées dans leur milieu.

5.2 - Déficit hydrique et production de feuilles

Le taux de naissance des feuilles augmente en même temps que le potentiel hydrique : ceci est une évidence, si l'on veut bien considérer que la période hivernale, à production faible ou nulle, coïncide avec les déficits hydriques foliaires les plus bas (compte-tenu de la

pondération par la durée d'éclairement). Ceci ne signifie pourtant pas qu'il y ait rapport de "causalité" entre les deux phénomènes, bien qu'il soit logique de considérer qu'une activité hivernale faible ou nulle va de pair avec un ralentissement considérable de toutes les fonctions physiologiques, y compris la transpiration.

Ce raisonnement a dicté le tracé de la partie gauche des courbes de la figure 53.

"It is tempting to interpret direct relationships as causative, when at best they may be only correlative" (RITCHIE & HINCKLEY, 1975) : c'est pourquoi nous ne tiendrons pas compte de la pente des "droites" ainsi obtenues pour chaque espèce, sauf pour remarquer que les niveaux de production maximum (par lesquels on a décidé de faire passer les courbes), non seulement différent suivant les espèces, mais occurent à des seuils de potentiel hydrique de plus en plus élevés, quand on passe de BR à BE.R, puis à DG.R, à DG.P (?), BE.P, enfin à BP. On note encore que le volume maximum de la production est plus élevé en station R (du point de vue naissance foliaire).

Ceci pose un problème quant aux stratégies des espèces : la précocité, de règle en station R, fait bénéficier les espèces de conditions hydriques globalement plus favorables qu'en station P ; la production, non limitée par un contrôle stomatique qui deviendrait nécessaire plus tard dans la saison, atteint des niveaux relativement plus importants pour ces espèces que pour celles de la station P, plus tardives.

La différence de substrats entre les stations n'intervient pas ici, puisque le potentiel intègre cette différence, et que les courbes ne préjugent pas de la période de mesure.

La partie droite des courbes exprime la diminution du taux de natalité foliaire, lorsque le déficit hydrique foliaire croît.

Le tracé de ces courbes est tout à fait justifié par les résultats rencontrés par ailleurs, concernant par exemple la croissance du coton (JORDAN, 1970), l'élongation foliaire du blé (BOYER, 1970), la photosynthèse d'espèces désertiques (ODENING & OECHEL, 1974), ou l'élongation et la photosynthèse de plusieurs espèces de Panicum (LUDLOW, 1975).

Les différences de comportements spécifiques apparaissent très nettement sur ces courbes, qui présentent cependant la même allure générale.

En effet, on note que DG, dans les deux stations, et BP arrêtent leur production beaucoup plus abruptement que les autres espèces (BE et BR). La baisse progressive des taux de naissance foliaire de ces dernières implique une continuation des activités physiologiques sous des déficits hydriques importants. C'est dire que, contrairement à BP et DG qui "évitent" la sécheresse, BE et BR la "tolèrent" ("avoidance" et "tolerance" des Anglo-Saxons, concepts développés in LARCHER, 1975).

Il est ici significatif que les espèces non-dominantes se retrouvant dans les deux communautés, aient des comportements intermédiaires, entre ceux des espèces dominantes.

L'examen des rapports entre le déficit hydrique des feuilles et les taux de mortalité foliaire permet d'approfondir ces distinctions.

5.3 - Déficit hydrique et mortalité foliaire

Les courbes de la figure 54 ont les mêmes fondements que celles de la figure 53.

Au vu de l'analyse des rapports entre natalité et mortalité foliaires (§ 4.5), deux parties ont été distinguées sur les courbes de mortalité, suivant que le taux de natalité est nettement positif ou voisin de zéro. Les résultats sont interprétés en supposant que, lorsque la production est positive, la mortalité foliaire dépend en premier lieu du taux de natalité, et que l'influence du déficit hydrique foliaire n'est effective sur la mortalité qu'une fois la production brute voisine de zéro. On a vu cependant (§ 4.5), que la première assertion n'avait pas la même signification pour chacune des espèces. Il est évident que les deux phénomènes peuvent être simultanés.

On retrouve cependant (figure 54) l'indépendance manifeste du taux de mortalité de DG.R vis-à-vis du taux de natalité : une relation presque linéaire s'établit au contraire avec le déficit hydrique foliaire.

A l'opposé se trouve BP, chez qui le taux de mortalité semble étroitement soumis aux valeurs du taux de natalité : la production s'arrête, les pertes cessent.

Les autres espèces ont un comportement intermédiaire entre ces deux extrêmes : l'arrêt de production provoque une diminution, plus ou moins sensible, de la mortalité foliaire, suivie d'une recrudescence des pertes. Ici cependant, notons que l'effet stationnel paraît plus important que les caractéristiques spécifiques : BE.R et BE.P réagissent différemment, ainsi que DG.R et DG.P.

Les résultats sont cependant peu clairs, les courbes ajustées à la main peuvent paraître arbitraires. LUDLOW (1975) obtient des courbes de mortalité foliaire exponentielles en fonction de l'augmentation du potentiel hydrique foliaire sur Panicum, durant un cycle continu de sécheresse, les valeurs du potentiel allant de 0 à -100 bars. Trop peu de points sont disponibles durant les périodes de déficit hydrique, pour risquer une comparaison avec ces résultats. Seul, BR manifeste clairement la tendance sus-mentionnée, mais seulement à partir du moment où la production cesse.

Par référence aux hypothèses précédentes, concernant la "résistance" à la sécheresse des quatre espèces, on peut ajouter les observations suivantes, étayées par la figure 55 :

- DG.R, cessant sa production relativement tôt, voit son taux de mortalité croître très vite avec l'augmentation du déficit hydrique foliaire : ceci traduit l'incapacité relative de DG à réguler ses pertes en eau en station R, et provoque l'élimination totale de la population de feuilles, dès la fin du mois de juillet 1978 ;
- DG.P montre les mêmes tendances, mais elles sont masquées par le fait que le substrat de la station P offre un stock d'eau beaucoup plus important, utilisable durant l'été ; DG.P bénéficie, de plus, de la protection due au microclimat créé par la structure très dense de la végétation dans ce milieu : aussi, la population peut-elle persister plus longtemps.

La sécheresse s'étant poursuivie jusqu'en novembre 1978, on a pu constater la disparition de toutes les feuilles de DG en station P.

- BE, dans les deux stations, voit son taux de mortalité diminuer sensiblement avec le ralentissement de la production, puis reprendre faiblement ensuite : la "tolérance" de BE vis-à-vis de la sécheresse ne vaut que jusqu'à un certain seuil, au-delà duquel cette espèce se "voit obligée" de réguler ses pertes en eau, par fermeture totale des stomates. La transpiration cuticulaire peut être responsable du faible taux de mortalité à ce moment-là.

Signalons que BE, au plus fort de la sécheresse, a des feuilles très enroulées sur elles-mêmes, rejoignant par là BP ;

- BR et BP, enfin, confirment les tendances mentionnées précédemment. La superposition presque exacte des courbes obtenues pour BP, s'oppose à celle, tout à fait imparfaite, de BR. Cette dernière espèce semble avoir le même type de fonctionnement que BE.

BP paraît être le type-même de l'espèce "évitant" la sécheresse, par arrêt complet précoce de ses activités physiologiques. La mortalité constatée par la suite, doit son explication à la transpiration cuticulaire, pourtant certainement très réduite chez BP, en raison de la diminution, par enroulement, de la surface exposée à l'évaporation.

5.4 - Conclusions : les stratégies des quatre graminées

En tenant compte à la fois des conclusions sur les caractères du comportement vis-à-vis des conditions hydriques (§ 3.4), des résultats exposés concernant la production (Chapitre 4), et des rapports entre ces deux fonctions, on peut tenter ici de synthétiser les "caractéristiques stratégiques" des graminées étudiées dans leur milieu.

D'une manière générale, il faut revenir sur le fait que les comportements "stationnels" prédominent sur les comportements "spécifiques" : les espèces étudiées étant toutes des graminées, l'homogénéité des comportements à l'intérieur d'une même station prévaut sur les différences décelables entre les comportements des espèces.

C'est donc en grande partie les caractéristiques stationnelles du comportement physiologique des graminées, qui ont été mises en évidence tout au long de l'étude, et que l'on peut résumer, d'une manière volontairement un peu "finaliste", en empruntant aux caractéristiques des espèces dominantes.

1°) En station R, les risques sont élevés, les réserves en eau faibles, le recouvrement de végétation insuffisant à créer un micro-climat protecteur.

Plutôt que de mettre l'accent sur un contrôle très sévère des pertes en eau, qui aurait pour conséquence, tant le déficit hydrique est fréquent, de limiter la production à de rares périodes, mal situées dans l'année (hiver), BR s'accommode de ce déficit en tolérant des potentiels hydriques élevés, sans (ou presque) faire intervenir de régulation stomatique, du moins pour une gamme de potentiels étendue, dépassant -30 bars. La densité de ses tissus (§ 442.6), prouvant l'existence d'une structure tissulaire rigide, lui permet de jouer sur les différentes composantes du potentiel hydrique foliaire, par exemple en maintenant une "osmorégulation" par augmentation du potentiel de turgescence, ce qui constitue un "avantage adaptatif à un environnement aride" (MAXWELL, 1977), tout en autorisant une production continue de matière durant des périodes défavorables. Ensuite de quoi, quelle que soit la capacité de BR à limiter les pertes en eau, les phénomènes physiques d'épuisement des ressources hydriques semblent trop rapides pour que suivent les phénomènes biologiques (HUMBERT, 1977), et une importante mortalité foliaire survient. Cette mortalité se répartit sur une multitude d'unités, ce qui permet un amortissement du phénomène, tant au niveau foliaire (étudié), qu'au niveau talles et individus (qu'il conviendrait de préciser par des études chiffrées). De même, chaque période favorable permet une régénération rapide de la population foliaire, la quantité de ressources allouée à chaque unité étant faible, du fait de leur petitesse.

Ces caractéristiques stratégiques rendent BR très dépendant des phénomènes climatiques, plus généralement physiques, et une période particulièrement défavorable provoque une telle diminution de la population, que "tout est à recommencer" par la suite, ce qui ne favorise pas un accroissement progressif de la population.

Aussi BR "doit"-il éviter les périodes défavorables : la précocité vernale, la rapidité du "démarrage" automnal, avec des taux de production élevés dès le début, sont les conditions d'une réussite, par accroissement de la productivité, de l'espèce dans ce milieu.

2°) En station P, les conditions hydriques sont plus favorables : le sol est profond, la position "en dépression" de la station fournit un apport supplémentaire d'eau, et le recouvrement de la végétation, s'il provoque une sur-consommation des ressources, induit en retour un microclimat réduisant la demande évaporatrice dans les strates inférieures.

BP, dans ce milieu, a "opté" pour la maintenance à tout prix : corps végétatif "accumulateur", survie prolongée de chacune des unités de production, faible renouvellement de ces unités, qui sont grandes et morphologiquement adaptées à un contrôle très sévère et précoce des pertes en eau. L'avantage compétitif de la hauteur, acquis par l'accumulation d'une masse active pérenne et de tissus morts, évoqué par HARPER & WHITE (1974), trouve son complément dans la diminution des problèmes de sénescence et la maintenance d'un enracinement profond. L'efficience est seule recherchée (taux élevé de croissance maximale, mais faible taux de renouvellement foliaire : les unités sont rarement remplacées, mais le sont alors très rapidement), et le résultat, une suprématie difficilement égalable dans "son" milieu.

3°) DG et BE vivent dans les deux communautés. Les caractéristiques environnementales de chacun des milieux induisent des caractéristiques comportementales voisines de celles des espèces dominantes. Voisines, mais pas égales : DG a une utilisation tout à fait passive de l'eau, au gré des variations des conditions hydriques propres à chacune des stations. Le taux de renouvellement des unités de production reste plus élevé en station R qu'en station P, mais les taux de croissance, faibles dans les deux stations. DG, en station R, a presque un fonctionnement de thérophYTE, c'est-à-dire qu'il "boucle son cycle" très précocement, avant l'arrivée des périodes défavorables. Il est servi en cela par une production hivernale faible et continue, qui autorise une importante expansion, dès le printemps venu.

DG, en station P, semble mal à son aise, mal armé pour la compétition engagée vis-à-vis des ressources en eau : cette situation, qui le rend déficitaire, trouve une compensation dans le fait que l'espèce dominante crée un microclimat limitant la demande évaporatrice. Il est

cependant probable que l'avenir de DG, en station P, soit fortement compromis, comme en témoignent les nombreuses communautés "matures" à Bra-chypodium phoenicoides, dans lesquelles DG n'a pas sa place : comparé à celui de la station R, le feuillage de la station P présente une compétition potentielle pour la lumière supérieure, demandant une croissance plus forte pour atteindre la même quantité de carbone fixé par la photosynthèse (TURITZIN, 1978). Or, dans l'une ou l'autre des stations, DG a des taux de croissance maximale faibles, comparativement aux autres espèces.

Il est difficile de distinguer les comportements de BE dans chacune des stations : sans doute est-ce dû au fait que BE, en station R, exploite la microhétérogénéité du milieu, et ne s'installe que sur les zones comportant un peu de terre fine. Néanmoins, les caractéristiques stationnelles nuancent fortement cette similitude des comportements : précocité et taux de renouvellement foliaire important, période végétative plus courte, en station R. Notons que les taux de croissance peuvent être plus élevés en station R, ce qui signifierait une inhibition relative des capacités de production en station P, probablement due à l'étouffement de l'espèce par BP, comme cela a été souligné pour DG. Le décalage des phénomènes de développement et de croissance, en station P, semble être la condition de la réussite de BE dans cette station. Les problèmes de co-existence en station R ne se posent qu'en quelques zones, celles où végète BE, et dans cette station, il est beaucoup mieux armé pour défendre son accès aux ressources (lumière en particulier), les autres espèces le lui disputant beaucoup moins (DG végète surtout sur les zones caillouteuses, et BR, de même que les autres espèces de la station, n'atteint pas une hauteur suffisante pour le gêner).

Nombre des arguments développés ici font appel à la structure et à la place occupée par les graminées dans la communauté, deux points dont il est maintenant nécessaire de parler.

CHAPITRE 6

EVOLUTION DE LA STRUCTURE DES DEUX COMMUNAUTES
contribution des quatre graminées à cette structure

Les résultats exposés jusqu'ici se rapportent aux modalités d'adaptation des espèces à leur milieu, aux stratégies développées par chacune des graminées pour exploiter les ressources de ce milieu. La place que ces espèces occupent dans la communauté constitue à la fois le résultat, et une partie des composantes de ces stratégies : résultat, dans la mesure où leur efficacité détermine l'importance des ressources qu'elles exploitent dans la communauté, cette importance déterminant à son tour la place (distribution spatiale, évolution de la contribution à la structure de la communauté ...) assignée à ces espèces, cette place intégrant les conditions de vie (microclimat, environnement biotique ...) dans lesquelles les individus vont finalement assurer leurs fonctions. D'après cette place, enfin, les espèces auront un impact plus ou moins grand sur l'ensemble de la communauté.

Ces relations très étroites, et souvent peu distinctes, entre "action" et "réaction" des espèces aux conditions de leur environnement, ont deux conséquences :

- en premier lieu, le doute persiste de savoir dans quelle mesure "les performances d'une plante en conditions expérimentales correspondent-elles aux performances en conditions naturelles" (LAW, 1979) ,

- ensuite, il est nécessaire de considérer également la communauté naturelle comme un tout, possédant une stratégie propre à valoriser au mieux les ressources du milieu, en jouant sur la composition floristique et l'importance relative de chacune des espèces.

C'est ce comportement de la communauté, et le rôle que les graminées étudiées y jouent, qui seront esquissés dans le présent chapitre : l'étude de la structure spécifique, horizontale, verticale, et

de la répartition de la phytomasse entre les différents types biologiques, dans l'espace et dans le temps, précéderont quelques réflexions sur la dominance des espèces étudiées, étayées par les quelques faits dégagés lors de l'analyse du comportement physiologique de ces graminées.

6.1 - Structure spécifique

61.1 - Le spectre biologique "global"

611.1 - Le nombre d'espèces

Les deux communautés ont un fond floristique commun important (tableau 9).

	Station P		(communes)		Station R	
	N	%	N	%	N	%
Thérophytes	23	24,73	18	28,13	41	39,43
Hémicryptophytes	42	45,17	31	48,43	37	36,53
Géophytes	11	11,82	7	10,93	12	11,54
Chamaephytes	10	10,76	6	9,38	11	10,57
Nanophanérophytes	7	7,52	2	3,13	2	1,92
Total	93	100,00	64	100,00	103	100,00

Tableau 9
Spectres biologiques des deux communautés

D'après un inventaire exhaustif des deux stations (d'environ 1 200 m² chacune), couvrant l'ensemble de la période de mesure (deux printemps et un automne), 103 espèces ont été recensées en station à Brachypodium ramosum dominant, 93 en station à Brachypodium phoenicoides dominant (la liste complète des espèces est donnée en Annexe 1). Sur 132 espèces recensées au total, 64 sont communes aux deux communautés, qui représentent les 2/3 du total de la station P et un peu plus des 3/5^e de celui de la station R.

L'extraordinaire richesse floristique de ces communautés a depuis longtemps été notée, à tel point que certains auteurs (CALLEJA et al., 1962 ; GOUNOT, 1962) se demandent s'il est bien justifié de parler d'une aire minimale phytosociologique (évaluée ordinairement à 64 m² dans ces communautés) pour le Brachypodietum ramosi Br.Bl.1924, la courbe aire-espèces ne semblant pas comporter d'asymptote avant qu'une très grande surface n'ait été inventoriée. C'est le cas ici, où une aire de 64 m², ou même de 128 m², ne permet de recenser que les 2/3 des espèces, étant assuré par ailleurs que les 1 200 m² inventoriés sont bien "homogènes" : mais qu'est-ce que l'homogénéité dans des situations de ce type, où, à de nombreux points de vue (substrat, densité de végétation ...), chaque m² peut être séparé du m² voisin ? Le recours aux notions de "macro" et "micro" -hétérogénéité (GODRON, 1971), nous permet de conclure à une macro - homogénéité de la station à Brachypodium ramosum dominant, à laquelle se superpose une micro-hétérogénéité introduisant une multitude de situations différentes, dont on peut retenir les regroupements déjà cités (§ 12.2) en "poches", "réseaux" et "affleurements".

La richesse floristique de la station P peut paraître plus inattendue : elle est en tout cas plus discutée, le Brachypodietum phoenicoidis Br.Bl.1924, type, étant réputé comme une communauté comportant moins d'espèces que la précédente association.

Il faut rappeler que la communauté étudiée ici, subissait antérieurement un pâturage par les ovins, qui, pour être irrégulier, n'en était pas moins constant : il en résulte, d'une part une micro-hétérogénéité liée aux touffes de refus héritées du pâturage, d'autre part un éclaircissement favorable à l'installation d'espèces qui, autrement (c'est-à-dire dans les communautés de même type, issues de friches post-culturelles), n'auraient pas leur place ici.

Signalons aussi que les conditions de macro-hétérogénéité stationnelles sont plus discutables dans ce cas : la communauté occupe un "talweg" qui fournit un gradient environnemental, du milieu vers les bords, sur lesquels il y a passage progressif à une communauté où domine Brachypodium ramosum : il est certain que, dans ces conditions, les limites assez arbitraires marquées par les clôtures sont sises sur une

zone de transition entre les deux communautés. Bien qu'on se soit efforcé, lors de l'inventaire, d'ignorer les espèces marginales, il n'est pas exclu que le nombre total d'espèces de la station P soit surestimé.

611.2 - Le spectre biologique

Le spectre biologique (tableau 9), établi d'après les données de BRAUN-BLANQUET et al., (1952), interprétées au vu d'observations personnelles*, montre une moins grande proportion de thérophytes (annuelles) dans la communauté P que dans la communauté R. Les hémicryptophytes semblent au contraire privilégiés en P, où ils atteignent 45 %. Rappelons que les deux Brachypodium seront ici classés dans les géophytes (à rhizome).

On note encore que moins de la moitié seulement des annuelles vivant dans la communauté R, se risquent en communauté P. Au contraire, plus des 2/3 des hémicryptophytes de la station P, se retrouvent en station R. Ceci reflète, en partie, le sens du gradient environnemental, des conditions de vie en station P, à celles existant en station R : alors qu'on pourrait s'attendre à une "barrière" inverse, à l'amplitude écologique des espèces, barrière imputable aux conditions de plus en plus drastiques du substrat, on assiste à une limitation de l'extension des espèces de R vers P, la limitation étant ici attribuable aux phénomènes de compétition prévalant en station P. Ces notions, pour être précisées, devront s'appuyer sur les analyses ultérieures de l'abondance relative des espèces représentant chaque type biologique (§ 6.2).

On relève aussi, sur le spectre global, la faible quantité de nanophanérophytes en station R : deux seulement, Genista scorpius et Juniperus oxycedrus ; ces espèces se retrouvent en station P, en compagnie de Rosa canina, Spartium junceum, Pirus amygdaliformis, Prunus spinosa et Phillyrea angustifolia.

La communauté P semble ici à-même d'évoluer plus rapidement vers une formation ligneuse basse plus diversifiée, que la communauté R.

* Une espèce comme Koeleria vallesiana, par exemple, me paraît fonctionner ici comme une hémicryptophyte, malgré le bulbe qui l'a fait classer parmi les géophytes.

Ceci d'autant plus que Genista scorpius, on le verra plus loin, participe déjà, pour une part importante, à la phytomasse de la station P, ce qui n'est pas le cas en station R. "Rien n'est joué", cependant, et l'on trouve sur le causse des pelouses à Brachypodium phoenicoides, paraissant figées dans leur évolution depuis de nombreuses années (des paysans interrogés parlent de friches restées à l'état de pelouses à B.phoenicoides depuis 50 ans ?). Encore une fois, une distinction paraît nécessaire entre friches provenant d'un abandon cultural, et friches ayant subi par la suite un pâturage plus ou moins intensif.

61.2 - Evolution du nombre d'espèces

612.1 - Evolution globale

Trois séries de courbes ont été distinguées sur la figure 56.

Du fait de l'absence de points de comparaison avec un témoin (qui serait la partie de la communauté non mise en défens), il est difficile de dégager, dans les différences inter-annuelles, ce qui appartient à l'effet de mise en défens, des différences entre les caractéristiques climatiques des deux années. L'intérêt de ces courbes réside donc, surtout, dans les comparaisons entre stations.

La première courbe intéresse l'ensemble des espèces recensées sous les lignes permanentes (N), dont les dates de lecture au cours des deux années figurent en abscisses.

On retrouve la légère supériorité numérique de la station R, peut-être plus marquée la seconde année. L'inversion de cette supériorité à l'automne, fait ressortir la prédominance des espèces pérennes en station P. Quelles qu'en soient les raisons, on note dans les deux stations, près de 20 % d'espèces en moins, la deuxième année, par rapport à la première : est-il réaliste de penser que la richesse floristique décroît très rapidement, par suite de l'interruption du pâturage, reconnu pour son action de diversification de la flore ?

Le nombre d'espèces participant au recouvrement (c'est-à-dire ayant été touchées au moins une fois par l'aiguille, durant la lecture), est noté n sur la figure 56.

Ici, la supériorité numérique de la station R n'apparaît pas clairement la première année, et, la seconde année, elle est surtout le fait d'un décalage marqué des deux courbes. La même diminution, d'une année sur l'autre, se remarque dans les deux cas.

La troisième série de courbes, enfin, concerne les espèces productrices (p), c'est-à-dire celles dont la contribution à la phytomasse totale de la communauté est supérieure à 1 % (DAGET & POISSONET, 1969). Là encore, un nombre plus grand d'espèces participe à la phytomasse de la communauté en station R, qu'en station P, mais l'écart paraît diminuer la seconde année. Remarquons que cette donnée subit assez peu de variations sur l'ensemble de l'année, restant supérieure à 10 espèces* en station R, mais pouvant descendre à 5* en station P.

Ces données, principalement celles concernant le recouvrement, sont cependant d'interprétation mal-aisée : 100 points sont lus en station P, représentant 100 points de végétation, contre 256 en station R, où le recouvrement global de la végétation est voisin de 70 %.

On enregistre néanmoins près de 3 espèces par point en station P, contre 1,5 en station R. Cette disparité grève évidemment les possibilités de comparer, à ce strict point de vue, les deux stations.

612.2 - Evolution par type biologique

L'examen de l'évolution des spectres biologiques (des espèces recensées sous la ligne, uniquement) dans les deux stations, différencie assez nettement les deux communautés (figure 57).

La majeure partie des variations du nombre d'espèces en station R est le fait des annuelles. Il semble, de plus, que la diminution du nombre total d'espèces, d'une année à l'autre, soit presque totalement absorbée par les thérophytes : les espèces éliminées (pour cause clima-

* en station R : Brachypodium ramosum, Dactylis glomerata, Bromus erectus, Avena bromoides, Centaurea paniculata, Convolvulus cantabricus, Festuca glauca, Koeleria vallesiana, Thymus vulgaris, Sedum nicaense ;

en station P : Brachypodium phoenicoides, Bromus erectus, Festuca duriuscula, Genista scorpius, Seseli montanum.

tique ou "structurelle" ?), l'ont été par manque de germination la seconde année.

En station P, on assiste au même phénomène, très amplifié : la deuxième année, ne subsiste que moins de la moitié des espèces annuelles ayant été recensées en 1977. Il est significatif que les espèces restantes soient surtout des thérophytes ne vivant pas en station R, telles que Vicia lathyroides, Trifolium angustifolium.

On note également la chute très brutale des effectifs de toutes les catégories en station P, durant l'été 1977, chute beaucoup plus progressive en station R, et la spectaculaire remontée automnale dans la première station, sans équivalent dans la seconde : l'été ne fait que supprimer la partie aérienne des espèces vivaces, et les germinations de quelques annuelles seulement.

Le phénomène inverse semble devoir être la règle de la deuxième année : chute brutale des effectifs en station R, plus régulière en station P.

Cette inversion (ou modification) des réactions, imputable aux conditions climatiques différentes, ou au changement de structure survenant d'une année à l'autre, rappelle les faits énoncés précédemment, concernant le comportement physiologique des graminées.

On remarque enfin, sur ce spectre, qu'un seul nanophanérophyte est intercepté par la ligne en station P (Genista scorpius), et zéro en station R. Au contraire, un plus grand nombre de chamaephytes est intercepté en station R, par rapport à la station P.

Ces données qualitatives sont d'utiles sources d'information pour définir le comportement des communautés, mais néanmoins insuffisantes, dans la mesure où le succès des différentes formes de croissance n'est que partiellement exprimé.

6.2 - Répartition de la phytomasse

62.1 - Répartition par type biologique

Sur les figures 58a et 58b, ont été distinguées, d'une part les trois graminées étudiées dans chacune des stations (BR, BE et DG

dans l'une, BP, BE et DG dans l'autre), et d'autre part, les types biologiques (hémicryptophytes, nanophanérophytes, chamaephytes, géophytes, thérophytes), étant entendu que les deux Brachypodium sont des géophytes, et BE et DG des hémicryptophytes. On a également reporté la proportion de matière vivante et morte des espèces dominantes (BR vert, BR sec, BP vert et BP sec).

621.1 - En station R

BR contribue, pour 50 à 70 % et plus, à la phytomasse totale de la communauté R (figure 58a). Les chiffres maximum sont obtenus en dehors des poussées vernales, et coïncident donc avec une proportion de matière sèche avoisinant 50 % (été, automne et hiver).

DG et BE ont acquis, durant l'automne 1977, un avantage qui porte leur contribution commune à plus de 10 %, contribution que ces espèces maintiennent par la suite. On assiste cependant, à partir du commencement de la sécheresse (début juin 1978), à une nette diminution de DG, compensée par une nette augmentation de BE. DG est la deuxième (ou troisième) espèce dominante durant toute la durée de l'expérimentation, disputant cette place à Koeleria vallesiana. Notons que les hémicryptophytes formant l'essentiel de la phytomasse de ce type biologique, sont des graminées : Dactylis glomerata, Koeleria vallesiana, Avena bromoides, Festuca glauca, Bromus erectus.

La contribution totale des hémicryptophytes subit peu de variations durant l'expérimentation, en dehors de l'importante augmentation initiale (avril-mai 1977) : les graminées sus-nommées étaient les principales victimes de la dent du mouton, et bénéficient en premier lieu de la mise en défens (la contribution passe de 15 % à près de 25 %).

Les chamaephytes apportent une contribution importante à la phytomasse totale, durant le printemps, qui va diminuant, pour être minimale en hiver, en raison de l'importante diminution du feuillage vert des espèces appartenant à ce type biologique.

Les géophytes semblent prospérer plus largement la deuxième année que la première, mais leur contribution à la phytomasse aérienne

suit en définitive le même régime que les thérophytes. La précocité d'espèces comme Muscari neglectum ou Ornithogallum umbellatum leur confère un avantage en début de période vernale, et les importantes poussées automnales de Scilla autumnalis également.

La contribution des thérophytes semble avoir légèrement diminué d'une année à l'autre, sans qu'il soit possible d'attribuer ce fait à la mise en défens. L'idée dominante ici, est la faiblesse relative de la contribution des annuelles à la phytomasse totale, par rapport à leur importance dans le spectre biologique : la majorité de ces annuelles sont des espèces nanisantes, n'ayant pour "but" que la production, la plus rapide possible, de semences assurant leur pérennité dans la communauté, et ce avant que la sécheresse éventuelle ne vienne contrecarrer leur projet.

En définitive, seule l'augmentation assez nette, la deuxième année, des contributions relatives de DG et BE, qui semble s'effectuer aux dépens des contributions des autres hémicryptophytes, est réellement remarquable en station R. On peut retenir aussi la baisse relative de la contribution de BR, qui suit immédiatement la mise en défens (et le début du printemps 1977) : le chiffre de 70 %, atteint en 1977 par la participation de BR, est loin d'être atteint la seconde année : phénomène conjoncturel ou exprimant une tendance plus profonde, il est en tout cas certain que BR, espèce assez peu apétée par les moutons, ne profite pas de la mise en défens.

621.2 - En station P

Les changements survenant dans la répartition de la phytomasse suivant les types biologiques, sont comparativement plus importants en station P qu'en station R (figure 58b).

On note d'abord la diminution des contributions des types autres que "hémicryptophytes et BP", qui survient au cours du printemps 1977 : ces contributions passent de 20 %, immédiatement après la mise en défens, à 10 % à la fin de l'automne. La contribution de l'ensemble de ces types semble être stabilisée légèrement en-dessous de 15 % durant tout le printemps 1978.

Dans le détail, relevons en premier lieu la disparition quasi-totale de la participation des thérophytes à la phytomasse de la communauté : elle était faible en 1977 (moins de 4 %), mais devient presque nulle en 1978 (moins de 0,5 %).

Les géophytes semblent, au contraire, bénéficier en 1978 de la diminution subie par les thérophytes.

Genista scorpius, enfin, qui absorbe la totalité de la contribution des nanophanérophytes, voit sa contribution augmenter immédiatement après la mise en défens (avril-mai 1977), puis se stabiliser aux environs de 10 %. Il convient de préciser que les moutons ne sont pas rebutés par les épines vulnérantes de Genista scorpius pour consommer ses jeunes pousses ; ceci peut expliquer l'augmentation subite de la participation de cette espèce, après mise en défens.

Le reste de la phytomasse (soit 80 à 90 % de la phytomasse totale !) se répartit à peu près équitablement entre BP et les hémiorphytes, parmi lesquels BE occupe un rang privilégié (environ la moitié de la contribution de ce type biologique).

La contribution de BP à la phytomasse totale de "sa" communauté est moins importante que celle de BR dans la communauté R (40 à 60 %, au lieu de 50 à 70 %), mais, compte-tenu des fluctuations saisonnières exprimant le décalage phénologique de BP par rapport aux autres espèces, cette contribution semble en légère et régulière augmentation : le minimum vernal de la contribution de BP est plus faible en 1977 (37 %) qu'en 1978 (42 %), ainsi que le maximum atteint fin juillet (52 % contre 58 %), soit, dans l'ensemble, un gain de 5 à 6 % pour BP. Remarquons que, dans le même temps, la proportion de BP vert n'a que peu varié, le gain obtenu par BP étant ainsi attribuable à une accumulation de matière sèche sur pied.

BE, au contraire, semble régresser assez nettement : sa contribution dépasse 20 % aussitôt après la mise en défens, pour atteindre près de 25 % en juillet 1977, mais ne dépasse que difficilement 20 % en 1978 (maximum 22,5 %).

DG ne paraît à l'aise qu'à l'automne et au tout début du printemps ; sa contribution tombe très vite à 1 %, dès l'arrivée de périodes moins favorables du point de vue hydrique.

Il est certain que ces données s'accommodent mal d'analyses à court terme, d'autant plus, on l'a vu, que les témoins font défaut.

Dans quelles mesures les tendances signalées peuvent-elles se confirmer sur une plus longue période ? Seules d'autres mesures pourront le préciser. Nous pouvons tenter d'améliorer l'image que nous avons des deux communautés, en observant d'autres données, concernant leurs structures et l'évolution de ces structures.

621.3 - Caractéristiques des courbes de concentration

Les "courbes de concentration" expriment les relations entre le pourcentage d'espèces (cumulé selon le rang de celles-ci, en fonction de leur importance dans la participation à la phytomasse totale), et le pourcentage de phytomasse attribuable à ces espèces (DAGET & POISSONET, 1969 ; POISSONET, 1969) : ainsi, une courbe de type 20-80, ordinairement rencontrée pour les formations herbacées denses, signifie que 80 % de la phytomasse sont concentrés sur 20 % des espèces.

Les calculs effectués pour les deux communautés qui nous intéressent, et à deux périodes de l'année (tableau 10), indiquent une évolution annuelle et inter-annuelle de ces chiffres, dont il faut tenir compte.

Date	Station P		Station R	
	1977	1978	1977	1978
début mai	15,20-79,30 (5)	12,00-80,30 (3)	29,00-81,10 (11)	17,70-80,70 (5)
début juin	15,20-83,65 (5)	12,50-84,28 (4)	23,50-80,50 (8)	18,80-80,10 (6)
début novembre	16,70-81,70 (3)	-	12,50-80,00 (3)	-

Tableau 10

Caractéristiques comparées des "courbes de concentration":

les premiers chiffres indiquent le % du nombre d'espèces nécessaire pour obtenir (deuxièmes chiffres) environ 80 % de la phytomasse totale de la communauté ; les chiffres entre parenthèses indiquent le nombre d'espèces représentant ce pourcentage.

D'une manière générale, un pourcentage d'espèces plus élevé en station R qu'en station P, contribue à environ 80 % de la phytomasse : près de 30 % (11 espèces) en mai 1977 dans la première, tout juste 15 % (5 espèces) en station P. Mais cette tendance s'inverse à l'automne : peu de variations (environ 17 %, soit 3 espèces) en station P, mais une très nette diminution en station R (12,5 %, soit 3 espèces). Cette tendance est conforme à la répartition par type biologique, vue par ailleurs (§ 612.2).

Plus intéressante paraît être la diminution des chiffres relevés la deuxième année, diminution qui semble proportionnellement plus importante en station R qu'en station P : concentration de 80 % de la phytomasse entre un nombre réduit d'espèces durant le printemps 1978, un an après la mise en défens (18 %, soit 5-6 espèces en station R ; 12 %, soit 3-4 espèces en station P).

L'interruption du pâturage semble donc avoir pour effet une diminution de la diversité de la communauté, quelques espèces avantagées se partageant la majeure partie des ressources, ne laissant qu'un faible rôle à l'ensemble des autres : le phénomène, assez net en station P en 1977, paraît se généraliser aux deux stations, en 1978. Parmi le "peloton de tête", notons dans l'ordre : Brachypodium ramosum, Dactylis glomerata, Koeleria vallesiana, Thymus vulgaris, Avena bromoides, Festuca glauca et Bromus erectus, en station R ; Brachypodium phoenicoides, Genista scorpius, Bromus erectus et Festuca duriuscula, en station P.

On a vu cependant que, si BP, dans sa station, semble devoir accroître encore sa suprématie sur les autres espèces, BR paraît au contraire avoir tendance à diminuer la sienne, au profit d'espèces "pastorales", conformément à ce que de nombreux auteurs, et en particulier BHARUCHA, dès 1932, avaient noté.

62.2 - Répartition dans le plan vertical

622.1 - Au niveau de la communauté

Durant la première année de mesure (avril-novembre 1977), des strates de 5 cm étaient distinguées, lors des lectures de lignes perma-

nentes. Elles ont été abandonnées par la suite, en raison du temps de mesure supplémentaire important qu'elles exigeaient.

Au vu des données disponibles (figure 59), il est déjà possible de distinguer les tendances, dans les deux communautés.

Au début de l'expérimentation (début avril 1977), la végétation de la communauté R est très rase (figure 59a) : deux strates (soit 10 cm) sont nettement distinctes, une troisième ne recueille qu'un très faible pourcentage de la phytomasse totale, dû principalement à des "refus" (Euphorbia nicaensis, par exemple). Jusqu'au mois de novembre, seules des variations minimales viendront modifier, durant les floraisons vernales et estivales, ce schéma initial : mi-novembre, au plus fort de la croissance automnale, on retrouve 3 strates, la première, 'saturée' dès le départ, sans grand changement, la deuxième et la troisième considérablement augmentées. On ne peut donc parler ici d'une évolution spectaculaire de la structure verticale.

Celle de la station P l'est beaucoup plus (figure 59b) : les 4 strates, nettement distinctes au début de l'expérimentation (mi-avril 1977), sont considérablement "garnies" (sauf les strates I et II, saturées à l'origine), et augmentées de 6 autres strates, nettes à la fin du mois de novembre. Contrairement à la station R, la station P ne marque pas d'un "trou" estival l'évolution annuelle : la phytomasse élaborée, au printemps suivant la mise en défens, reste acquise ; seules les strates IX et X (soit, entre 40 et 50 cm de hauteur), dans lesquelles sont concentrés les organes floraux, subissent une baisse sensible à la fin de la période de reproduction. L'augmentation la plus spectaculaire concerne les strates III à VI, dans lesquelles on note un accroissement global de près de 380 % de la phytomasse (représentant un accroissement du recouvrement* d'environ 170 % en strate III, 530 % en strate IV, 800 % en strate V), entre avril et novembre. On comprend que cette augmentation des strates moyennes provoque une importante modification du microclimat, et en particulier de la répartition de l'énergie lumineuse.

* Le recouvrement est cependant difficile à estimer : les pourcentages fournis représentent l'augmentation du nombre de "présences" enregistrées lors de la lecture point-quadrat. Or, il peut y avoir superposition d'espèces, provoquant une surestimation du recouvrement. Les sommes des fréquences centésimales "présence" sont les suivantes, en avril et novembre : 54 et 145 (strate III), 15 et 94 (strate IV), 6 et 54 (strate V), 1 et 41 (strate VI).

Cet effet est pratiquement nul en station R, et l'on peut donc considérer qu'il n'y a pas eu de variations importantes du microclimat dans cette station.

L'homogénéité en station P n'est cependant pas parfaite : Genista scorpius, en particulier, est la cause d'une micro-hétérogénéité importante, que l'on peut partiellement apprécier en analysant la hauteur moyenne de la végétation.

622.2 - Hauteur moyenne de la végétation

La figure 60a représente 4 courbes, construites simplement en portant le nombre de points - plus exactement, de segments - pour lesquels la plus haute partie quelconque de la végétation atteint une strate donnée (c'est-à-dire le "toft" de la végétation).

Du fait des dates choisies pour la construction de ces courbes, il convient de ne comparer que celles correspondant à des stades phénologiques comparables : c'est-à-dire, d'une part les courbes 1 et 3, et d'autre part les courbes 2 et 4, qui correspondent aux périodes de floraison.

L'évolution manifeste observée en station P, fait ressortir la faiblesse de celle observée en station R. Dans la première, la hauteur initiale de végétation (mode en strate III, maximum en strate V), est presque triplée en novembre (mode en strate X), mais il subsiste cependant des trous non négligeables en strates V et VII : ces "trous" sont les seuls lieux où peuvent survivre les thérophytes présents antérieurement à la mise en défens ; ils correspondent aussi à des zones de moindre densité de végétation (cf. Annexe 4).

Lors des floraisons, la hauteur de végétation atteint 80 cm par endroits, la hauteur générale atteignant 50 cm. Il peut être intéressant de noter les espèces "formant le toft" de la végétation, c'est-à-dire déterminant la physionomie de la végétation : celle-ci change (tableau 11), suivant les stades phénologiques des espèces et suivant les saisons.

		19.04.77	6.06.77	25.07.77	8.11.77
BP	vert	48	24	4	3
	sec	30	-	9	43
	organes floraux	-	2	23	24*
BE	vert	8	15	-	-
	sec	-	-	2	4
	organes floraux	-	24	27*	15*
DG	organes floraux	-	5	2*	5*
<u>Genista scorpius</u>		6	1	-	2
<u>Festuca duriuscula</u>		5	5	2*	-
Autres		3	24	31	3

* : organes floraux séchés

Tableau 11

Principales espèces (et organes) formant le toît de la végétation en station P

BP semble dominer, là encore, très nettement, suivi de près par BE : cette espèce donne "sa" physionomie à la communauté, durant sa période de floraison, qui précède celle de BP de près d'un mois. On constate également la nette régression de "BP vert" en toît, au profit de "BP sec" entre avril et novembre, ce qui contribue à donner par la suite, son aspect habituel à la communauté, aspect qui la fait paraître perpétuellement desséchée, même pendant les périodes de végétation.

Les courbes tracées pour la station R (figure 60a) n'appellent pas de commentaires, tant elles parlent d'elles-mêmes : une strate est péniblement gagnée en novembre, et les floraisons 1978 ne dépassent pas en hauteur celles de 1977.

BR ne perd sa nette "dominance" en hauteur (strate II ou III en avril 1977 !) que durant la période de floraison (tableau 12) : ses tiges florales, plutôt courtes, sont alors dépassées par celles d'autres graminées, là où il y a co-existence. On remarque que, contrairement à ce qui se passe en station P, la dominante physionomique, due à BR, reste verte en novembre.

		4.04.77	30.06.77	19.07.77	8.11.77
BR	vert	52	24	22	55
	seo	21	4	8	24
	organes floraux	-	13	13*	-
DG	vert	5	-	-	6
	organes floraux	-	-	3*	-
	<u>Avena bromoides</u>	-	9	14*	-
	<u>Festuoia glauca</u>	-	7	7*	-
	<u>Koeleria vallesiana</u>	-	6	6*	-
	Autres	22	37	27	15

* : organes floraux séchés

Tableau 12

Principales espèces (et organes) formant le toit de la végétation en station R

Il est donc manifeste, au vu de ces résultats, que le pâturage maintenait l'ensemble de la communauté P à un stade bien inférieur à celui auquel elle pouvait prétendre : dès lors, la mise en défens provoque une mutation, une transformation des conditions de vie, considérable, non seulement par l'arrêt de prédation de certaines espèces, mais par création de conditions de vie totalement différentes pour toutes les espèces. On peut constater ici, qu'en station R, l'arrêt de prédation des espèces pastorales est momentanément la seule conséquence de la mise en défens. Il faut relier la faiblesse de cette évolution annuelle à la faiblesse de la cicatrisation de la végétation constatée dans cette station : la relecture, en 1978, des lignes de coupe faites en 1977 montre (Annexe 3) la difficulté des espèces de la communauté R à recoloniser un espace dénudé. Près d'un an (avant le printemps 1978) après les coupes, le recouvrement de la végétation a regagné à peine 70 à 80 % du recouvrement initial, et, pour les coupes effectuées en août, moins de 30 % de la phytomasse initiale. Notons que cette "fauche" au ras du sol a systématiquement profité aux espèces pastorales (en particulier, Dactylis glomerata et Festuoia glauca), et diminué la présence de BR (cf. Annexe 3). Dans le même temps, la production automnale en station P a rendu difficile la localisation des coupes effectuées en 1977.

Ces notions d' "élasticité" de l'équilibre seraient intéressantes à étudier.

Il nous reste à voir la place que les graminées étudiées occupent dans ce schéma de l'évolution des structures verticales des deux communautés.

622.3 - Place des graminées étudiées dans la structure verticale

Sur la figure 60b, trois courbes de la répartition verticale de la phytomasse totale de la communauté ont été reproduites, pour chacune des stations, et en valeurs relatives.

On voit que, en station P, l'importance relative des strates inférieures (I et II) a nettement diminué d'avril à novembre, mais aussi que l'importance relative des strates supérieures (VIII à X) reste faible. En station R, l'évolution entre avril et novembre est insignifiante ; seule une légère diminution de la proportion de la phytomasse accumulée en strate I, marque la différence.

Le même principe a dicté le tracé des courbes de la figure 61, pour chacune des espèces, et pour trois périodes de l'année : avril (début de l'expérimentation), juillet (floraisons) et novembre (période de production automnale). Genista scorpius a été figuré avec les espèces de la station P (figure 61a), en raison de son importance dans la structure de la communauté P.

En station P, le "ton" est déjà donné en avril : DG et BE, qui émettent généralement des talles à l'horizontale, concentrent leur phytomasse en strate I. BP leur est déjà supérieur d'une strate : les talles étant verticales et les feuilles relativement longues, le maximum de phytomasse se trouve en strate II, mais les feuilles "montent" jusqu'en strate VI (30 cm). Genista scorpius coiffe le tout, et culmine en strate IV ; le maximum de phytomasse de cette espèce restera concentré dans cette strate par la suite, bien que les rameaux grimpent en strate VII (35 cm). Après les "péripiéties florales" de juillet, qui permettent de constater néanmoins la faible représentation de DG et la forte augmentation de phytomasse des autres espèces, on note, en novembre, une structure

qui exprime bien les efforts de chacune des espèces : BP pousse ses feuilles en strate IX (45 cm), et augmente très fortement sa phytomasse (verte et sèche) dans les strates intermédiaires (III, IV et V surtout), augmentation qui marque fortement l'ensemble de la communauté (cf. § 622.1). BE conserve exactement la même position relative vis-à-vis de BP, et semble avoir du mal à produire des feuilles dépassant la strate V, ainsi que DG, dont la répartition presque uniforme le long des cinq premières strates exprime bien l'allure généralement filiforme et étiolée de cette espèce, passé le mois de novembre.

Dans cette lutte inégale pour l'accès aux strates supérieures, BP est nettement avantagé : la structure rigide de ses tissus lui permet une croissance verticale des feuilles, indépendante de supports éventuels (qui pourtant la favorise : on a pu observer que la taille atteinte par les feuilles de BP dans les touffes de Genista scorpius était supérieure à celle des autres feuilles) ; ce n'est pas le cas des autres espèces, dont les feuilles doivent se frayer un chemin dans les touffes existantes, pour atteindre les strates les plus hautes, et n'y parviennent pas toujours.

Un scénario identique semblerait pouvoir se produire en station R (figure 61b) : BR domine constamment, d'une strate au moins, les autres espèces. Mais les situations de réelle compétition sont rares en station R, localisées aux "poches", dans lesquelles on trouve un BE florissant, et guère impressionné par la strate supplémentaire de BR.

Les figures 62a et 62b traduisent cette différence de compétition dans les deux stations : le nombre d'espèces atteignant les strates supérieures (VIII à X), est de plus en plus important en station P (figure 62b), même après la période de reproduction (juin-juillet) ; au contraire, en station R (figure 62a), après cette période, aucune espèce ne dépasse la strate V, que d'ailleurs peu d'entre elles atteignent, la majorité végétant en strates I et II.

6.3 - Quelques aspects de la phénologie dans chaque station

Quelques aspects phénologiques ont déjà été vus au cours des études précédentes, et on a pu remarquer comment les décalages phéno-

giques en station P pouvaient servir certaines espèces comme BE (Chapitre 4). Une étude détaillée de la phénologie d'un plus grand nombre d'espèces serait d'un grand intérêt, surtout en station P, où les phénomènes de compétition semblent prépondérants : le fait, pour une espèce, de parvenir avant les autres à prélever les ressources qui lui sont nécessaires, est un facteur de survie dans ce contexte. Les facteurs déterminant la précocité des espèces en station R, paraissent davantage d'ordre physique : les thérophytes présents en grand nombre dans la communauté, incapables d'accéder aux ressources profondes, sont tenus de fructifier durant le temps où les conditions hydriques sont favorables.

Les floraisons ont été notées tout au long de l'expérimentation menée, et la figure 63 montre les courbes obtenues dans chacune des stations, concernant le nombre d'espèces en fleurs par mois : le pas choisi est un peu grand pour déceler les variations réelles, plus fines, mais autorise une comparaison globale des deux stations.

On note, une fois de plus, l'inversion des tendances, d'une année sur l'autre : en 1977, les espèces de la station R ont toutes fleuri avant le mois de juin, contrairement à celles de la station P, qui étalent leur floraison sur les 3 mois favorables (avril, mai, juin). De ce fait, le nombre des espèces en fleurs au même moment, est plus important en station R qu'en station P.

Un net décalage se produit en 1978 : les espèces de la station P fleurissent pour la plupart en juin, et nombreuses sont celles qui poursuivent leur floraison en juillet ; en station R, si l'on retrouve le maximum floral en avril, on note un autre pic en juin : une différenciation assez nette s'est faite entre les espèces précoces (thérophytes principalement) et les espèces tardives, c'est-à-dire les hémicryptophytes, et particulièrement celles communes aux deux stations.

On ne peut négliger l'influence du climat des deux années ; cependant, les phénomènes semblent aller à l'inverse des tendances climatiques observées : 1977 est une année pluvieuse, jusqu'à fin juin, et autoriserait en station R un étalement des floraisons plus grand que celui constaté. Le mois de juin 1978, au contraire, est sec, mais voit fleurir un plus grand nombre d'espèces que le mois de juin 1977.

Il semble qu'il faille donc également faire appel au changement de structure survenu d'une année sur l'autre, s'ajoutant à l'interruption du pâturage : si peu de variations sont constatées chez les espèces annuelles, les autres espèces retardent considérablement leurs dates de fructification dans un environnement rendu plus stable, moins soumis aux interventions ovines.

On peut mettre ce fait en évidence, d'une manière indirecte, en examinant l'évolution de l'entropie - ou Log (indice de diversité), (HILL, 1973) - calculée en tenant compte des contributions spécifiques "contact" (p_i) de toutes les espèces : $H = - \sum p_i \cdot \log p_i$.

De même qu'il est possible d'observer les variations des indices de diversité de plusieurs communautés sur un gradient environnemental, ou à l'intérieur d'une succession de stades de végétation, il semble naturel de suivre l'évolution annuelle d'un indice pour une communauté, la composition floristique de celle-ci n'étant pas fixe durant l'année, et les conditions de vie évoluant parallèlement.

Nous n'utiliserons ces calculs que pour constater (figure 64)

- la similitude des courbes obtenues en 1977 et en 1978, en station R : évolution progressive et régulière de mars à juin, diminution en juillet ;
- la régularisation, d'une année à l'autre, des courbes obtenues en station P, les tendances générales étant sensiblement modifiées : maximum au début du printemps, second maximum au cours de l'été en 1977, maximum vernal et minimum estival en 1978 ;
- la remarquable inversion des tendances d'une station à l'autre, d'autant plus accentuée, la deuxième année, que les structures stationnelles se sont plus ou moins fixées.

On retrouve ici des caractéristiques déjà mentionnées à plusieurs reprises : le peu de modifications intervenues en station R, le grand changement de structure en station P, accentuent les différences existant entre les deux communautés, différences initialement atténuées par l'action homogénéisante du pâturage.

DISCUSSION - CONCLUSION GENERALE

Acceptons l'évidence que " tout organisme ne dispose que d'une quantité de temps et d'énergie limitée, avec laquelle il doit satisfaire au mieux ses différents besoins vitaux, que l'on peut plus ou moins facilement classer dans l'un ou l'autre des trois processus biologiques fondamentaux : maintenance, croissance et reproduction." (BARBAULT, 1976)

En fonction de l'environnement dans lequel vit cet organisme, l'accent sera mis sur l'un ou l'autre de ces processus, interdépendants, suivant le projet ultime de perpétuation de l'espèce : dans le cadre d'une communauté donnée, la maintenance de l'espèce peut faire appel à des processus de croissance ou de reproduction, ou aux deux processus, ou encore alternativement à l'un et à l'autre. La notion de stratégie démographique entend souligner l'existence d'une relation décisive entre le profil démographique résultant, descriptif, de la population, et l'environnement ; l'analyse de la stratégie revient alors à déterminer l'allocation optimale entre les différents besoins fondamentaux (LEVINS, 1968).

Quelques formes de croissance, cependant, sont spécialement adaptées pour tirer avantage des ressources de l'environnement, et les espèces ayant ces formes de croissance deviennent dominantes dans la communauté. Les autres formes de croissance (ou caractéristiques "stratégiques") incluent des espèces qui, non seulement tolèrent cet environnement, mais exploitent éventuellement les nouvelles conditions établies par les dominantes (WHITTAKER & WOODWELL, 1972). Ces espèces ont été intégrées dans la communauté durant l'évolution, pour former le spectre des formes de croissance subordonnées.

Il est dès lors attendu qu'il existe des convergences entre les caractéristiques stratégiques des formes dominantes et celles adoptées par la communauté dans son ensemble : la continuité de l'intégration des

organes végétaux aux individus, puis à la population, enfin à la communauté, implique une homogénéité des choix de régulation, à quelque niveau de perception qu'on se situe.

C'est ce que souhaitait pouvoir montrer le présent travail : en analysant les moyens utilisés par quelques espèces graminéennes, moyens leur permettant une politique démographique donnée, analyser le résultat de cette stratégie, c'est-à-dire leurs places dans la communauté, enfin, mettre en évidence la pertinence de ces stratégies dans l'optique communautaire.

En un laps de temps relativement court, il n'était pas possible, ni de multiplier les objets, ni d'accroître et approfondir les observations : seules quelques caractéristiques de la production en fonction des conditions hydriques du milieu, ont pu être comparées, pour les quatre graminées, dans les deux communautés. Même ainsi, il ne pouvait être question d'aboutir à des réponses précises sur le fonctionnement physiologique des espèces étudiées : c'est de la comparaison des comportements que l'on attendait des résultats.

De même, avec les données recueillies, une analyse plus fine de la structure des communautés aurait pu être entreprise, concernant la micro-hétérogénéité et les modalités de l'homogénéisation structurale après la mise en défens. Le choix s'est porté sur quelques points permettant de "raocrocher" rapidement les communautés étudiées à des caractéristiques "classiques", telles qu'elles ont été développées à partir des distinctions établies par McARTHUR & WILSON, en 1967.

Du point de vue méthodologique, il faut rappeler ici la démarche "par adéquations successives" utilisée, qui eut pour résultat des données souvent fragmentaires, difficiles à relier entre elles simplement. On peut souligner l'inadéquation des points-quadrats à mesurer des paramètres trop fins, mais la bonne concordance entre cette méthode et d'autres approches plus fines, à condition de n'utiliser que les valeurs relatives, sur des entités relativement grandes (ni-

veau "population" minimum). Même ainsi, l'abondance de l'espèce est nécessaire au succès de la méthode, les espèces trop rares donnant des résultats peu fiables.

L'hétérogénéité, en station R surtout, est particulièrement gênante pour les mesures : on ne peut cependant l'ignorer, puisqu'elle constitue "une des dimensions fondamentales de l'écosystème" (BARBAULT & LECORDIER, 1976) : l'intégrer pose cependant des problèmes de multiplication des observations, qui doivent alors être orientées dans le sens d'une analyse de cette hétérogénéité. Un des projets à grande échelle envisagé durant cette étude, consistait en un carroyage à maille fine (1 à 5 m) de la station, afin de mettre en relation les mesures de potentiel hydrique et de production, la densité de végétation et la structure spécifique, à l'intérieur de chacune des unités d'échantillonnage.

Le problème posé reste de savoir si les résultats obtenus à l'échelle stationnelle justifient un approfondissement des méthodes à l'échelle micro-stationnelle. Micro-hétérogénéité de la structure horizontale surtout, en station R, micro-hétérogénéité verticale en station P : le même approfondissement pourrait être proposé pour déterminer précisément l'influence, notée à plusieurs reprises, de la structure et de la densité de végétation, sur le potentiel hydrique et la production des espèces "trouvant refuge" sous les touffes de ligneux bas.

Cet effet de la structure de la végétation, remarqué par JORDAN (1970), RITCHIE & HINCKLEY (1971), pour le potentiel hydrique, et par SHEEHY & PEACOCK (1977) et TURITZIN (1978) pour la production, pourrait être analysé, en station P, en comparant systématiquement les individus "exposés" aux individus "protégés", au besoin en éclaircissant certaines zones pour faciliter les comparaisons.

Quelques points intéressants ont pu être relevés, au cours de l'étude, concernant le fonctionnement des plantes in situ.

1°) Du point de vue hydrique, il semble qu'il n'y ait pas un type de réponse à une combinaison donnée de facteurs physiques, mais une

évolution des réponses physiologiques de la plante, qui intègre progressivement les variations du milieu : c'est bien dans ce sens que vont les résultats obtenus par JORDAN & RITCHIE (1971) et PONCE (1978). Les affirmations courantes, selon lesquelles "telle plante fait intervenir une régulation stomatique à partir de telle valeur du potentiel hydrique", ne sont donc valables que dans les conditions expérimentales ayant conduit à ce résultat. Les familles de courbes journalières de potentiel hydrique obtenues dans le cadre de cette étude, tendent à montrer que la régulation, ou du moins la stabilisation, du potentiel intervient de plus en plus tôt dans la journée, mais aussi pour des valeurs de plus en plus élevées du potentiel.

On peut d'ailleurs constater à ce sujet des différences de réaction suivant les espèces. Celles qui, comme BP, ont un taux de renouvellement foliaire faible, ne peuvent prétendre à une intégration progressive des conditions de milieu ; au contraire, les feuilles apparues durant des périodes de plus en plus défavorables montrent généralement une plus grande résistance aux sécheresses croissantes (LUDLOW, 1975 ; BAZZAZ & HARPER, 1977 ; SAUGIER, comm.verb.). Une plus grande souplesse adaptative aux conditions du milieu est théoriquement accordée aux espèces qui ont un taux de renouvellement foliaire rapide, comme BR. Il s'ensuit des caractéristiques stratégiques différentes à cet égard : BP fonctionnera en "regulator", restreignant ses pertes et ses activités physiologiques, maintenant ainsi un potentiel relativement faible ; BR supportera des potentiels beaucoup plus élevés, tout en continuant de produire, même faiblement.

2°) Un autre point, à peine esquissé dans le cadre de ce travail, rejoint ces problèmes d'arrêt des fonctions physiologiques, et concerne la sénescence foliaire (§ 442.2). D'une part la non-proportionnalité constatée entre une sécheresse croissante en fin de saison de végétation et la sénescence des feuilles, et d'autre part, le fait qu'un bref apport d'eau en cours de sécheresse favorise une recrudescence de la mortalité foliaire, impliquent une analyse des concepts de dormance ou d'arrêt des activités végétatives, qu'il serait intéressant de développer. Le phénomène n'a pu être constaté qu'en une unique occasion sur

le terrain, mais paraît justifiable d'études plus systématiques. On a pu mettre en évidence la plus ou moins grande, selon les espèces, dépendance de la mortalité et de l'initiation foliaires, dépendance elle-même fonction des ressources hydriques très probablement ; plusieurs phases bien distinctes peuvent être décrites durant le cycle végétatif, lorsque se développent des conditions de sécheresse croissantes (de 1 à 5) :

- 1 - production croissante, avec mortalité faible,
- 2 - production forte, avec mortalité forte ,
- 3 - production et mortalité décroissantes ,
- 4 - production nulle, avec mortalité très faible ,
- 5 - production nulle, avec mortalité croissante.

Certaines espèces présentent une phase intermédiaire entre 2 et 3 : production décroissante, avec mortalité croissante.

Ces phases se retrouvent assez bien pour BR (cf. figure 55).

Pour BP, seules les phases 2, 3 et 4 sont mises en évidence, la phase 5 étant moins nette.

Mais quelles que soient les espèces, la phase 3 apparaît nettement, sauf pour DG en station R.

Du point de vue fonctionnement hydrique, la phase 3 correspond à une réduction de l'ouverture des stomates, la phase 4 à la fermeture totale des stomates, la phase 5 à l'incapacité de la plante à réduire ses pertes cuticulaires.

En termes finalistes, on peut s'interroger sur l'utilité de la production de feuilles ; l'alternative est possible entre

- la nécessité de produire, afin de compenser les morts "naturelles" ,
- la nécessité d'éliminer les feuilles les plus âgées, lorsque la phytomasse excède la capacité de la plante et du milieu : ainsi BAZZAZ & HARPER (1977) interprètent le début de la mortalité foliaire chez Linum usitatissimum.

Ce problème-type de "la poule et l'oeuf" semble trouver un embryon de réponse dans le fait mentionné : la pluie intervenant alors que les espèces sont entre les phases 3 et 4 décrites plus haut, augmente considérablement et brusquement les taux de mortalité, sans qu'entrent en jeu des phénomènes d'initiation ou de croissance (excepté très faiblement,

pour DG.R et BE.P, figure 36). Les plantes avaient réduit leurs activités, et la pluie, faible, leur fait reprendre ces activités, qui débutent par la mort de nombreuses feuilles : les phénomènes physiques ont été plus rapides que les phénomènes biologiques (HUMBERT, 1977), et l'eau apportée n'a pas eu le temps d'être utilisée pour compenser les morts survenues. Les conditions redevenant rapidement identiques à celles existant avant cet éphémère épisode, les espèces se retrouvent en phase 4 puis, pour la plupart, en phase 5.

Il est évident que l'espèce ayant le mieux résolu les problèmes de sénescence foliaire, BP, est en même temps celle dont la longévité des feuilles est la plus grande, et, par conséquent, celle pour laquelle la subordination naissance-mortalité est la plus étroite : c'est également celle qui réagit le moins au phénomène cité.

A l'opposé, DG.R, qui possède un taux de renouvellement foliaire important, semble montrer une totale indépendance des phénomènes de natalité et mortalité foliaires : cette espèce réagit très vivement à la pluie estivale, en augmentant à la fois les taux de natalité et de mortalité foliaires.

Le présent travail, à travers les points évoqués ci-dessus, s'attachait essentiellement à définir les caractéristiques stratégiques des espèces et des communautés étudiées.

La majorité des données comparatives a montré qu'il est difficile de séparer les comportements spécifiques à l'intérieur d'une communauté : à part pour BP, nettement détaché des autres espèces, l'homogénéisation des comportements à l'intérieur d'une station masque les différences existant entre les espèces de cette station. Ceci constitue déjà un résultat en soi : DG et BE sont des espèces communes aux deux stations ; or, le comportement des individus dans chacune des communautés, reste plus proche de celui de l'espèce dominante, que de celui des individus de l'autre communauté.

Que les comportements physiologiques soient plus ou moins déterminés par les conditions du milieu, n'a rien d'étonnant en soi, mais il devient alors intéressant d'observer dans quelle mesure les espèces s'écartent du comportement "optimal", qui serait celui de l'espèce dominante, la

plus spécialisée. (Il faut néanmoins se garder ici d'écarter l'éventualité de la présence d'écotypes dans chacune des communautés. Cela ne changerait pas grand-chose aux questions posées : cela prouverait que les espèces en question - DG et BE - ont intégré génétiquement les caractéristiques stratégiques nécessaires à la survie dans chaque station, ou que des modifications génétiques adéquates ont permis à ces espèces de s'implanter dans chaque station).

En définitive, on a pu proposer quelques caractéristiques fonctionnelles optimales, basées sur les observations des espèces dominantes, pour les espèces de chacune des communautés, et que l'on peut résumer ainsi :

- en station P, le comportement hydrique "idéal", celui de BP, consiste en une régulation sévère et précoce des pertes en eau, par fermeture stomatique dans un premier temps, puis enroulement des feuilles.

Du point de vue production de feuilles, on note des taux de naissance et de mortalité très faibles, dont la résultante est un taux net, positif ou négatif, également faible. Il en résulte une stabilité de la structure de la population, qui a pour corollaire une longévité importante de chacune des unités de production.

On note cependant des vitesses de croissance très élevées, comparativement aux autres espèces : quand une unité doit être remplacée, elle l'est très rapidement. Toutes les ressources sont alors dirigées vers la seule feuille en croissance, la plus jeune.

La persistance sur pied du matériel mort, et la rigidité des structures tissulaires, sont à l'origine d'une importante et permanente phytomasse érigée, qui contribue à créer un recouvrement important, une structure fermée et surtout un micro-climat nouveau, atténuant probablement les variations climatiques de façon non négligeable (demande évaporatrice, rayonnement et température).

Ces caractéristiques, qui sont de nets avantages durant les périodes estivales, semblent plus contraignantes en hiver. BP paraît sensible aux basses températures, et ne produit qu'exceptionnellement durant la saison froide. Il s'ensuit un net retard phénologique sur les autres espèces, d'environ quinze jours à trois semaines ;

- BR, on l'a vu, a un comportement qui paraît plus passif vis-à-vis du développement de la sécheresse, et les potentiels élevés qu'il supporte lui permettent de continuer à extraire une eau de moins en moins accessible, maintenant par là sa production.

Cette production est répartie sur de très nombreuses unités, ce qui autorise une gestion très souple, face à l'environnement à haut risque de la station R. La conséquence de cette dépendance assez importante vis-à-vis des phénomènes climatiques, "oblige" BR à des taux de production très élevés dès que se présentent des conditions favorables, ce qui implique également une précocité vernale du développement végétatif et de la floraison.

Au vu de ces caractéristiques générales développées pour les espèces dominantes, mais que l'on retrouve plus ou moins nettement chez les autres espèces présentes dans les deux communautés, il est tentant de faire appel aux concepts développés par HORN (1968), qui distingue deux types fondamentaux de populations : les unes, peu sujettes aux aléas de l'environnement, auraient des effectifs proches de la capacité limite du milieu, et feraient l'objet d'une régulation essentiellement "densité - dépendante" ; les autres, très sensibles aux variations de l'environnement, auraient des densités instables, généralement très inférieures à la capacité biotique du milieu, et une mortalité indépendante de la densité. On retrouve de ce fait les distinctions effectuées par McARTHUR & WILSON (1967) et PIANKA (1970) entre stratégie r et stratégie K, dont on peut rappeler ici les caractéristiques (d'après BARBAULT, 1976) :

- la sélection r est liée à un climat variable et/ou imprévisible, des biocénoses non saturées, "recolonisées" chaque année, à compétition variable et souvent faible. La mortalité y est souvent catastrophique, non dirigée, et la taille de la population variable.

Sont favorisées les espèces ayant un développement rapide, un taux de renouvellement élevé, une reproduction précoce et une petite taille.

La durée de vie est courte, et la sélection conduit à l'accroissement de la productivité ;

- la sélection K est liée à un climat constant et/ou prévisible, des biocénoses non saturées, dans lesquelles la recolonisation annuelle n'est pas nécessaire, à compétition habituellement intense. La mortalité est dirigée, "densité-dépendante", la taille de la population assez constante dans le temps.

Sont favorisées les espèces à développement lent, à grande aptitude compétitive, ayant une reproduction tardive, une taille élevée, une longue durée de vie.

La sélection conduit à l'accroissement de l'efficacité.

Il serait dangereux de vouloir trop simplifier, à partir des quelques observations simples que l'on a pu faire durant cette étude. Néanmoins, si l'on adapte les caractéristiques décrites pour les stratégies r et K aux populations de feuilles, il y a coïncidence assez frappante avec les stratégies exposées pour les espèces dominantes, tout au long de l'étude. Des réserves peuvent cependant être formulées sur ces correspondances : l'important amortissement probable des variations des conditions climatiques, en station P, ne rend pas les individus (ou les organes) indépendants de ces variations ; la stratégie suivie par l'espèce dominante, BP, consiste plutôt à limiter la répercussion, interne à la plante, de ces variations. De même en station R, on ne peut brutalement exclure les phénomènes de compétition, d'autant plus que les ressources sont rares : le moindre "recoin" favorable voit la prolifération d'individus qui doivent certainement affronter des problèmes de compétition intenses, même si ces derniers n'ont pas l'acuité systématique qu'ils ont en station P.

En ce qui concerne les espèces aux comportements "intermédiaires" aux deux extrêmes constitués par les comportements des dominantes, il est plus difficile de dégager des "stratégies". Il semble que la réussite de l'implantation (ou de la subsistance) de l'espèce à l'intérieur d'une communauté, donne la mesure des capacités de l'espèce à approcher les caractéristiques "idéales". Certaines de ces caractéristiques sont déterminées par le milieu, mais on a cependant pu mettre en évidence un certain nombre de traits propres à l'espèce, qui limitent son efficacité par rapport à celle de l'espèce dominante. La vaste amplitude écologique de l'espèce, a pour corollaire un manque de spécialisation, qui la cantonne aux seconds rôles dans les communautés où elle végète : sauf intervention extérieure (anthropique par exemple), ces espèces ne peuvent prétendre rivaliser avec les espèces dominantes.

Ce qui vaut au niveau des populations de graminées, vaut également au niveau des communautés : les caractéristiques climatiques et édaphiques sont identiques, à l'intérieur d'une station, que l'on s'intéresse aux organes ou aux individus dans leur ensemble. Les stratégies favorisées par les conditions prévalant dans chacune des stations, peuvent être mises en correspondance avec les distinctions r et K : l'importante proportion de thérophytes en station R, la précocité générale des espèces de cette station, l'aspect "catastrophique" de l'ensemble de la communauté après l'été 1978, la taille nanisante de la plupart des espèces, sont des arguments en faveur de l'existence d'une stratégie r dans cette station ; l'intense compétition régnant en station P, en particulier pour l'accès aux sources énergétiques, la vigueur végétative des espèces, l'habitat stable d'une manière générale, peuvent être comparés aux caractéristiques décrites pour les stratégies K.

Une grande prudence s'impose encore une fois, tant les simplifications abusives peuvent déformer la réalité. Il faudrait, pour être plus affirmatif, non seulement approfondir les analyses structurales de chacune des stations, analyses à peine esquissées ici, mais vérifier ces données sur un plus grand nombre de situations dans les garrigues du Montpelliérais, et sur un temps plus long.

Même au niveau d'imprécision auquel le travail a été maintenu, de par la diversité des données et des résultats, les tentatives pour établir des liaisons entre les observations effectuées au niveau des organes, des individus et des populations d'une part, des communautés d'autre part, semblent encourageantes : une certaine cohérence, attendue entre les stratégies dégagées aux différents niveaux d'organisation, montre l'intérêt des études intégrées, peut-être plus développées que celle-ci dans plusieurs directions, que l'on peut entreprendre in situ. Un point, en particulier, semble devoir être développé : les études des coûts comparés de la reproduction dans les deux communautés, et la régulation des populations au niveau des individus. Il serait alors nécessaire de conduire ces observations sur un nombre plus élevé de situations différentes, qui intègrent à la fois des communautés établies sur des écotopes aux conditions hydriques intermédiaires à celles, finalement extrêmes, étudiées ici, et, sur ces milieux, des stades de maturité différents, issus des deux communautés étudiées dans ce travail.

Cette production est répartie sur de très nombreuses unités, ce qui autorise une gestion très souple, face à l'environnement à haut risque de la station R. La conséquence de cette dépendance assez importante vis-à-vis des phénomènes climatiques, "oblige" BR à des taux de production très élevés dès que se présentent des conditions favorables, ce qui implique également une précocité vernale du développement végétatif et de la floraison.

Au vu de ces caractéristiques générales développées pour les espèces dominantes, mais que l'on retrouve plus ou moins nettement chez les autres espèces présentes dans les deux communautés, il est tentant de faire appel aux concepts développés par HORN (1968), qui distingue deux types fondamentaux de populations : les unes, peu sujettes aux aléas de l'environnement, auraient des effectifs proches de la capacité limite du milieu, et feraient l'objet d'une régulation essentiellement "densité - dépendante" ; les autres, très sensibles aux variations de l'environnement, auraient des densités instables, généralement très inférieures à la capacité biotique du milieu, et une mortalité indépendante de la densité. On retrouve de ce fait les distinctions effectuées par McARTHUR & WILSON (1967) et PIANKA (1970) entre stratégie r et stratégie K, dont on peut rappeler ici les caractéristiques (d'après BARBAULT, 1976) :

- la sélection r est liée à un climat variable et/ou imprévisible, des biocénoses non saturées, "recolonisées" chaque année, à compétition variable et souvent faible. La mortalité y est souvent catastrophique, non dirigée, et la taille de la population variable.

Sont favorisées les espèces ayant un développement rapide, un taux de renouvellement élevé, une reproduction précoce et une petite taille.

La durée de vie est courte, et la sélection conduit à l'accroissement de la productivité ;

- la sélection K est liée à un climat constant et/ou prévisible, des biocénoses non saturées, dans lesquelles la recolonisation annuelle n'est pas nécessaire, à compétition habituellement intense. La mortalité est dirigée, "densité-dépendante", la taille de la population assez constante dans le temps.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

° Référence relative aux ouvrages cités dans le texte.

- ° ABOU-ZAKHEM A., 1975 - Etude de la croissance de quelques espèces de graminées pérennes de la garrigue méditerranéenne française. Thèse de Docteur-Ingénieur, Univ. Paul Sabatier, Toulouse, 159 p.
- ° ARNY A.C., SCHMIDT A.R., 1941 - A study of the inclined point-quadrat method of botanical analysis of pasture mixtures. J. Am. Sc. Agr.: 238-47.
- ° BARBAULT R., 1976 - La notion de stratégie démographique en écologie. Bull. Ecol., 7, 4 : 373-90.
- ° BARBAULT R., LECORDIER C., 1977 - Limitation, stabilisation et régulation des populations naturelles : les théories. (Extrait de) Rev. des Quest. Scient., 148, 1 : 1-20.
- BARRS H.D., KLEPPER B., 1968 - Cyclic variations in plant properties under constant environmental conditions. Physiol. Plant., 21 : 711-30.
- ° BARRY J.P., 1960 - Contribution à l'étude de la végétation de la région de Nîmes. Ann. Biol., série 3, 36, 7-12 : 311-564.
- ° BAZZAZ F.A., HARPER J.L., 1977 - Demographic analysis of the growth of Linum usitatissimum. New Phytol., 78 : 193-203.
- ° BEGG J.E., TURNER N.C., 1970 - Water potential in field Tobacco. Pl. Physiol., 46 : 343-46.
- ° BENAMARA A., 1976 - Contributions à l'étude des réserves hydriques du végétal. Thèse de spécialité, U.S.T.L., Montpellier, 90 p. et annexes.
- ° BERGER A., 1969 - Transpiration, potentiel hydrique et résistance à la circulation de l'eau dans une culture d'Helianthus annuus L. Oecol. Plant., 4 : 123-54.
- ° BERGER A., 1971 - La circulation dans le système sol-plante. Etude de quelques résistances en relation avec certains facteurs du milieu. Thèse de Doctorat ès-Sciences, U.S.T.L., Montpellier, 224 p.
- ° BERGER A., 1973 - Le potentiel hydrique et la résistance à la diffusion dans les stomates, indicateurs de l'état hydrique de la plante. In Réponse des plantes aux facteurs climatiques, Actes Coll. Uppsala, 1970. (Ecologie et conservation, 5), UNESCO, Paris, 1973 : 201-12.
- ° BHARUCHA F.R., 1932 - Etude écologique et phytosociologique de l'association à Brachypodium ramosum et Phlomis lychnitis des garrigues languedociennes. Comm. S.I.G.M.A. n°18, Beih. Bot. Zentralbl., 2, 50 : 247-379.

- BLANC P., 1966 - Observations sur les types biologiques de quelques plantes vivaces de la région méditerranéenne. Diplôme d'études supérieures, U.S.T.L., Montpellier, 145 p.
- ° BOUKHRIS M., 1967 - Sur l'écologie et la nutrition des végétaux croissant sur dolomie dans le sud de la France. Doc. n°40, C.N.R.S.-C.E.P.E., Montpellier, 104 p.
 - ° BOYER J.S., 1967 - Leaf water potentials measured with a pressure chamber. Pl. Physiol., 42 : 133-7.
 - ° BOYER J.S., 1968 - Relationships of water potential to growth leaves. Pl. Physiol., 43 : 1056-62.
 - ° BOYER J.S., 1969 - Measurements of the water status of plants. Ann. Rev. Pl. Physiol., 19 : 351-64.
 - ° BOYER J.S., 1970 - Differing sensitivity of photosynthesis to low leaf water potentials in Corn and Soybean. Pl. Physiol., 46 : 236-9.
 - ° BRAUN-BLANQUET J., 1915 - Les Cévennes méridionales (massif de l'Aigoual). Etudes phytogéographiques. Soc. Gén. d'Imp. Genève, 208 p.
 - ° BRAUN-BLANQUET J., PAWLOWSKI B., 1931 - L'eau et l'air du sol dans l'association à Deschampsia media et Brunella hyssopifolia. Comm. S.I. G.M.A. n°10, 14 p.
 - ° BRAUN-BLANQUET J., ROUSSINE N., NEGRE R., 1952 - Les groupements végétaux de la France méditerranéenne. Ed. C.N.R.S., Paris, 297 p.
 - ° BROCHET P., GERBIER N., 1972 - Une méthode pratique de calcul de l'évapotranspiration potentielle. Ann. Agron., 23, 1 : 31-49.
- BROWN D., 1954 - Methods of surveying and measuring vegetation. Comm. Bur. Pasture and field crops, Bull. n°42, Hurley, Berks, 223 p.
- ° CALLEJA M., DAGNELIE P., GOUNOT M., 1962 - Etude statistique d'une pelouse à Brachypodium ramosum. Bull. Serv. Carte Phytogéo., série B, 7, 2 : 149-210.
- CARLETON A.E., FOOTE N.M., 1965 - A comparison of methods for estimating total leaf area of barley plants. Crop Sci., Madison, 5, 6 : 602-3.
- ° CARLTON H.H., ARES F.N., WRIGHT P.A., 1972 - Drought effects on a semi-desert grassland range. Ecology, 53, 4 : 1084-93.
- CARR M.K.V., 1972 - The internal water statu of the tea plant (Camellia sinensis) : some results ,illustrating the use of the pressure chamber technique. Agric. Meteorol., 9 : 447-60.
- ° CATSKY J., 1962 - Water saturation deficit in the wilting plant. The preference of young leaves and the translocation of water from old into young leaves. Biologia Plant., 4 : 306-14.

- ° COSTE H., 1937 - Flore descriptive et illustrée de la France, de la Corse et des contrées limitrophes. Librairie des Sciences et des arts, Paris, 2^e édition, 3 tomes, 416 p., 807 p., 623 p.
- ° COWAN I.R., 1965 - Transports of water in soil-plant-atmosphere system. J. Appl. Ecol., 2, 1 : 221-41.
- ° CRUIZIAT P., 1972 - Contribution à l'étude des réserves en eau de la plante. Thèse de spécialité, Faculté des Sciences de Paris, 82 p.
- ° DAGET Ph., GODRON M., 1974 - Vocabulaire d'écologie. Ed. Hachette, Paris, 273 p.
- ° DAGET Ph., POISSONET J., 1969 - Analyse phytologique des prairies. Applications agronomiques. Doc.n°48, C.N.R.S.-C.E.P.E., Montpellier, 67 p.
- DALTON F.N., GARDNER W.R., 1978 - Lower limits of water availability to plants. Agron. J., 70, 3 : 404-6.
- ° DREW W.B., 1944 - Studies on the use of the point-quadrat method of botanical analysis of mixed pasture vegetation. J. Agric. Res., 69, 7 : 289-97.
- DU TOIT P.E., 1968 - A simple method for the determination of leaf area of small leaves. S. Afr. J. Agric., 11, 1 : 201-2.
- ECKARDT F.E., 1952 - Rapports entre la grandeur des feuilles et le comportement physiologique chez les xérophytes. Physiol. Plant., 5 : 52-69.
- ECKARDT F.E., 1953 - Transpiration et photosynthèse chez un xérophyte mésomorphe. Physiol. Plant., 6 : 253-61.
- ECKARDT F.E., 1971 - L'enceinte climatisée en tant qu'outil permettant de relier les recherches de laboratoire et de terrain. In: Réponse des plantes aux facteurs climatiques, Actes Coll. Uppsala, 1970 (Ecologie et conservation, 5), UNESCO, Paris, 1973 : 295-310.
- ° EELFVING D.G., KAUFMANN M.R., HALL A.E., 1972 - Interpreting leaf water potential measurements with a model of the soil-plant-atmosphere continuum. Physiol. Plant., 27 : 161-8.
- EMBERGER L., 1966 - Réflexions sur le spectre biologique de Raunkiaer. Coll. Morpho., Montpellier, 1965, Mem. Soc. Bot. Fr. : 147-56.
- ° FISSER H.G., VAN DYNE G.M., 1966 - Influence of number and spacing of points on accuracy and precision of basal cover estimates. J. Range Manag., 19, 4 : 205-11.
- ° FOURNIER P., 1938 - Les quatre flores de France. Ed. P. Lechevalier, Paris, 1105 p. (édition 1961).
- GADGIL M., SOLBRIG O.T., 1972 - The concept of r and K selection : evidence from wild flowers and some theoretical considerations. Amer. Nat., 106 : 14-31.

- GAINES M.S., VOGT K.J., HAMRICK J.L., CALDWELL J., 1974 - Reproductive strategies and growth patterns in sunflowers (Helianthus). Amer. Nat., 108 : 889-94.
- ° GARDNER W.R., 1960 - Dynamic aspects of water availability to plants. Soil So., 89 : 63-73.
 - ° GARDNER W.R., 1968 - Availability and measurements of soil water. In: T.T. Kozlowski (éd.), Water deficits and plant growth, vol.1, Academic Press, New-York and London : 35-62.
 - ° GATES C.T., 1968 - Water deficits and growth of herbaceous plants. In: T.T. Kozlowski (éd.), Water deficits and plant growth, vol.2, Academic press, New-York and London : 135-90.
- GERMANEAU L., MATHON C.C., 1976 - Réaction au froid et à la durée du jour des graminées monocarpiques méditerranéennes autochtones en France. Première étude. Bull. Soc. Bot. Fr., 123 : 159-66.
- GILLET M., 1970 - Sur quelques aspects de la croissance et du développement de la plante entière en conditions naturelles : Festuca pratensis Huds. Thèse de spécialité, Poitiers, 120 p.
- GILLET M., JACQUARD P., 1969 - Le potentiel de production des graminées en fonction des rythmes de croissance et de développement. Fourrages, 38 : 57-74.
- GINTZBURGER G., 1975 - Essai de modélisation du fonctionnement d'une population de Dactyle (Dactylis glomerata) en phase végétative. Thèse de spécialité, Univ. Louis Pasteur, Strasbourg, 131 p.
- ° GODRON M., 1966 - Essais d'application de quelques éléments simples de la théorie de l'information à l'étude de la structure et de l'homogénéité de la végétation. Thèse de spécialité, U.S.T.L., Montpellier, 67 p.
 - ° GODRON M., 1971 - Essai sur une approche probabiliste de l'écologie des végétaux. Thèse de Doctorat ès-Sciences, U.S.T.L., Montpellier, 247 p.
 - ° GODRON M., POISSONET J., POISSONET P., 1967 - Méthodes d'étude des formations herbacées denses. Essais d'applications à l'étude du dynamisme de la végétation. Doc. n°35, C.N.R.S.-C.E.P.E., Montpellier, 28 p.
 - ° GODRON M., DAGET Ph., EMBERGER L., LONG G., LE FLOC'H E., POISSONET J., SAUVAGE Ch., WACQUANT J.P., 1968 - Code pour le relevé méthodique de la végétation et du milieu. Ed. C.N.R.S., Paris, 292 p.
 - ° GODRON M., DAGET Ph., LONG G., POISSONET J., POISSONET P., 1970 - Méthodes d'analyse par points de la végétation prairiale dense. Comparaison avec d'autres méthodes. Doc. n°55, C.N.R.S.-C.E.P.E., Montpellier, 32 p.

- GOODALL D.W., 1953 - Point-quadrat method for the analysis of vegetation. The treatment of data for tussock grasses. Austr. J. Bot., 5, 2 p.
- GOUNOT M., 1962 - Etude statistique d'une pelouse à Brachypodium ramosum. II: Etude de la distribution des espèces au moyen d'un test non paramétrique. Bull.Serv.Carte Phytogéo., série B, 7, 1 : 65-84.
- GRIER C.C., RUNNING S.W., 1977 - Leaf area of mature Northwestern coniferous forests : relation to site water balance. Ecology, 58 : 893-9.
- HAAS R.H., DODD J.D., 1972 - Water stress patterns in honey mesquite. Ecology, 53 : 674-80.
- HANSEN G.K., 1974 - Resistance to water flow in soil and plants : plant water status, stomatal resistance and transpiration of italian Rye-Grass, as influenced by transpiration demand and soil water depletion. Acta Agric. Scand., 24 : 83-92.
- HANSON H.C., 1934 - A comparison of methods of botanical analysis of the native prairie in western North Dakota. J. Agric. Res., 49, 9 : 815-42.
- HARPER J.L., OGDEN J., 1970 - The reproductive strategy of higher plants. I: the concept of strategy with special reference to Senecio vulgaris L. J. Ecol., 58 : 681-98.
- HARPER J.L., WHITE J., 1974 - The demography of plants. Ann. Rev. Ecol. and Syst., 5 : 419-63.
- HEGI G., 1907 - Illustrierte Flora von Mittel-Europa. J.F. Lehmann, München.
- HERBÈS J.M. d', 1976 - Carte lithologique du Montpelliérais (non publié).
- HERBÈS M.C. d', POISSONET P., en prép. - Cartes détaillées de la végétation et du milieu sur le causse d'Aumelas (non publié).
- HILL M.O., 1973 - Diversity and evenness : a unifying notation and its consequences. Ecology, 54, 2 : 427-32.
- HORN H.S., 1968 - Regulation of animal numbers : a model counter example. Ecology, 49 : 776-8.
- HUMBERT J., 1977 - Contribution à l'étude des transferts hydriques dans le système sol-plante-atmosphère. Thèse de spécialité, Univ. Louis Pasteur, Strasbourg, 181 p.
- HSIAO T.C., 1973 - Plant responses to water stress. Ann. Rev. Pl. Physiol., 24 : 352-403.
- JACOB F., 1970 - La logique du vivant. Une histoire de l'hérédité. N.R.F., Gallimard, Paris, 354 p.
- JOFFRE R., 1976 - Essai de typologie des parcours du Montpelliérais. Mémoire de D.E.A., U.S.T.L., Montpellier, 35 p.
- JORDAN W.R., 1970 - Growth of cotton seedlings in relation to maximum daily plant water potential. Agron. J., 62 : 699-701.

- ° JORDAN W.R., RITCHIE J.T., 1971 - Influence of soil water stress on evaporation, root absorption and internal water status of cotton. Pl. Physiol., 48 : 733-88.
- KAPPEN L., LANGE O.L., SHULZE E.D., EVENARI M., BUSCHBOM U., 1972 - Extreme water stress and photosynthetic activity of the desert plant Artemisia herba-alba Asso. Oecologia, 10 : 177-82.
- ° KAUFMAN M.R., 1969 - Water relations of Pine seedlings in relation to root and shoot growth. Pl. Physiol., 43 : 281-8.
- ° KAYS S., HARPER J.L., 1974 - The regulation of plant and tilles density in a grass sward. J. Ecol., 62 : 97-105.
- KEMP C.D., 1960 - Methods of estimating the leaf area of grasses from linear measurements. Ann. of Bot., 24, 96 : 491-9.
- KLEPPER B., TAYLOR H.M., HUCK M.G., FISCUS E.L., 1973 - Rooting density and water extraction patterns for Corn (Zea mays L.). Agron. J., 65 : 965-8.
- ° KOZLOWSKI T.T. (éditeur), 1968 - Water deficits and plant growth. Vol.1. Aoademic Press, New-York and London, 300 p.
- ° KRAMER P.J., 1969 - Plant and soil water relationships. A modern synthesis. McGraw-Hill, New-York, 218 p.
- LANG A.R.G., GARDNER W.R., 1970 - Limitation of water flux from soil to plants. Agron. J., 62, 6 : 693-5.
- ° LARCHER W., 1975 - Physiological plant ecology. Springer Verlag, Berlin, 252 p.
- LAUDE P., 1966 - The nature of the summer dormancy in perennial grasses. Bot. Gaz., 114 : 284-92.
- ° LAW R., 1979 - The cost of reproduction in annual meadow grass. Amer. Nat., 113 : 3-16.
- LAWLOR D.L., 1972 - Growth and water use of Lolium perenne. I: water transports, II: plant growth. J. Appl. Ecol., 9 : 79-105.
- LAWLOR D.L., LAKE J.V., 1976 - Evaporation rate, leaf water potential and stomatal conductance in Lolium, Trifolium and Lysimachia in drying soil. J. Appl. Ecol., 13, 2 : 639-46.
- ° LE FLOC'H E. et al., 1969 - Cartographie de la végétation et de son écologie. In: Atlas régional du Languedoc-Roussillon (dir. R.DUGRAND), éd. Berger-Levrault, Paris.
- LEIGH E.G., 1965 - On the relationships between productivity, biomass, diversity and stability of a community. Proc. Nat. Acad. Sci., 53 : 777-83.

- ° LEVINS R., 1968 - Evolution in changing environment. Princeton Univ. Press, 120 p.
- ° LEVITT J., SULLIVAN C.Y., KRULL E., 1960 - Some problems in drought resistance. Bull. Res. Council. Isr., 8, D : 173-9.
- ° LEVY E.B., MADDEN E.A., 1933 - The point method of pasture analysis. New Zél. J. of Agric., 46 : 267-79.
- ° LONG G., 1974 - Diagnostic phyto-écologique et aménagement du territoire. Tome I: principes généraux et méthodes. Masson et Cie, Paris, 256 p.
- ° LUDLOW M.M., 1975 - Effect of water stress on the decline of leaf net photosynthesis with age. In: Environmental biological control of photosynthesis, R.Marcelle (éd.) : 123-34.
- ° LUDLOW M.M., NG T.T., 1974 - Water stress suspends leaf ageing. Plant Sci. letters, 3 : 235-40.
- ° McARTHUR R.H., WILSON E.O., 1967 - The theory of island biogeography. Princeton Univ. Press, 203 p.
- McNAUGHTON S.J., 1968 - Structure and fonction of California grasslands. Ecology, 49 : 962-72.
- McWILLIAM J.R., KRAMER P.J., 1968 - The nature of the perennial response in mediterranean grasses. Austr. J. Agric. Res., 19 : 381-95.
- ° MAXWELL J.O., 1977 - A fonctionnal analysis of leaf growth and shoot production in Agropyron-dominated ecosystem. Ph.D.Thesis, Univ. Saskatchewan, Canada, 160 p.
- MEYER R.F., BOYER J.S., 1972 - Sensitivity of cell division and cell elongation to low water potentials in Soybean hypocotyls. Planta., 108 : 77-87.
- NAYLOR R.E.L., 1976 - Changes in the structure of plant populations. J. Appl. Ecol., 13, 2 : 513-21.
- NEWMAN E.I., 1973 - Permeability to water of the roots of five herbaceous species. New Phytol., 72 : 547-55.
- ° ODENING W.R., STRAIN B.R., OECHEL W.C., 1974 - The effect of decreasing water potential on net CO2 exchange of intact desert shrubs. Ecology, 55 : 1086-95.
- ° ODUM E.P., 1959 - Fundamentals of ecology. W.B. Sanders company, Philadelphie, 546 p.
- OPPENHEIMER H.R., 1960 - Adaptation to drought : xerophytism. UNESCO Arid zone Res., 15 : 105-38.
- ° PARCEVAUX S. de, 1972 - Contribution à l'étude des échanges gazeux au niveau des feuilles : rôle des résistances ou longueurs de diffusion en écophysologie. Thèse de Doctorat ès-Sciences, Orsay, 86 p. et annexes.

- PAZOUREK J., 1968 - Effect of age on water loss of leaves. Biologia Plant., 10 : 27-30.
- ° PIANKA E.R., 1970 - On r and K selection. Amer. Nat., 104 : 592-7.
- ° POISSONET P., POISSONET J., 1969 - Etude comparée de diverses méthodes d'analyse de la végétation des formations herbacées denses et permanentes. Conséquences pour les applications agronomiques. Doc. n°50, C.N.R.S.-C.E.P.E., Montpellier, 113 p.
- ° PONCE N., 1978 - Contribution à l'étude des régimes hydriques de deux cultures sous conditions naturelles. Thèse de spécialité, U.S.T.L., Montpellier, 114 p.
- ° RADCLIFFE J.E., MOUNTIER N.S., 1964 - Problems in measuring pasture composition in the field. New Zél. J. of Bot., 2, 1 : 90-105.
- ° RAMBAL S., 1975 - Méthode neutronique de mesure de la teneur en eau d'un sol en place. I: hydrodynamique d'une parcelle expérimentale. Doc. n°80, C.N.R.S.-C.E.P.E., Montpellier, 105 p.
- ° REDMAN R.E., 1976 - Plant-water relationships in mixed grasslands. Oecologia, 23 : 263-95.
- RIPLEY E.A., SAUGIER B., 1974 - Microclimate and production of a native grassland. A micrometeorological study. Oecol. Plant., 9, 4 : 333-63.
- RITCHIE G.A., HINCKLEY T.M., 1971 - Evidence for error in pressure-bomb estimates of stem xylem potentials. Ecology, 52 : 534-6.
- ° RITCHIE G.A., HINCKLEY T.M., 1975 - The pressure chamber as an instrument for ecological research. Adv. in Ecol. Res., 9 : 166-253.
- ° ROY J., 1977 - Relations entre deux paramètres phytologiques (phytomasse, indice foliaire) et les informations recueillies par point-quadrat dans deux formations herbacées méditerranéennes. Mémoire de D.E.A., U.S.T.L., Montpellier, 36 p.
- SARUKHAN J., 1971 - Studies on plant demography. Ph.D.Thesis, Univ. of Wales, 150 p.
- SARUKHAN J., HARPER J.L., 1973 - Studies on plant demography : Ranunculus repens, R. bulbosus, R. acris. J. of Ecol., 61 : 675-716.
- ° SAUGIER B., 1974 - Transports de CO₂ et vapeur d'eau à l'interface végétation-atmosphère. Interactions du microclimat avec le comportement physiologique des plantes prairiales. Thèse de Doctorat ès-Sciences, U.S.T.L., Montpellier, 155 p. et annexes.
- SCHULZE E.D., LANGE O.L., KAPPEN L., BUSCHBOM U., EVENARI M., 1973 - Stomatal responses to changes in temperature at increasing water stress. Planta., 110 : 29-42.

- SEDGLEY R.H., SEATON K.A., STERN W.R., 1973 - A field method for determining soil water availability to crops. In: Réponse des plantes aux facteurs climatiques, Actes Coll. Uppsala, 1970 (Ecologie et conservation, 5), UNESCO, Paris, 1973 : 527-30.
 - SHEEHY J.E., PEACOCK J.M., 1977 - Microclimate, canopy structure and photosynthesis in canopies of three contrasting temperate forage grasses. I: canopy structure and growth. Ann. of Bot., 41 : 567-78.
 - SHOLANDER P.F., HAMMEL H.T., BRADSTREET E.D., HEMMINGSEN E.A., 1965 - Sap pressure in vascular plants. Science, 148 : 339-46.
 - SLATYER R.O., 1967 - Plant-water relationships. Academic Press, New-York and London, 206 p.
 - SOROCEANU E., 1936 - Recherches phytosociologiques sur les pelouses méso-xérophiles de la plaine languedocienne (Brachypodium phoenicoides). Comm. S.I.G.M.A. n°10, 123 p.
 - SPEDDING C.R.N., LARGE R.V., 1957 - A point-quadrat method for the description of pasture in terms of height and density. J. Brit. Grassl. Soc., 12, 1 : 229-34.
- STOCKER R., WEATHERLEY P.E., 1971 - The influence of the root system on the relationships between the rate of transpiration and depression of leaf water potential. New Phytol., 70 : 547-54.
- SUCOFF E., 1972 - Water potential in red Pine : soil moisture, evapotranspiration, crown position. Ecology, 53 : 681-6.
 - THOMAS W., LAZENBY A., 1968 - Some comparisons of inclined point-quadrat and airflow planimeter methods for measuring leaf area index of grass swards. J. Brit. Grassl. Soc., 23, 4 : 268-73.
- THOMAS J.C., BROWN K.W., JORDAN W.R., 1976 - Stomatal responses to leaf water potential as affected by preconditioning water stress in the fields. Agron. J., 68 : 706-8.
- TURITZIN S.N., 1978 - Canopy structure and potential light competition in two adjacent annual plant communities. Ecology, 59, 1 : 161-7.
 - VAN DEN HONERT T.H., 1948 - Water transport in plants as a catenary process. Disc. Faraday Soc., 3 : 146-53.
- WANGERMANN E., 1965 - Longevity and ageing in plant and plant organs. Encycl. Pl. Physiol., 15, 2 : 1026-57.
- WARING R.H., CLEARY B.D., 1967 - Plant moisture stress : evaluation by pressure-bomb. Science, 155 : 1248-54.
- WARREN-WILSON J., 1963 - Errors resulting from thickness of point-quadrat. Austr. J. of Bot., 11 : 178-88.

- ° WARREN-WILSON J., 1965 a - Stand structure and light penetration.
I: analysis by point-quadrat. J. Appl. Ecol., 2, 2 : 383-90.
- ° WARREN-WILSON J., 1965 b - Point-quadrat analysis of foliage distribution for plant growing singly or in rows. Austr. J. of Bot., 13, 3 : 405-9.
- ° WATSON D.J., 1947 - Comparative physiological study of the growth of fields crops. Ann. of Bot., 11, 41 : 41-76.
- ° WEATHERLEY P.E., 1963 - The pathway of water movement across the root cortex and leaf mesophyll of transpiring plants.
In: the water relations of plants. (A.J. Rutter et F.H. Whitehead, éds), Blackwell, London : 85-100.
- ° WEATHERLEY P.E., 1951 - Studies in water relations of the cotton plant. II: diurnal and seasonal variations in relative turgidity and environmental factors. New Phytol., 50 : 36-51.
- WHITTAKER R.H., 1972 - Evolution and measurement of species diversity. Taxon., 21, 2 et 3 : 213-51.
- ° WHITTAKER R.H., 1975 - The design and stability of some plant communities. In: unifying concepts in ecology (W.H. Van Dobben et R.H. Lowe McConnell, éds), Dr W. Junk, The Hague: 169-81.
- WOOLHOUSE H.W., 1967 - The nature of senescence in plants.
In: aspects of the biology of ageing (H.W. Woolhouse, éd), Cambridge Univ. Press : 179-213.

ADDITIF

- ° FERRE P., 1974 - Essai de typologie du Montpelliérais.
C.N.R.S.-C.E.P.E., Montpellier, 47 p. (ronéo)

ACADÉMIE DE MONTPELLIER
UNIVERSITÉ DES SCIENCES ET TECHNIQUES DU LANGUEDOC

THÈSE

présentée à l'Université des Sciences et Techniques du Languedoc
pour obtenir le grade de

DOCTEUR de 3^{ème} Cycle en Écologie Générale et Appliquée
Option Écologie Terrestre

QUELQUES BASES PHYSIOLOGIQUES SIMPLES POUR TENTER D'INTERPRÉTER LA PLACE OCCUPÉE PAR QUATRE GRAMINÉES DANS DEUX COMMUNAUTÉS HERBACÉES SPONTANÉES DES GARRIGUES DU MONTPELLIÉRAIS

II — Annexes

par

Jean Marc d'HERBÈS
Ingénieur agronome

soutenue le 14 Décembre 1979, devant la Commission d'Examen

Jury :

M. A. BERGER
M. M. GODRON
M. M. GOUNOT
M. J. POISSONET
M. B. SAUGIER

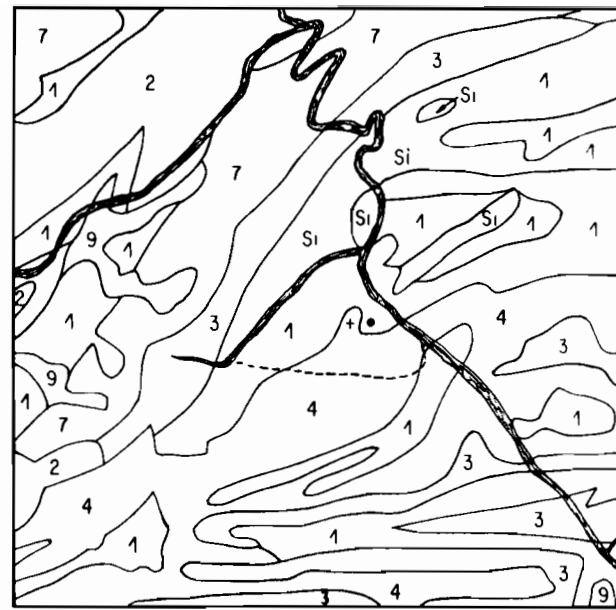


commune d'Aumelas

Echelle 1/250 000

Figure 1 - Situation de la commune d'Aumelas et emplacement approximatif de la zone d'étude sur la carte des communes des hautes garrigues du Montpelliérais (d'après FERRE, 1974).

- limites du Montpelliérais
- - - limites des communes
- ▨ zone d'étude



Échelle. 1/50 000

emplacement des stations: ● station R
+ station P

LÉGENDE

- 9 _ dépôts quaternaires: alluvions _ colluvions
- 1 _ calcaires marneux _ marno-calcaires
- 2 _ calcaires massifs non lapiazés
- 3 _ calcaires massifs lapiazés
- 4 _ dolomies _ calcaires dolomitiques
- 7 _ conglomérats
- Si _ présence de chailles, grès, calcaires gréseux ou siliceux à l'intérieur du faciès

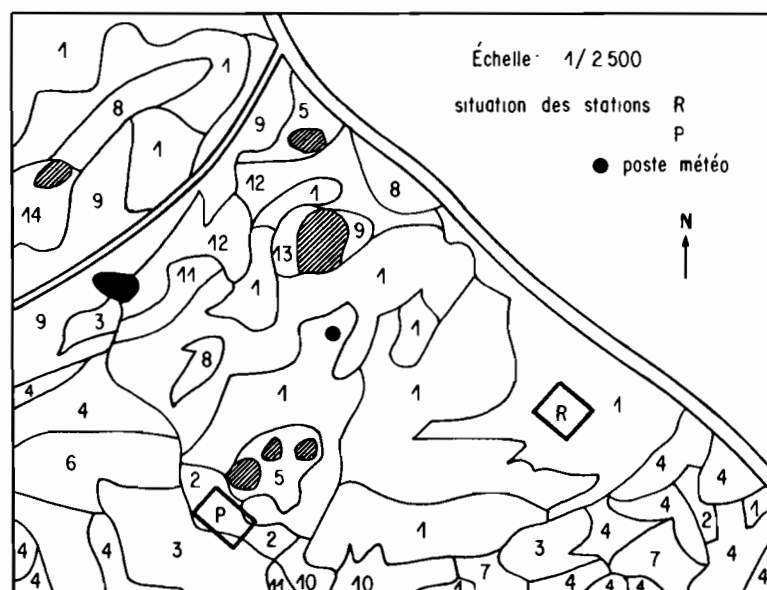
COHÉSION

- meuble
- peu résistante à résistante
- résistante à très résistante
- très résistante
- friable au peu résistante ou résistante
- friable à peu résistante

STRUCTURE _ DÉBIT

- amorphe
- en plaquettes ou bancs minces
- en "poquets", puis éléments grossiers
- massive et diaclasée
- "caverneuse" ou en gros bancs
- éléments fin et grossiers

Figure 2 - Extrait de la carte détaillée des principaux faciès lithologiques des hautes garrigues du Montpelliérais (d'HERBES, 1976)



Échelle 1/2 500

situation des stations R

P

● poste météo

- | | | | |
|-----------|-----------|------------|-------------------------|
| 1 _ BR-TV | 5 _ CV-BR | 9 _ BE-DG | 13 _ BU-BE |
| 2 _ BP-GS | 6 _ BP-BE | 10 _ BE-BR | 14 _ CV-CR |
| 3 _ BR-BP | 7 _ BP-BR | 11 _ BR-BE | ● Bosquet de chêne vert |
| 4 _ BR-GS | 8 _ GS-BR | 12 _ BR-DG | ● Zone brutée |

Figure 3 - Extrait de la carte détaillée des faciès de végétation du Mas de Figuières, commune d'Aumelas (d'HERBES M.C. et POISSONET P., en prép.)

Figure 4 : Schéma des dispositifs expérimentaux dans les deux stations.



essai de fertilisation



zone d'échantillonnage pour les mesures du potentiel hydrique foliaire



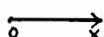
zone d'échantillonnage pour les mesures de production



tube de mesure neutronique de l'humidité du sol



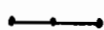
ligne permanente



axe de tirage au sort des lignes temporaires



ligne temporaire



clôture

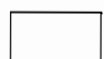
a- station R, avec figuration des éléments de station



"poches" : zones non caillouteuses, à végétation dense

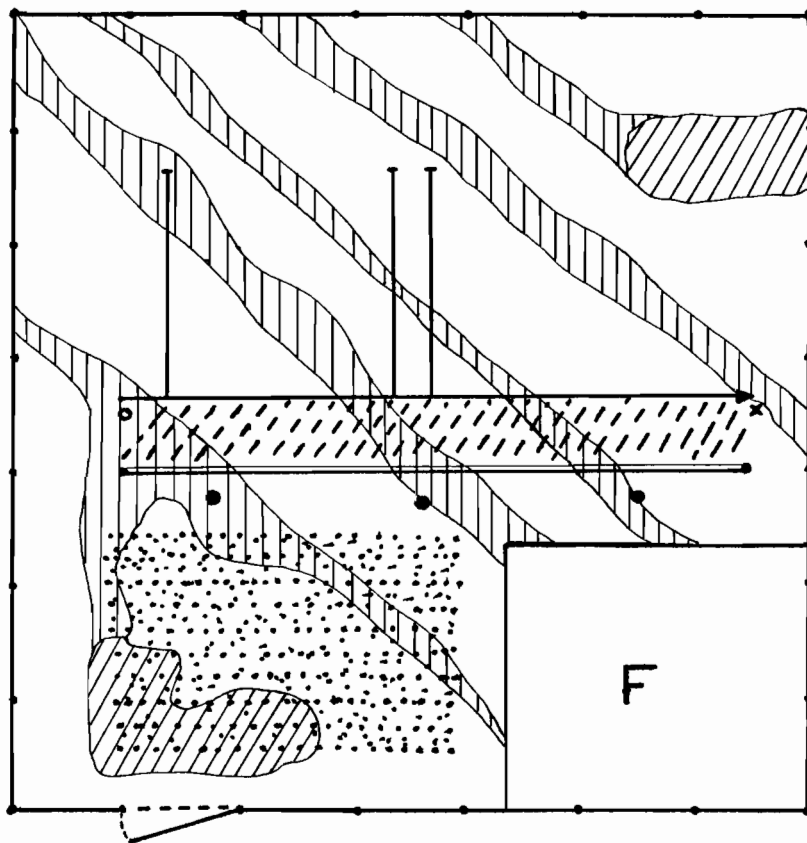


"réseaux" : bancs marneux, fraction fine importante, végétation assez dense

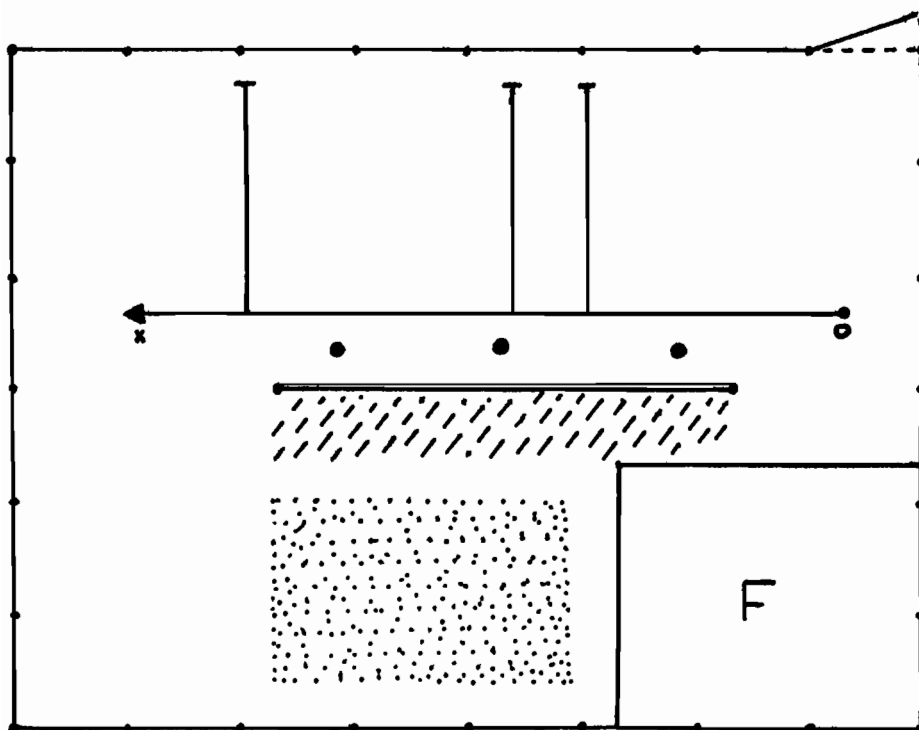


"affleurements" calcaréo-marneux : zone très caillouteuse, à végétation claire ou nulle

b- station P, homogène dans son ensemble, avec une micro-hétérogénéité diffuse, non représentée.



a



b

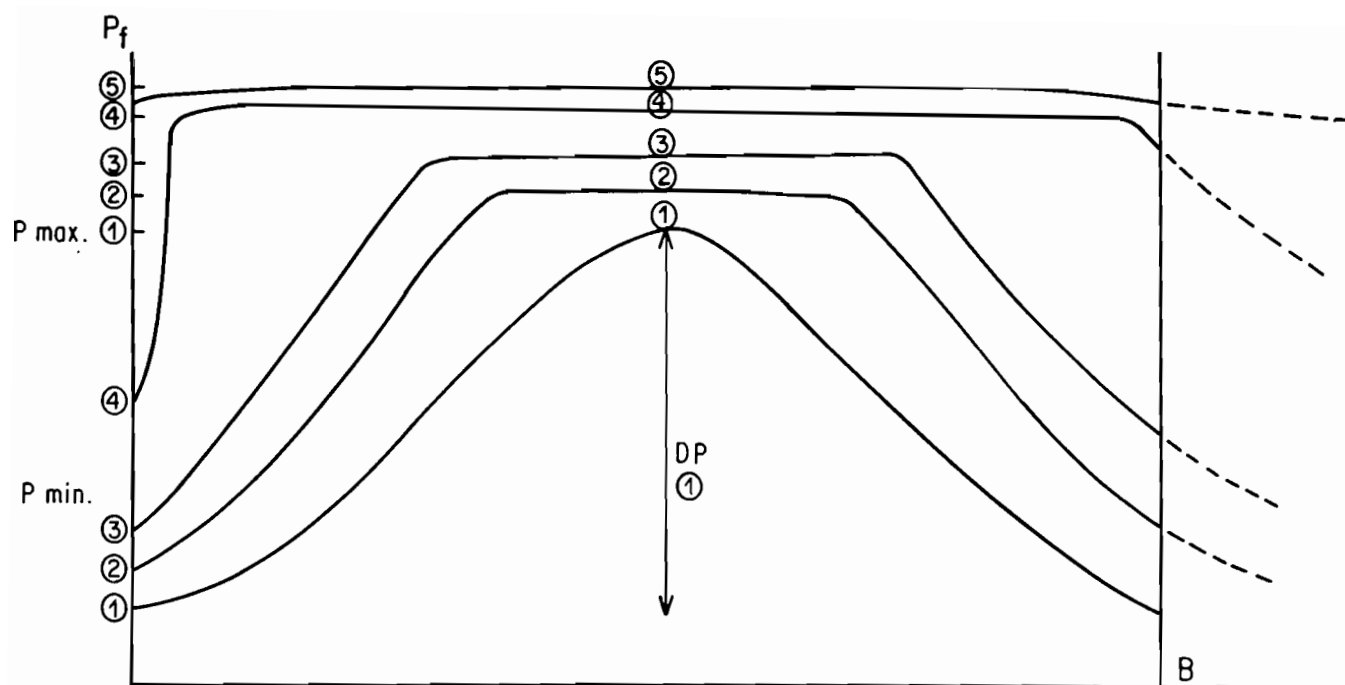


Figure 8 - Variations théoriques du potentiel hydrique foliaire, pour des déficits croissants -de 1 à 5. (A) lever et (B) coucher du soleil

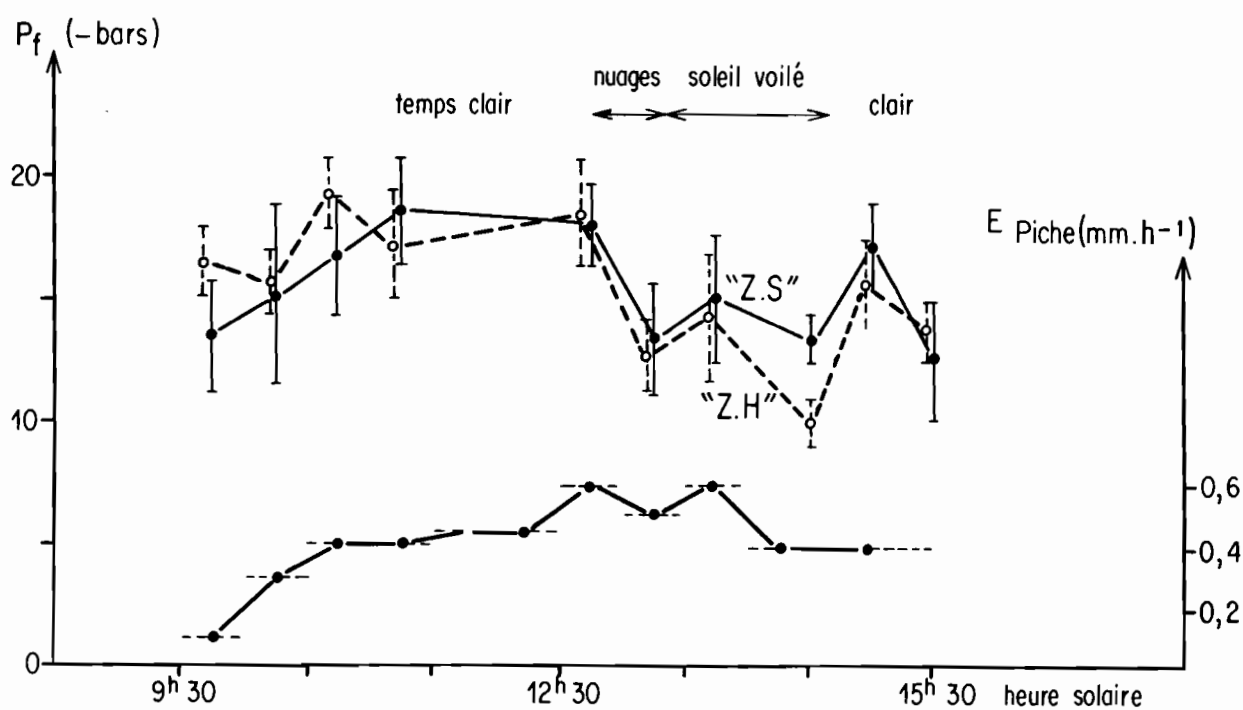


Figure 9 - Evolution du potentiel hydrique foliaire au voisinage du maximum journalier pour une espèce (BR), le 8.03.78

Mesures toutes les 5 mn : les traits verticaux représentent l'écart à la moyenne calculée par demi-heure.

"Z.S." : zone "sèche"

"Z.H." : zone "humide" (voir texte page 48)

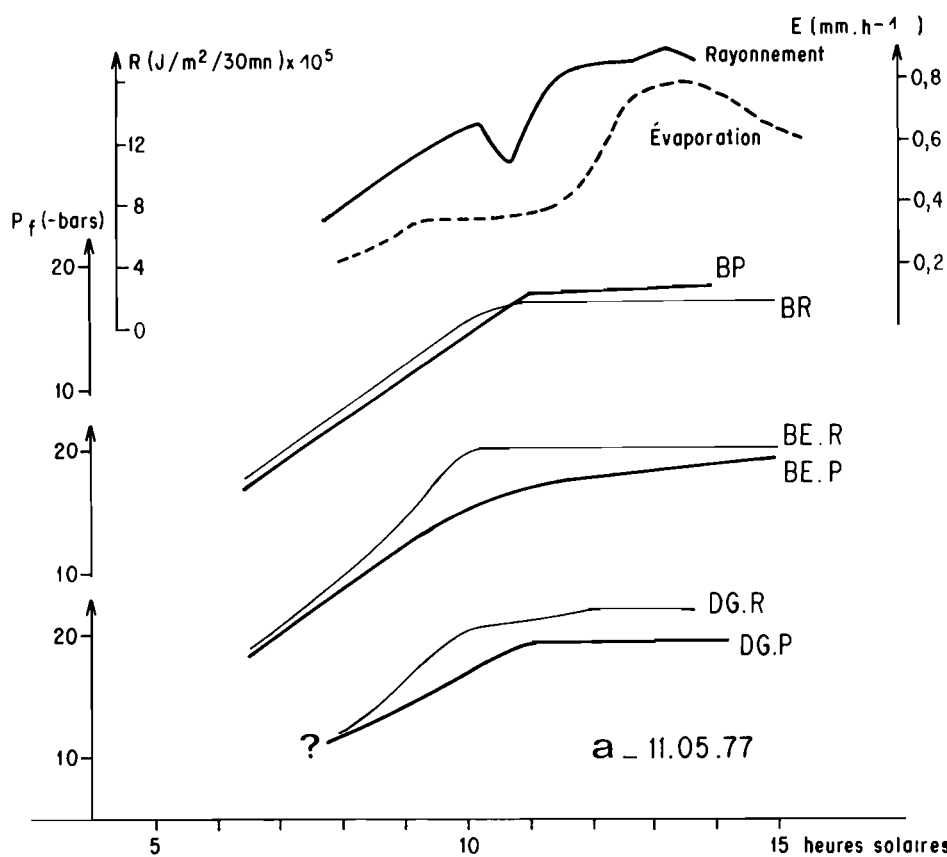


Figure 10a - Courbes journalières comparées du potentiel hydrique foliaire :
journée du 11.05.77, temps clair

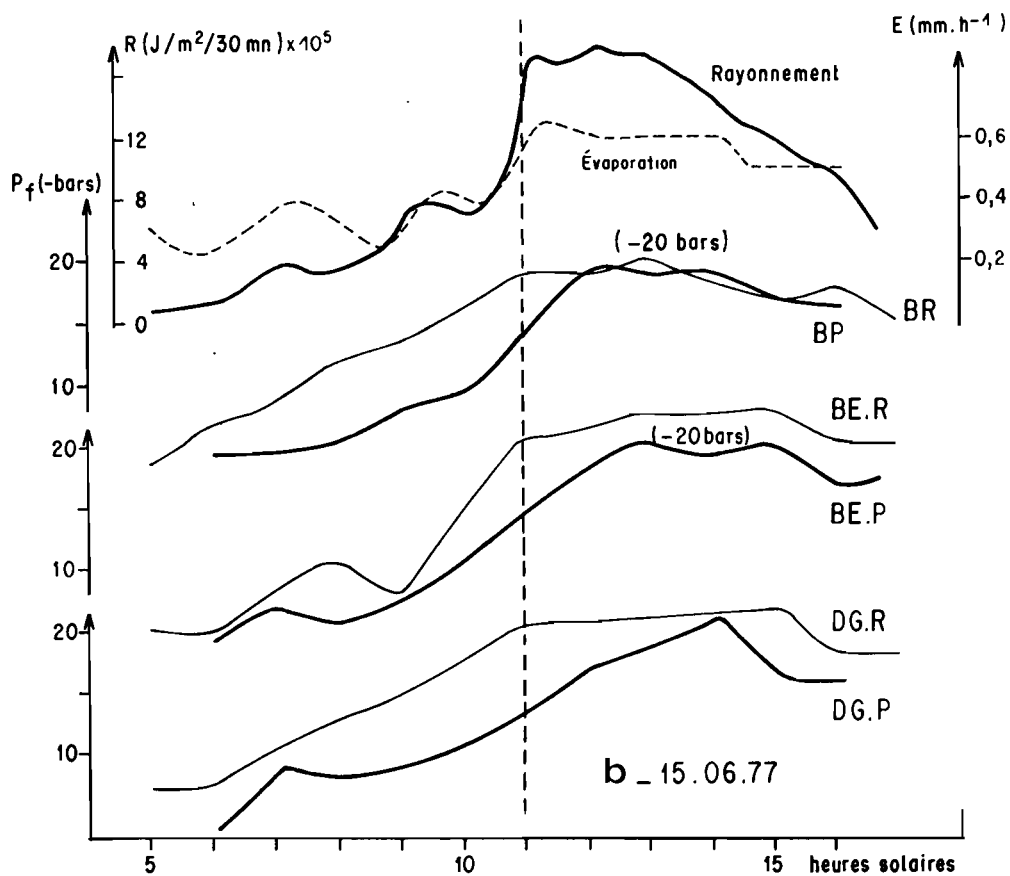


Figure 10b - Courbes journalières comparées du potentiel hydrique foliaire :
journée du 15.06.77, temps nuageux le matin, clair l'après-midi

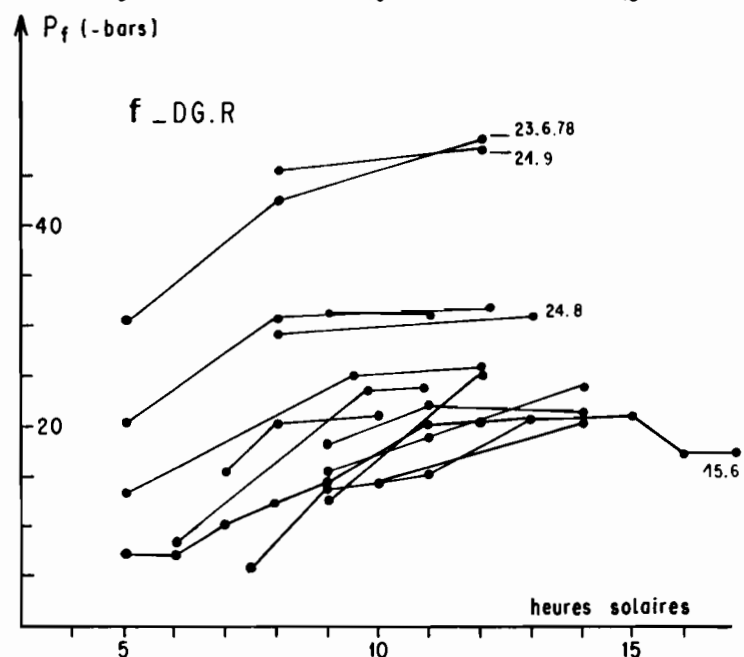
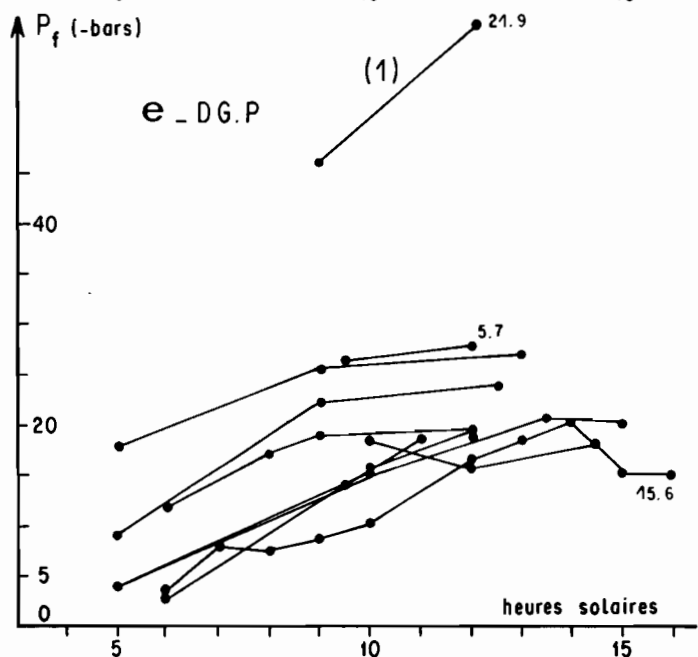
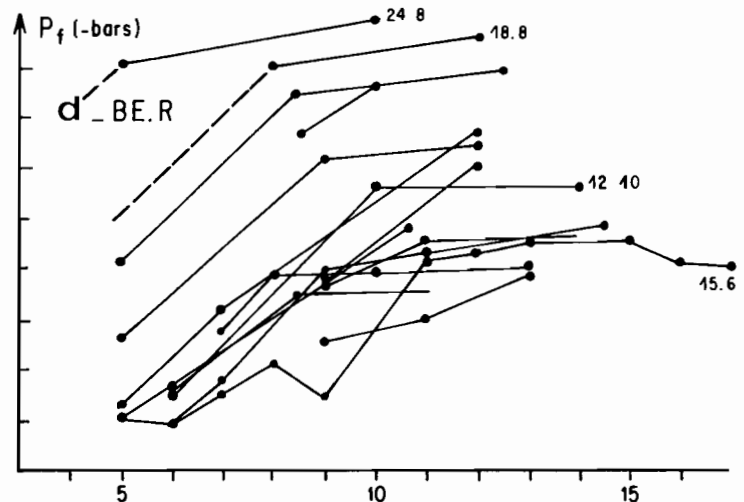
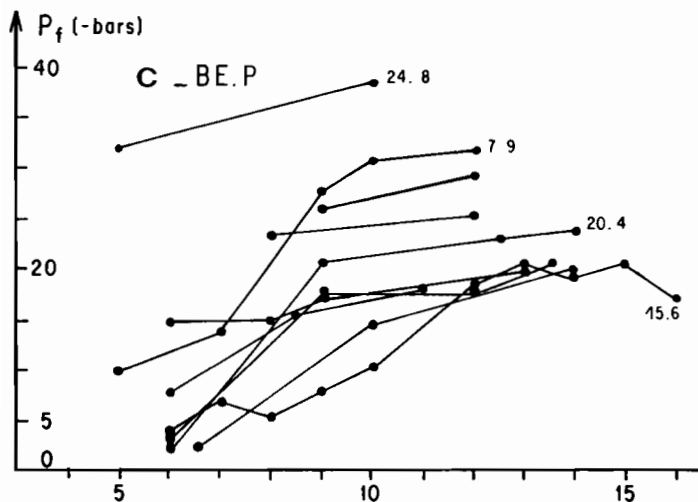
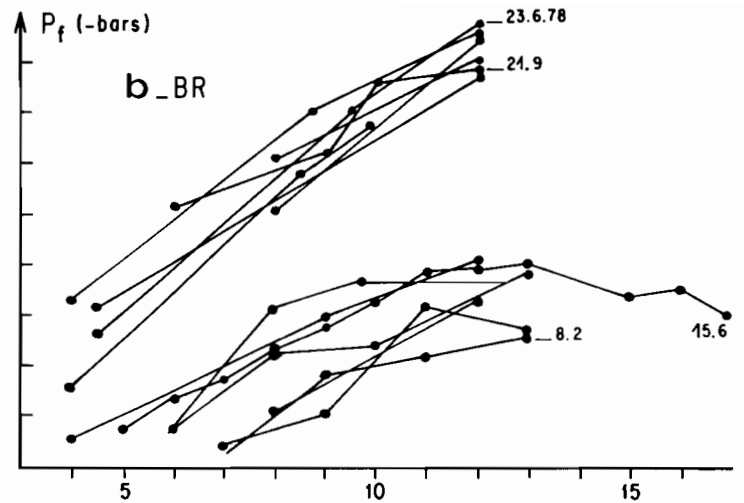
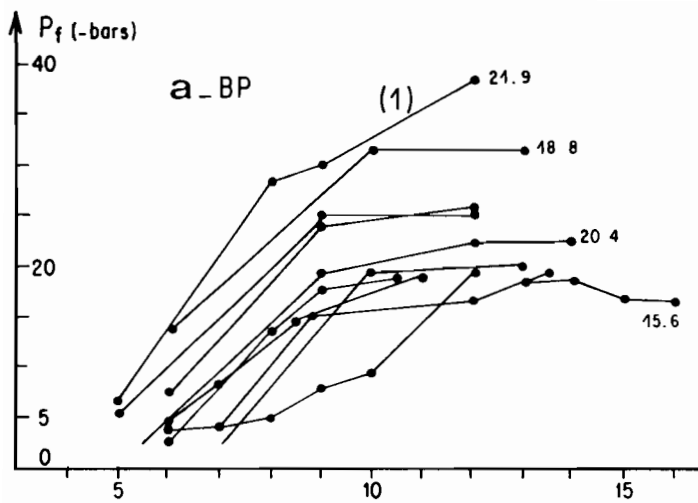
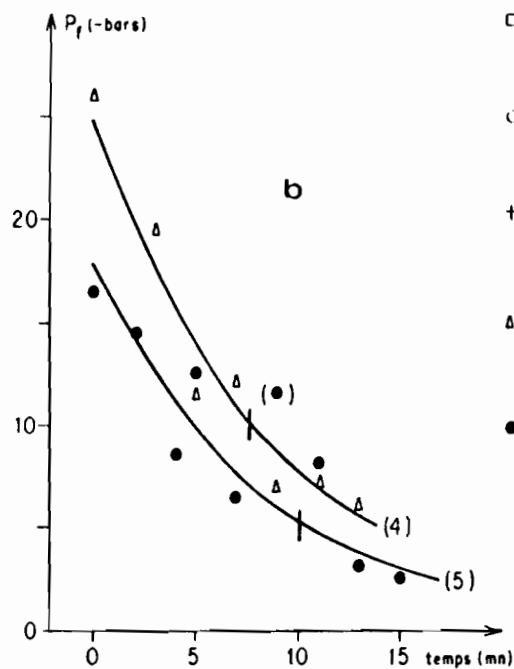
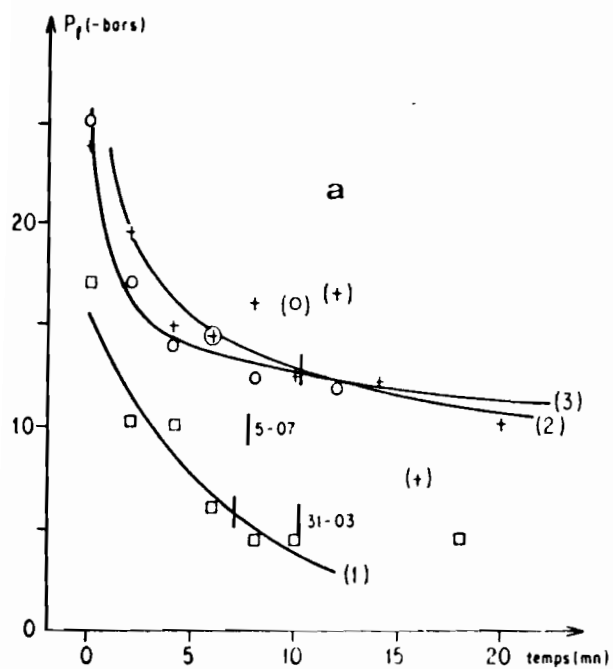


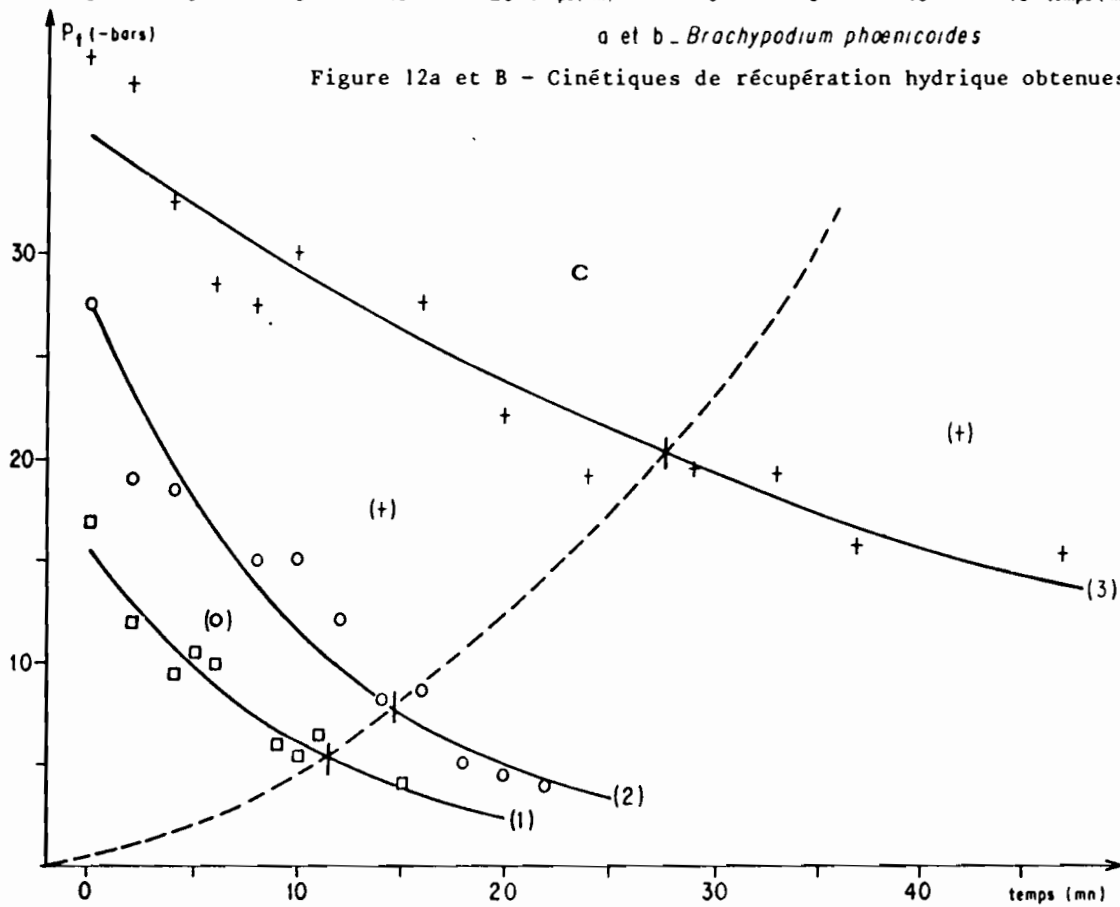
Figure 11 - Comparaison des familles de courbes journalières réalisées à différentes périodes de l'année.
Sauf indication contraire, les dates sont celles des mesures effectuées en 1977.
(1) voir texte



- (1) 6-06-78 $y = 17,36 x^{-0,59}$
 $r^2 = 0,93$
 $t_{80} = 6,5$
 $P_{min} = 3$
- (2) 23-06-78 $y = 23,41 x^{-0,26}$
 $r^2 = 0,92$
 $t_{80} = 10,37$
 $P_{min} = 10,5$
- † (3) 7-09-77 $y = 17,91 x^{-0,15}$
 $r^2 = 0,98$
 $t_{80} = 24,4$ (?)
 $P_{min} = 7,5$
- Δ (4) 5-07-77 $y = 24,91 e^{-0,12 x}$
 $r^2 = 0,94$
 $t_{80} = 7,73$
 $P_{min} = 6$
- (5) 31-03-78 $y = 17,91 e^{-0,12 x}$
 $r^2 = 0,85$
 $t_{80} = 10,05$
 $P_{min} = 2,5$

a et b - *Brachypodium phoenicoides*

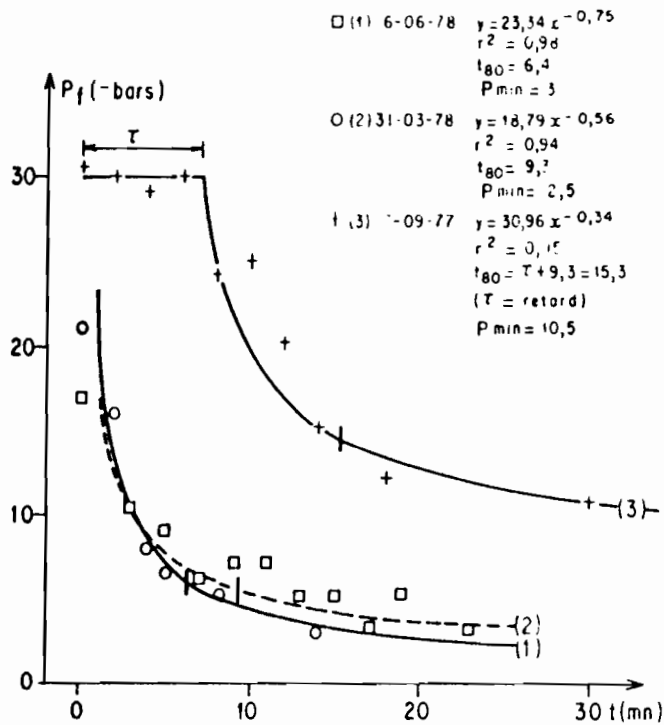
Figure 12a et B - Cinétiques de récupération hydrique obtenues pour BP



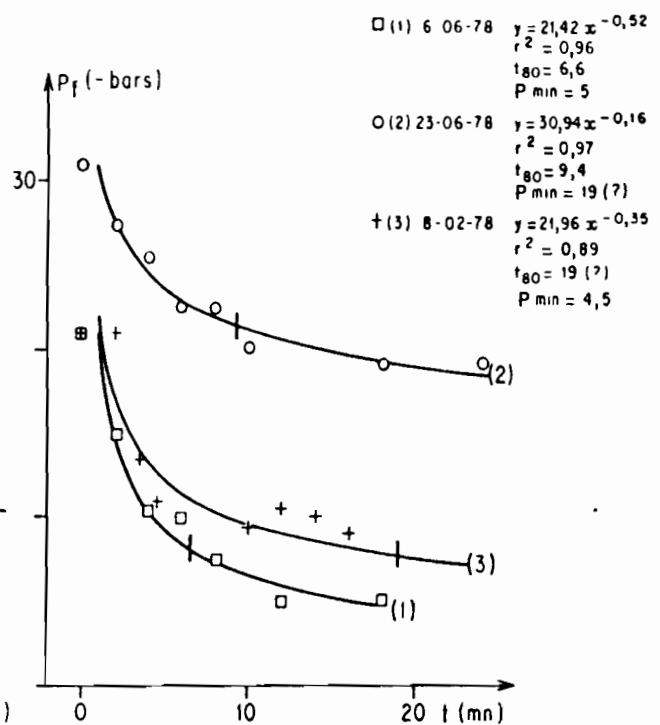
- (1) 6-06-78 $y = 15,52 e^{-0,09 x}$
 $r^2 = 0,94$
 $t_{80} = 11,30$
 $P_{min} = 2,5$
- (2) 7-09-77 $y = 27,75 e^{-0,09 x}$
 $r^2 = 0,95$
 $t_{80} = 14,45$
 $P_{min} = 2,5$
- † (3) 23-06-78 $y = 35,74 e^{-0,02 x}$
 $r^2 = 0,93$
 $t_{80} = 27,45$
 $P_{min} = 15$
- t_{80} = temps nécessaire pour réduire de 80 % la différence $P_{max} - P_{min}$

c - *Brachypodium ramosum*

Figure 12c - Cinétiques de récupération hydrique obtenues pour BR

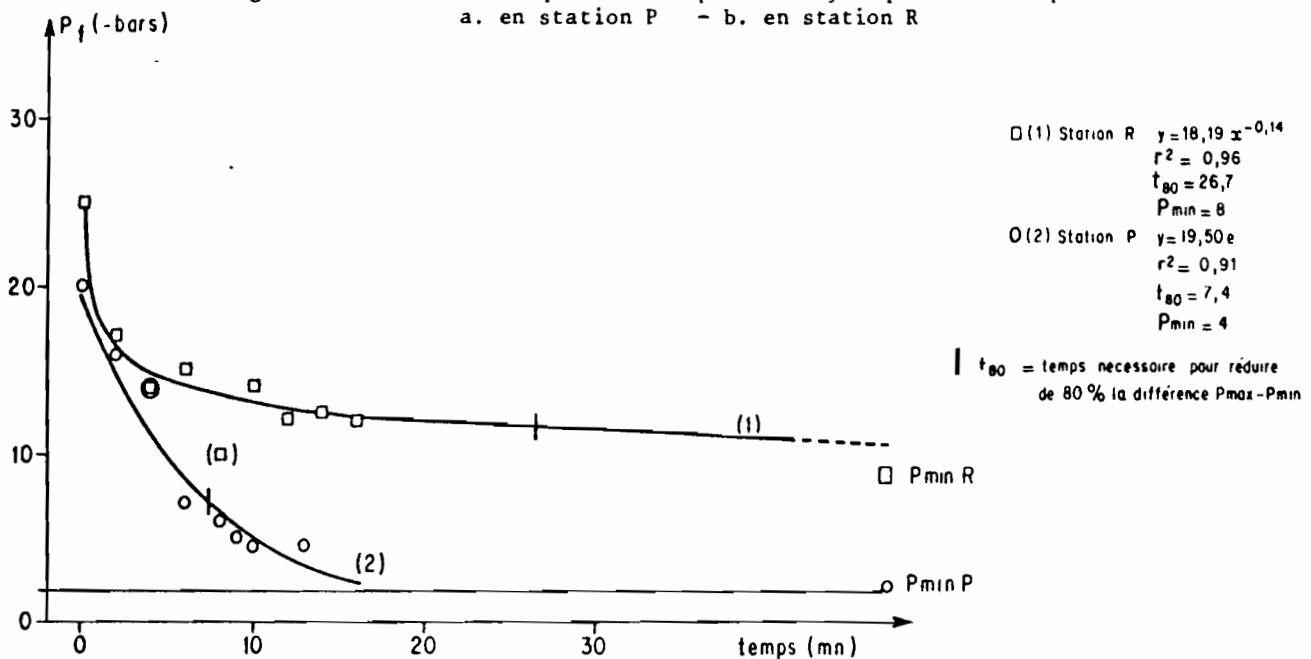


a - BE station P



b - BE station R

Figure 13a et b - Cinétiques de récupération hydrique obtenues pour BE
a. en station P - b. en station R



c - DG 6 06.78

Figure 13c - Cinétiques de récupération hydrique obtenues pour DG le même jour (T.06.78) en station R et P

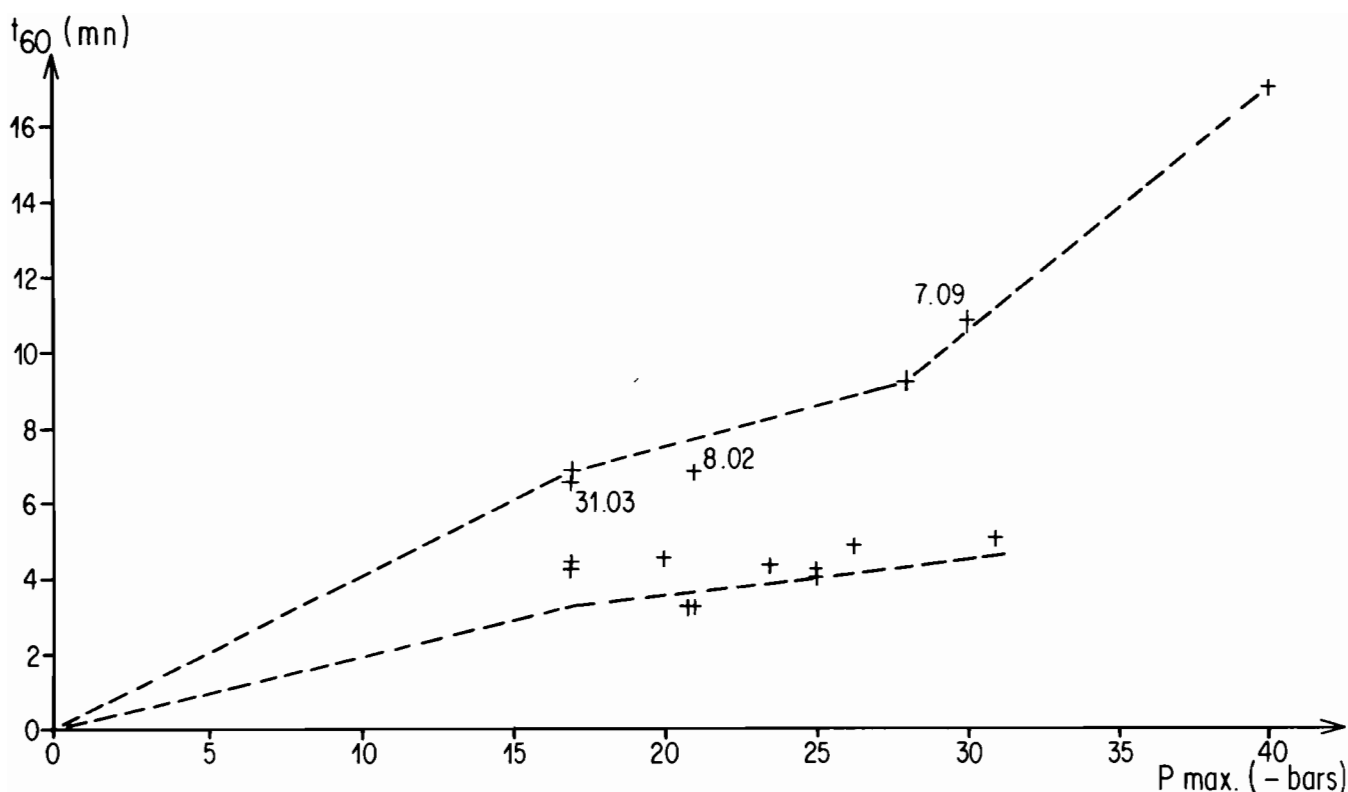


Figure 14 - Temps de base des cinétiques de récupération hydrique (t_{60}), en fonction du potentiel initial
 Les dates, sur la courbe supérieure, signalent trois points remarquables obtenus pour BP (31.03), BE.P (7.09) et BE.R (8.02)

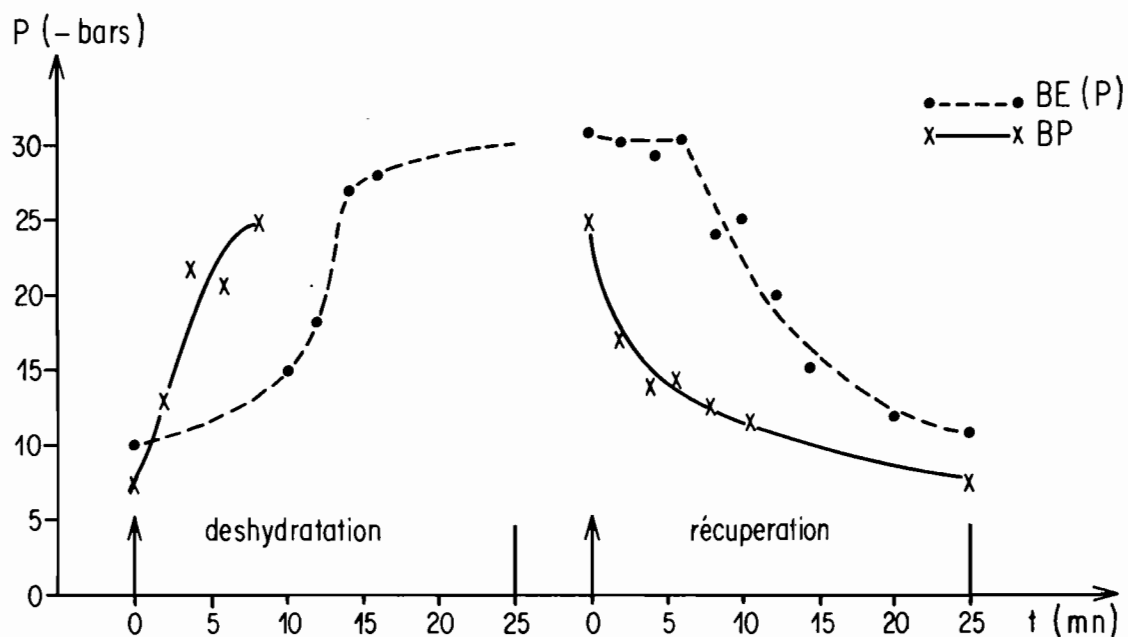


Figure 15 - Comparaison des cinétiques de récupération et de deshydratation, obtenues le même jour (7.09.77) pour BE.P et BP
 Les flèches indiquent les moments où les enceintes sont enlevées (deshydratation) ou posées sur la végétation (récupération)

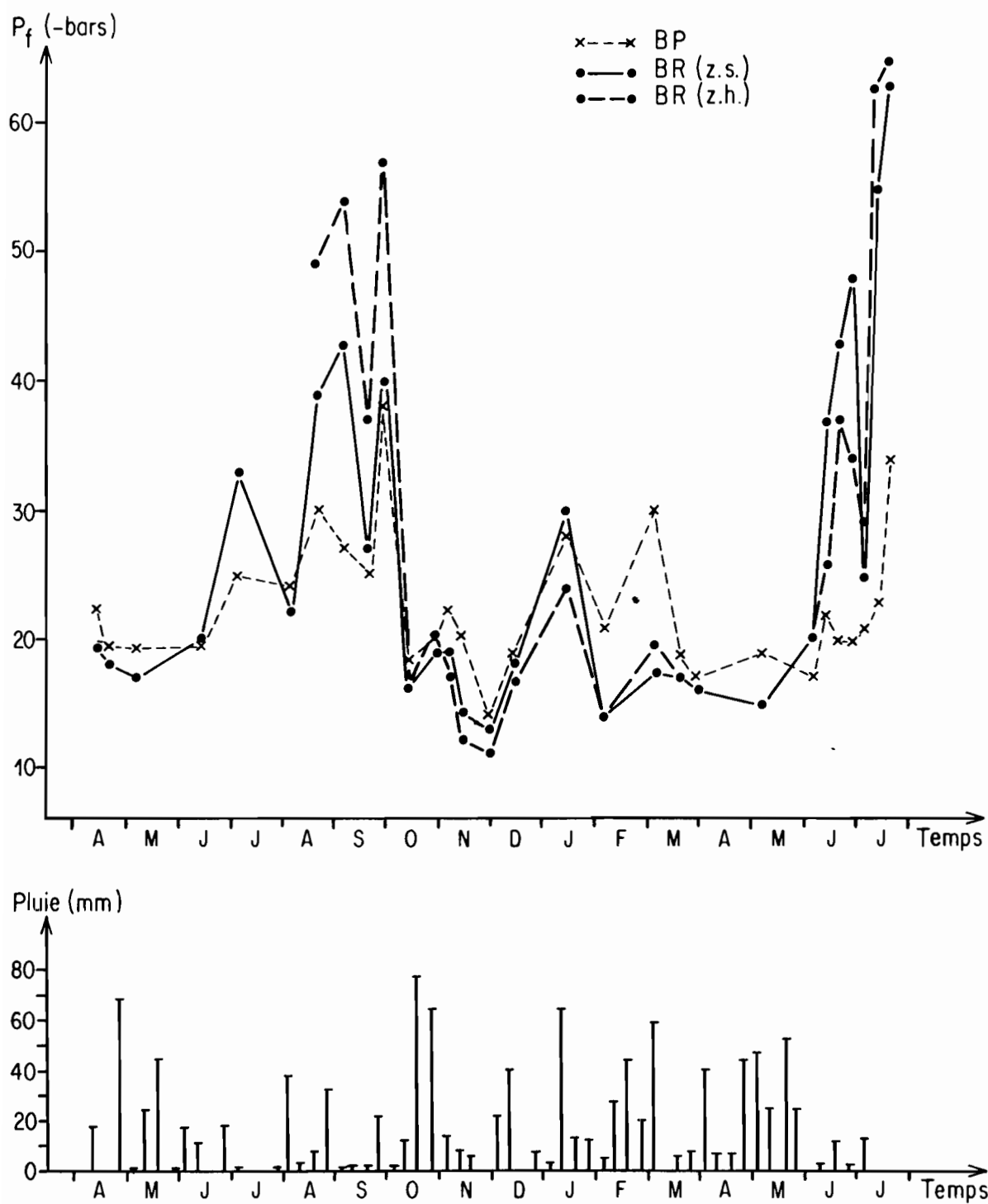


Figure 16a - Evolution annuelle des potentiels maximum journaliers, pour BR et BP

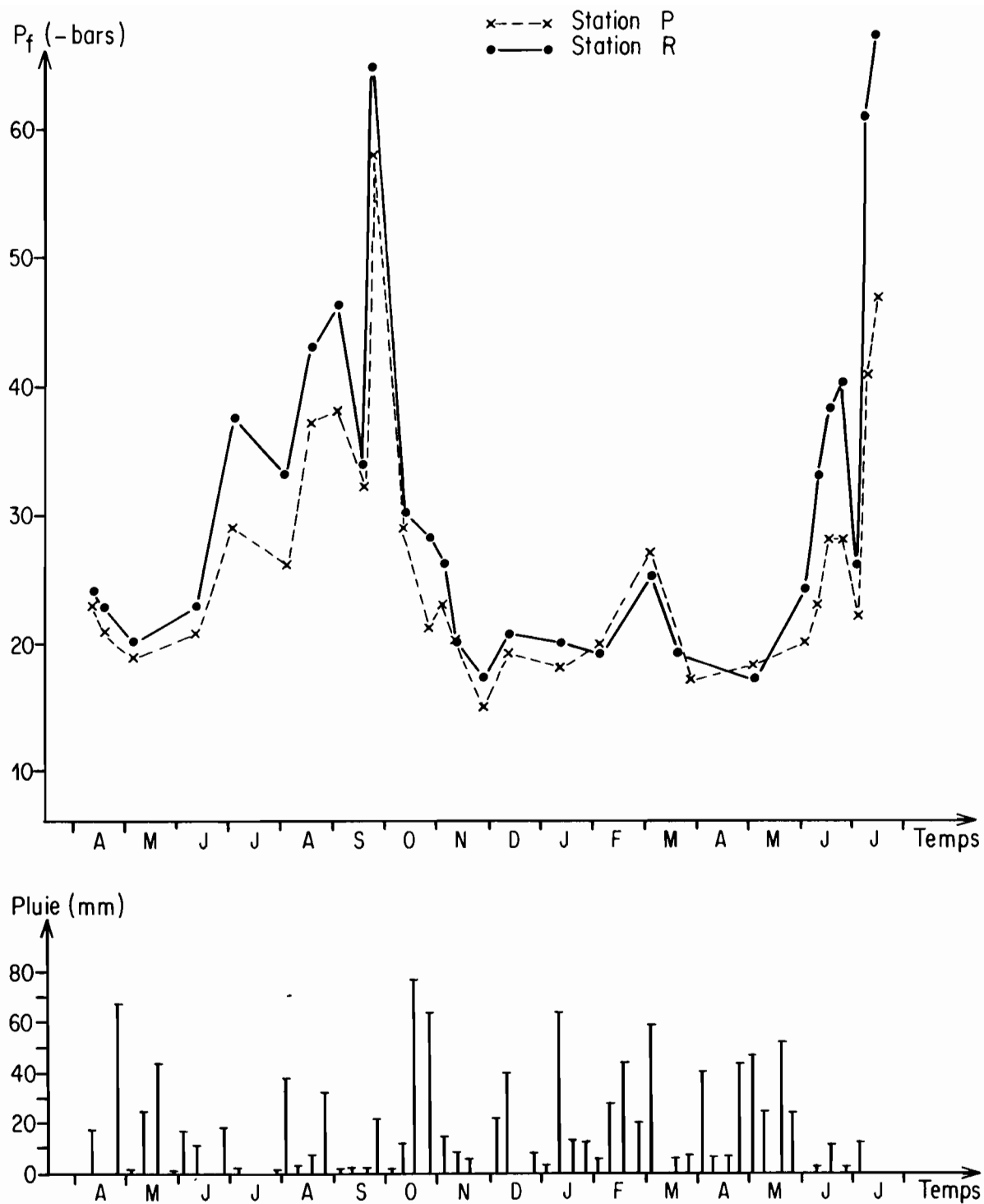


Figure 16b - Evolution annuelle des potentiels maximum journaliers pour BE.R et BE.P

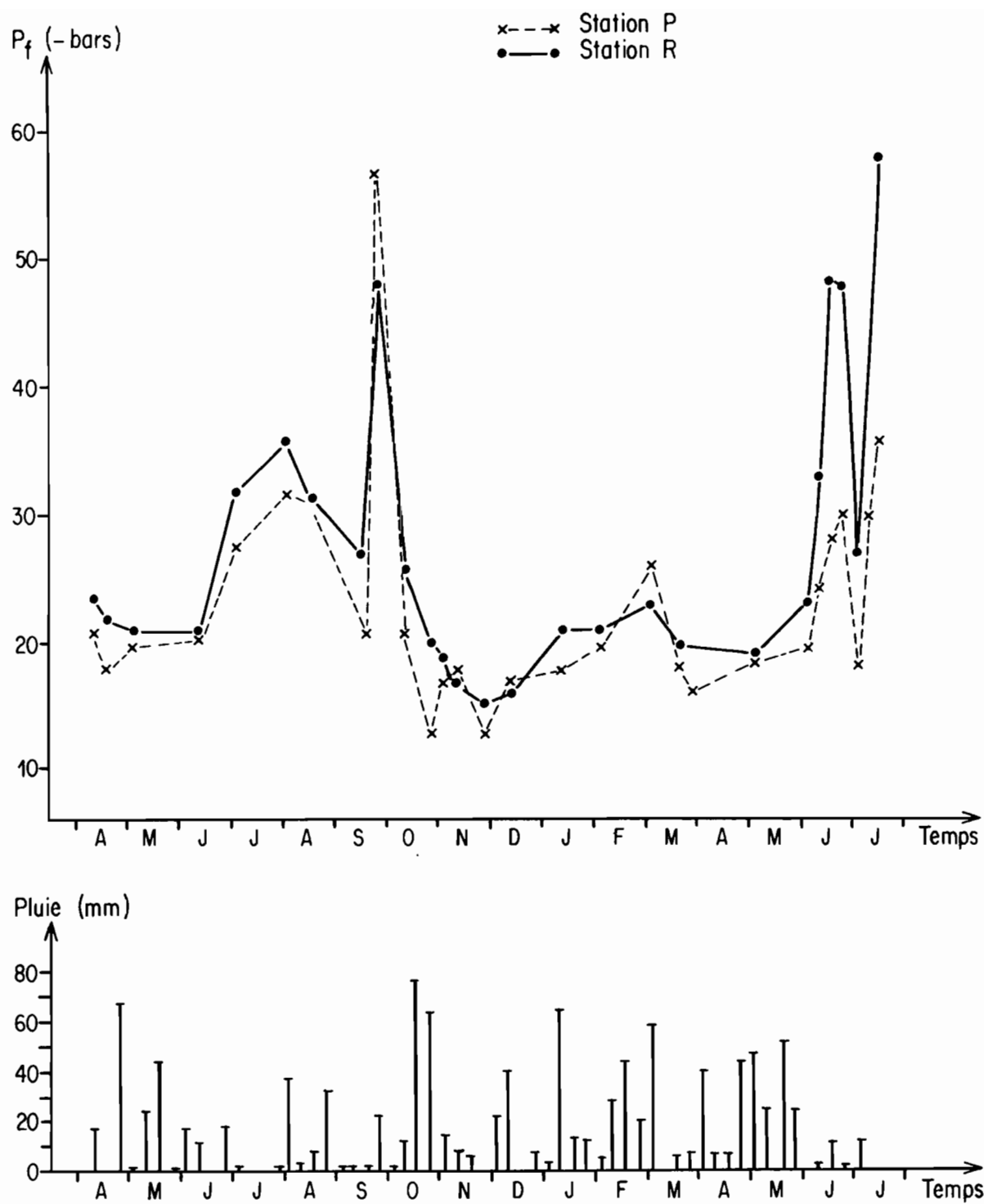


Figure 16c - Evolution annuelle des potentiels maximum journaliers pour DG.R et DG.P

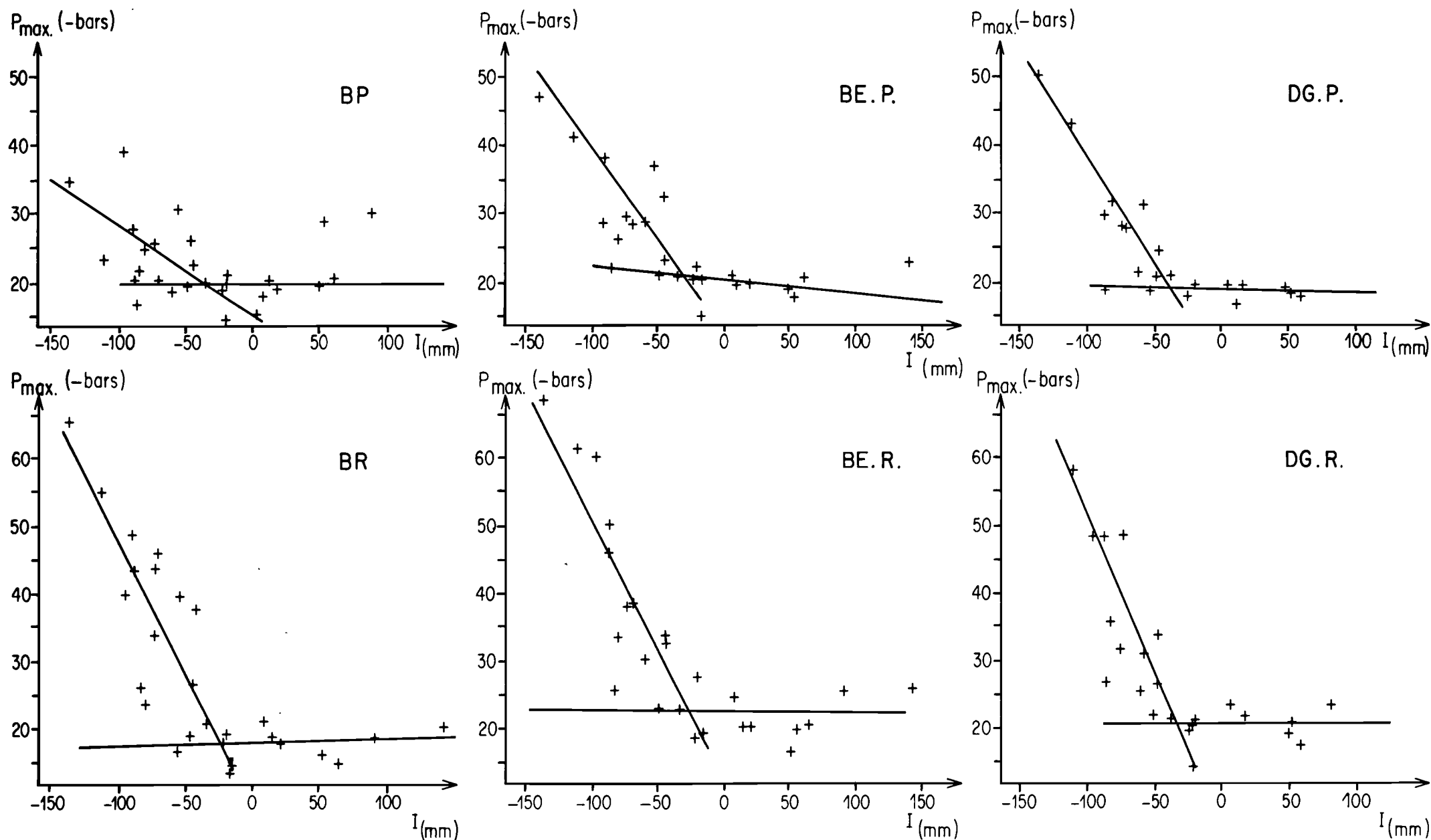


Figure 17 - Ajustements à des droites, des relations entre le potentiel maximum journalier (P_{max}) et le déficit hydrique théorique (I)

Les droites parallèles à l'axe des abscisses sont tracées en ne prenant en compte que les points compris entre les valeurs 0 et -20 à -25 bars du potentiel. Les autres droites ne tiennent compte que des points dont l'abscisse est inférieure à 0

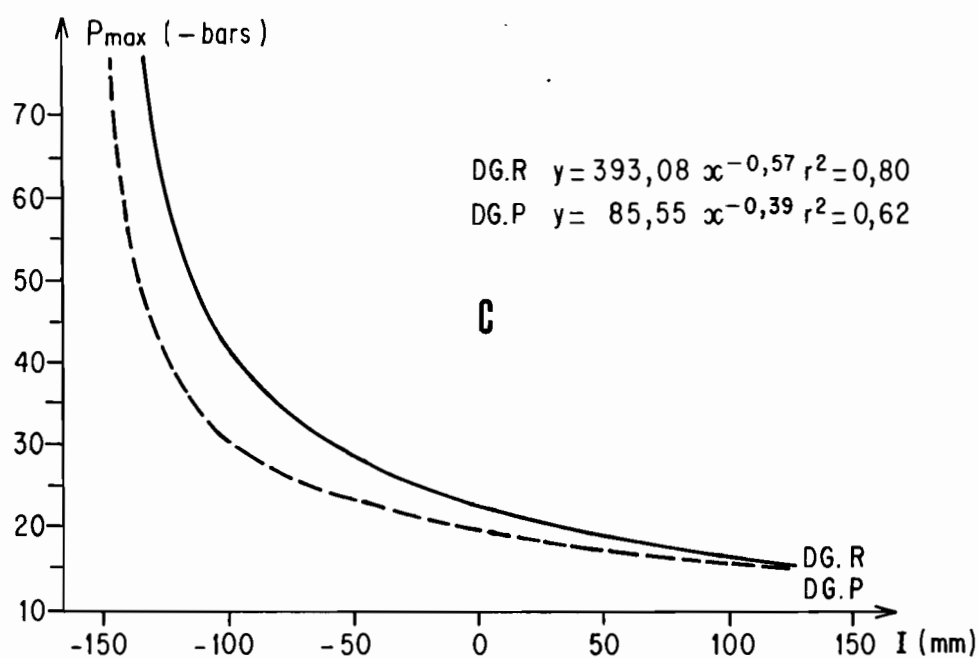
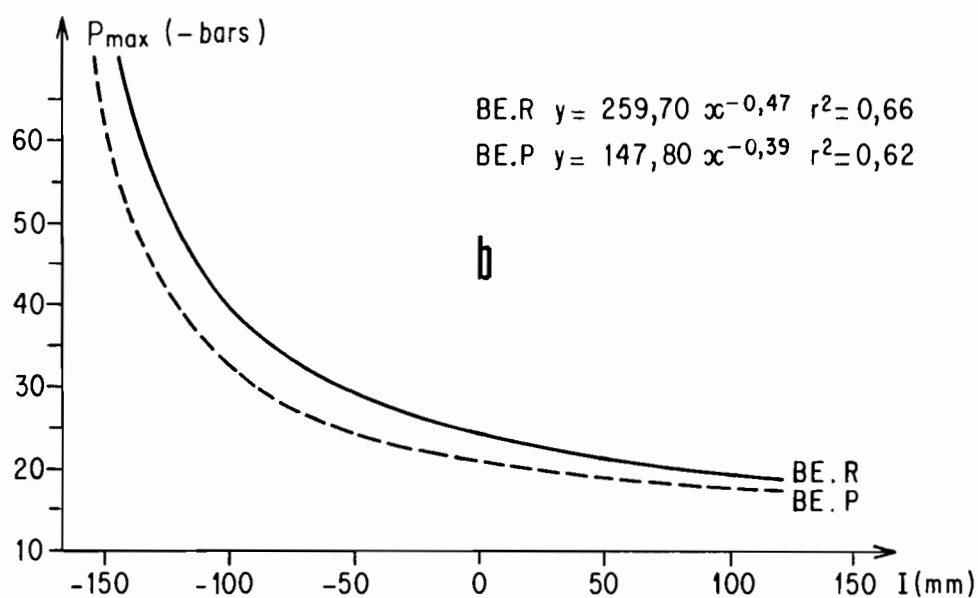
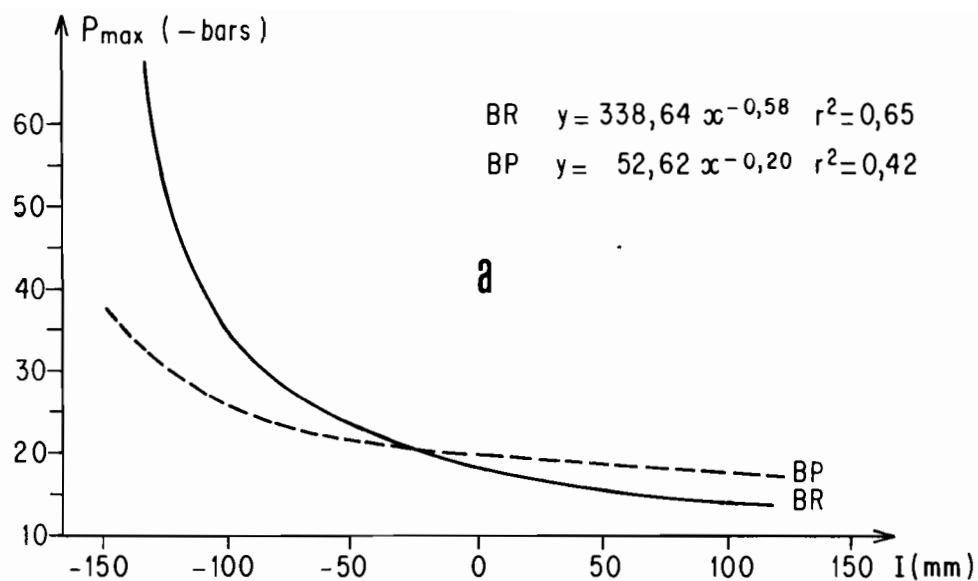


Figure 18 - Ajustement exponentiel des relations entre le potentiel maximum journalier (P_{max}) et le déficit hydrique théorique (I)

Nombre de points expérimentaux : BP : 22 BE.P. : 25 DG.P : 21
 BR : 26 BE.R : 24 DG.R : 23

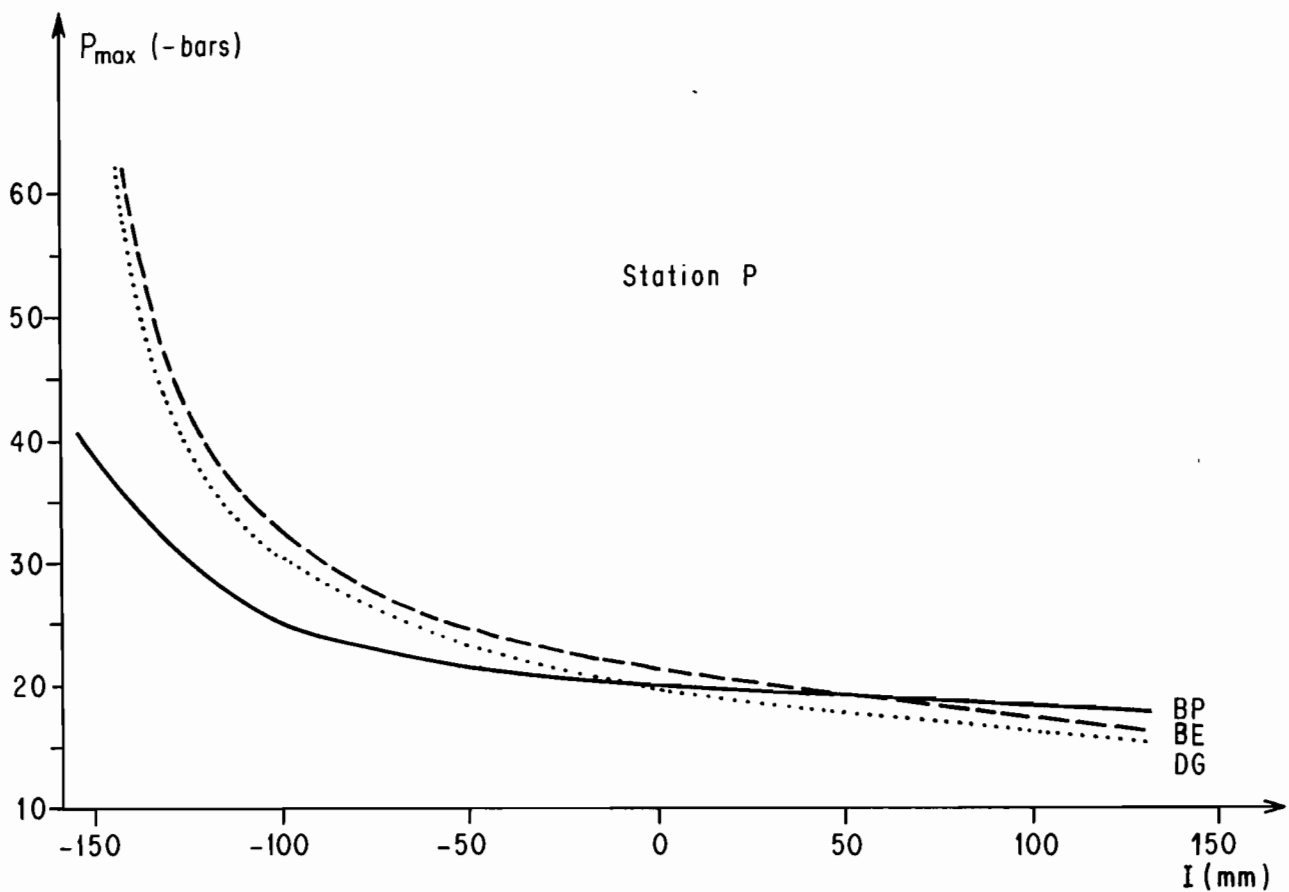
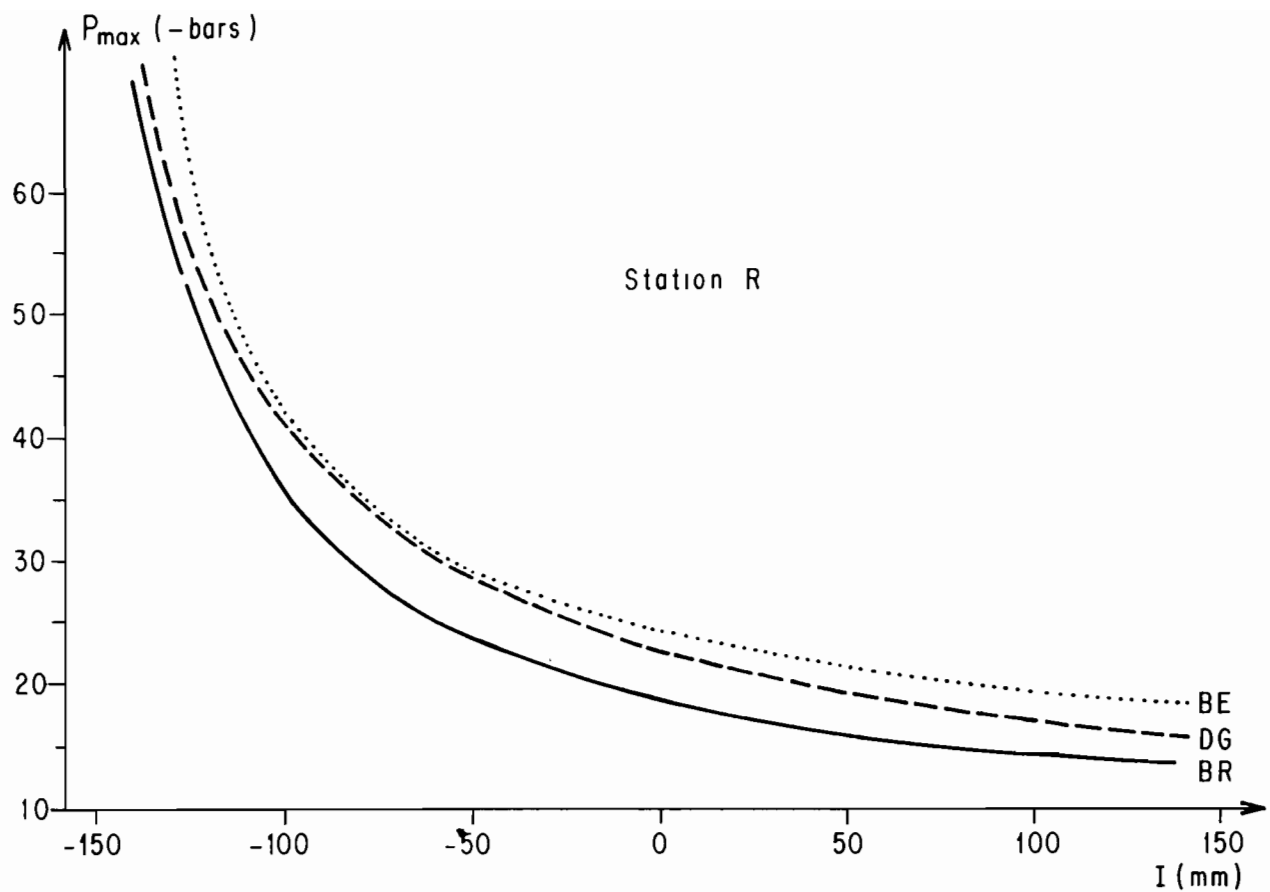


Figure 19 - Comparaisons par station des courbes exponentielles exprimant les relations entre le potentiel maximum journalier ($P_{\max}$) et le déficit hydrique théorique (I) (cf. figure 18)

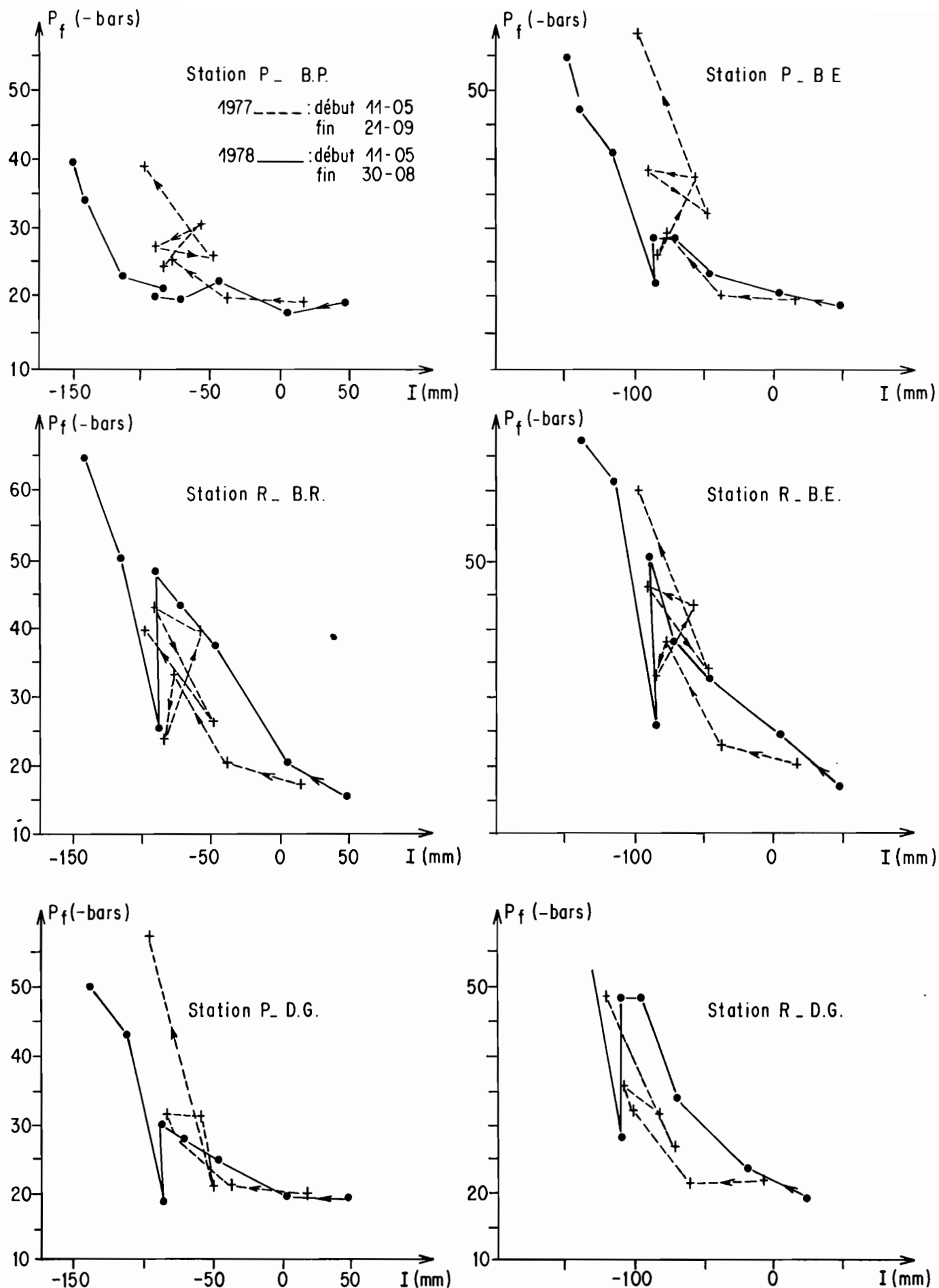


Figure 20 - Trajets chronologiques comparés des dessèchements estivaux, en 1977 et 1978
 Les flèches indiquent le sens chronologique de lecture
 N.B. : le dernier point réalisé (parce que réalisable) en station R correspond à la date du 26.07 et non du 30.08.78

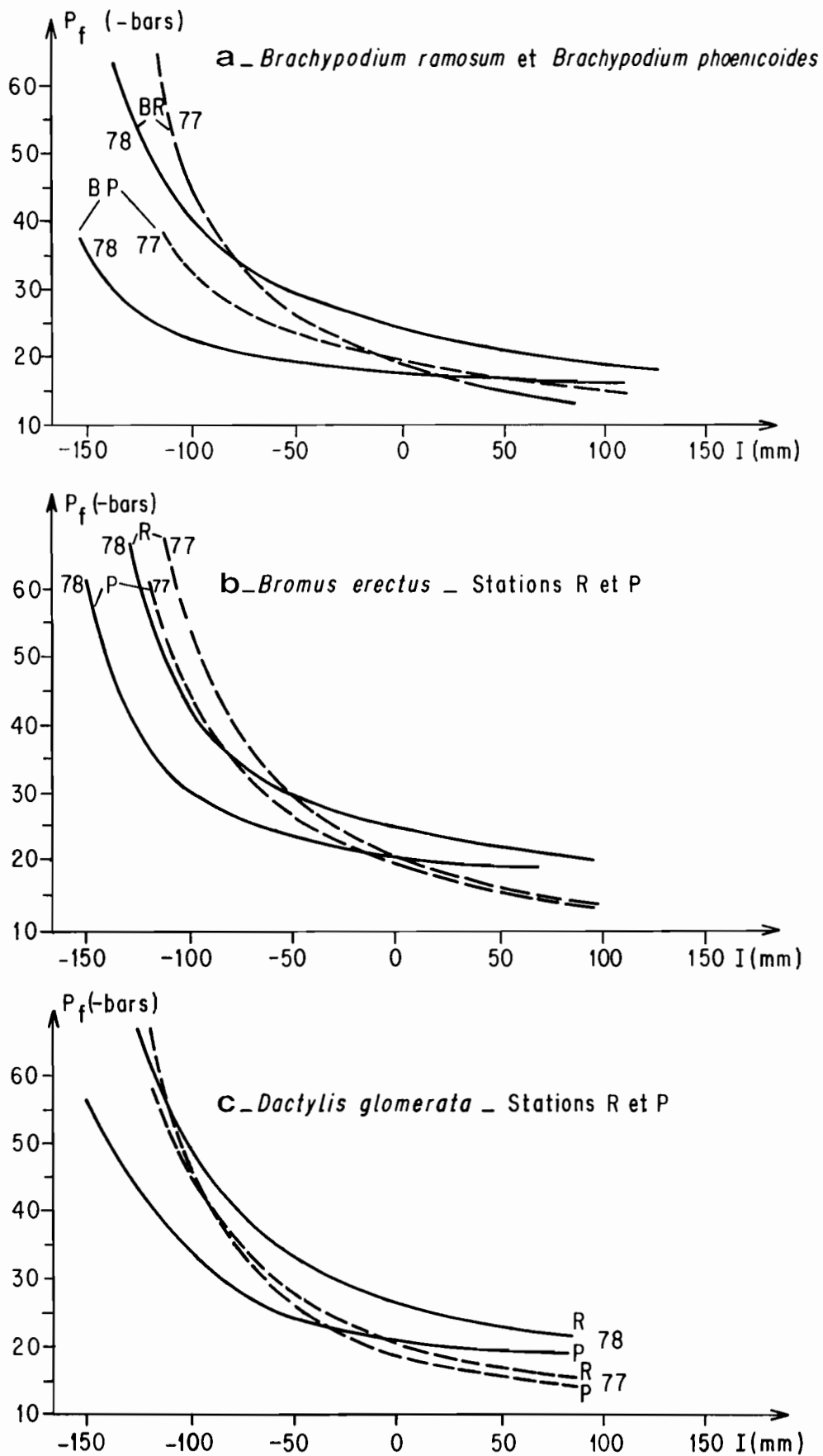


Figure 21 - Ajustements exponentiels des cinétiques de dessèchement obtenues en 1977 et 1978
a. comparaisons BR-BP - b. comparaisons BE.R-BE.P - c. comparaisons DG.R-DG.P

A titre indicatif, les coefficients de corrélation obtenus pour les espèces dominantes sont égaux à 0,60 en 1977 ; 0,85 en 1978 pour BP (8 points)
0,79 en 1977 ; 0,75 en 1978 pour BR (8 points)

Figure 22 : Relations entre les potentiels maximum (P_{max}) et minimum (P_{min}) journaliers, pour les espèces dominantes

a- BR ,

b- BP . Les points figurés entre parenthèses pour cette espèce, correspondent aux mesures effectuées lors d'une chute brutale de température (21.09), ou de températures minimales très faibles (10.01).

Figure 23 : Relations entre le potentiel maximum journalier (P_{max}) et la température minimale journalière (m), pour les espèces dominantes

a- BR ,

b- BP .

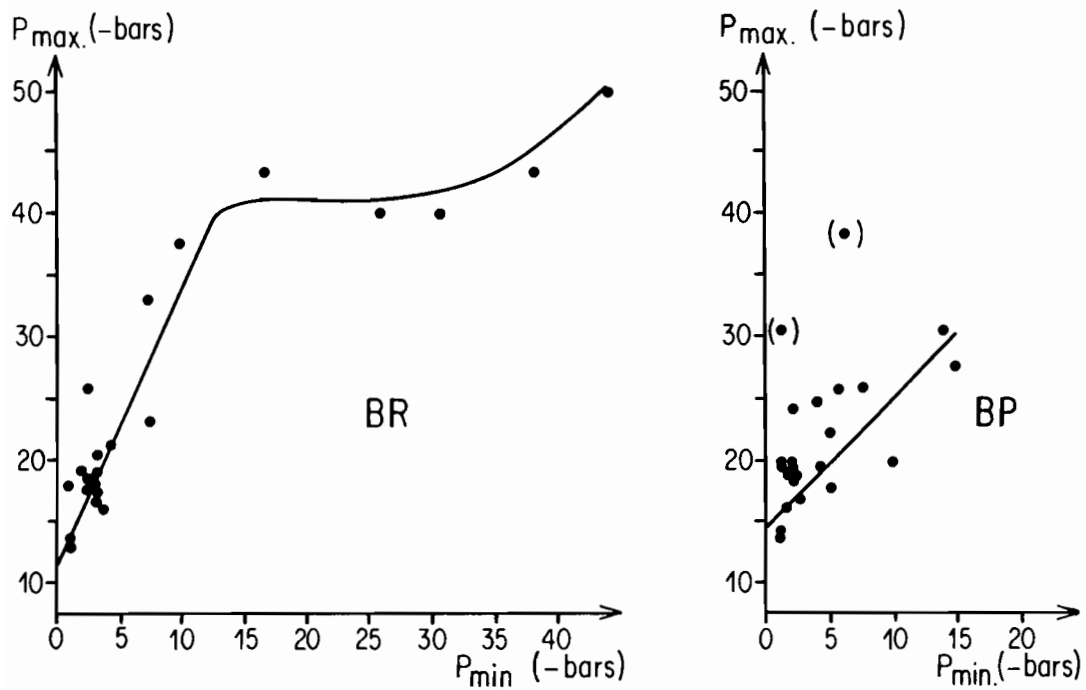


Figure 22

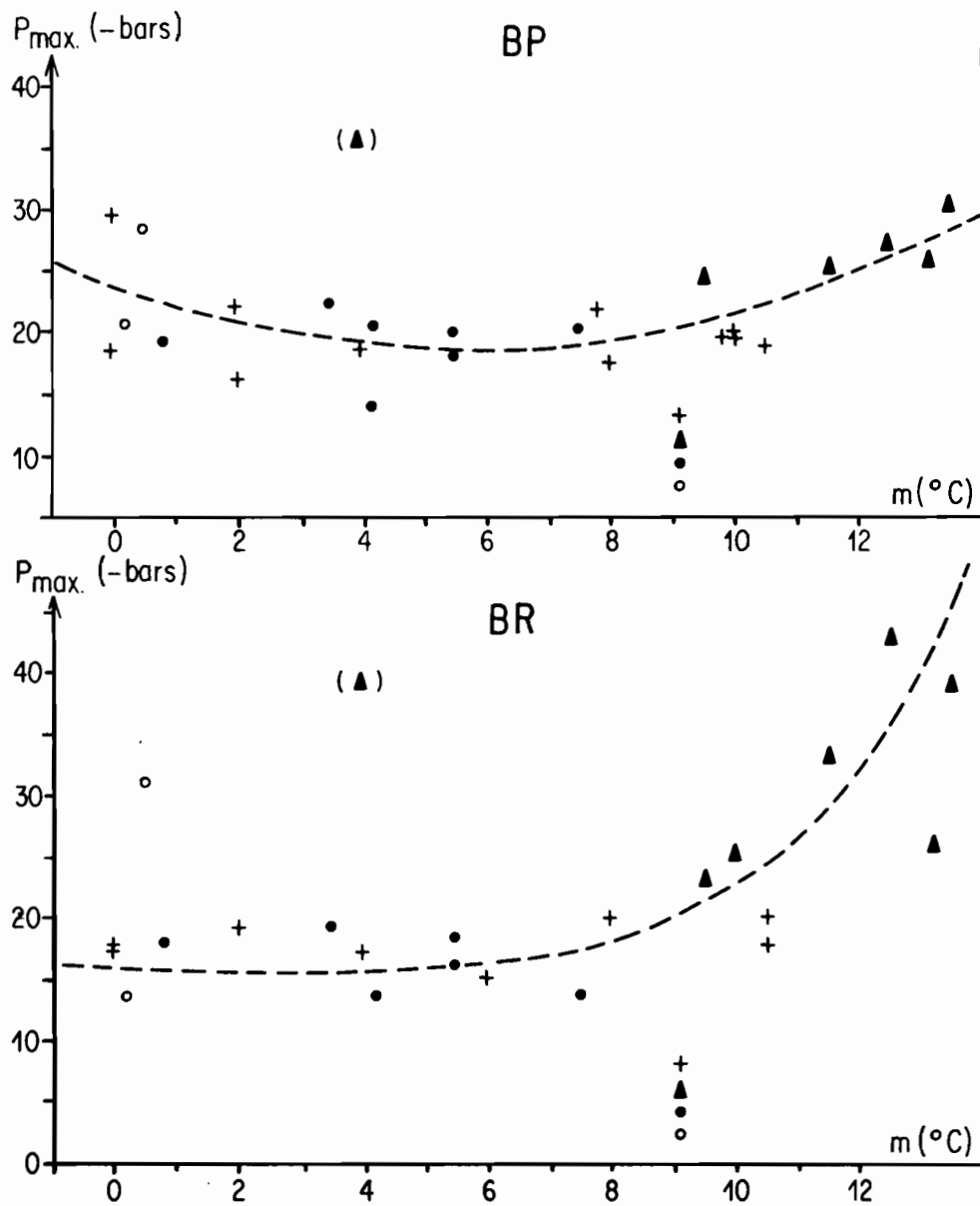


Figure 23

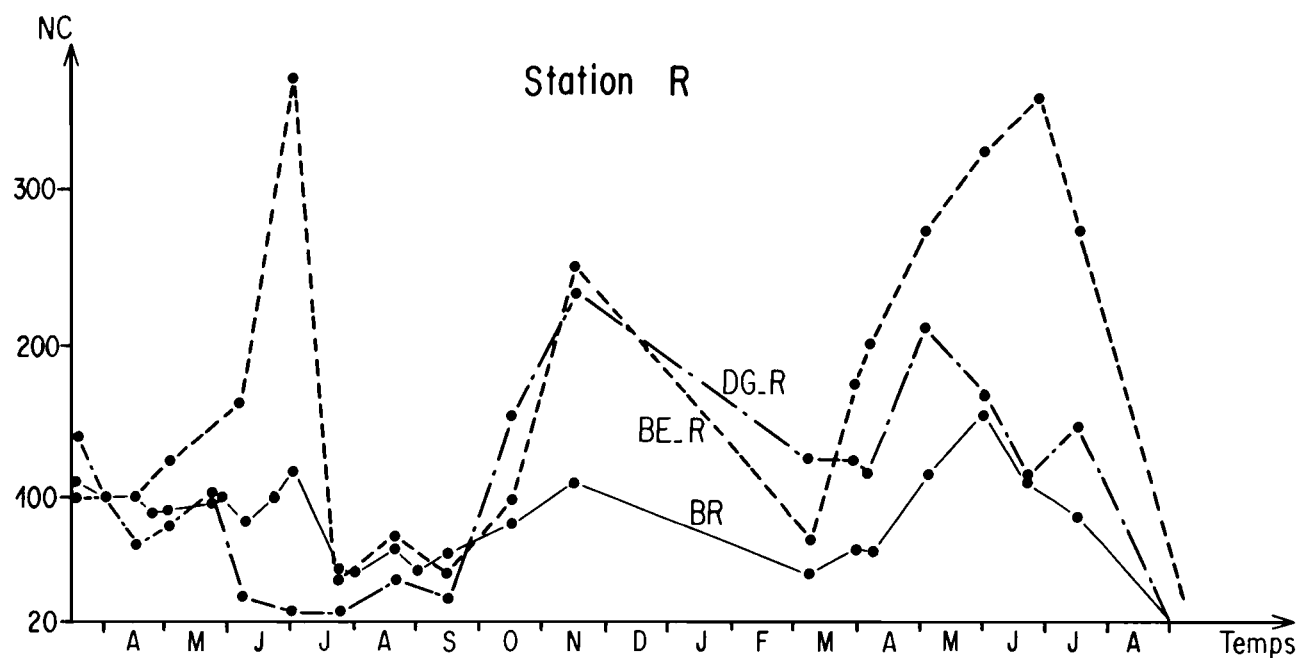
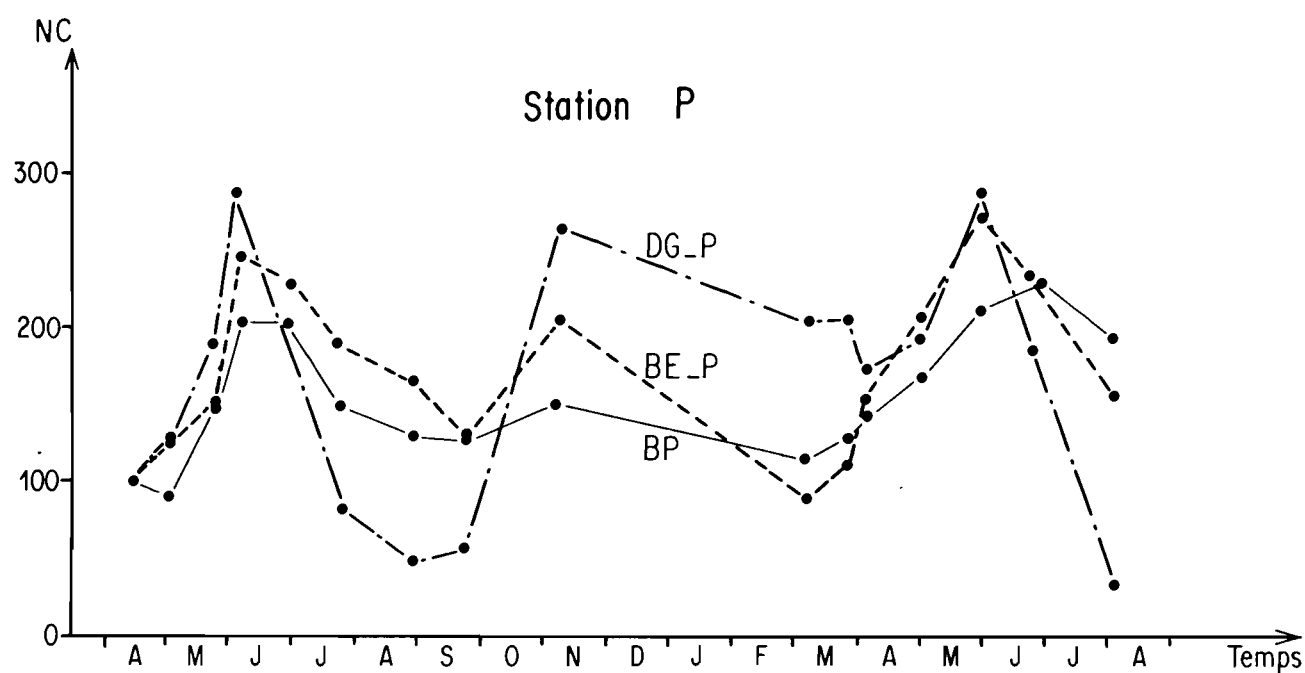


Figure 24 - Variations relatives de la phytomasse des graminées durant la durée de l'expérimentation (avril 1977 - août 1978), en station P et en station R

NC : fréquence centésimale contact, base 100 début avril 1977
(les valeurs absolues sont indiquées dans le texte)

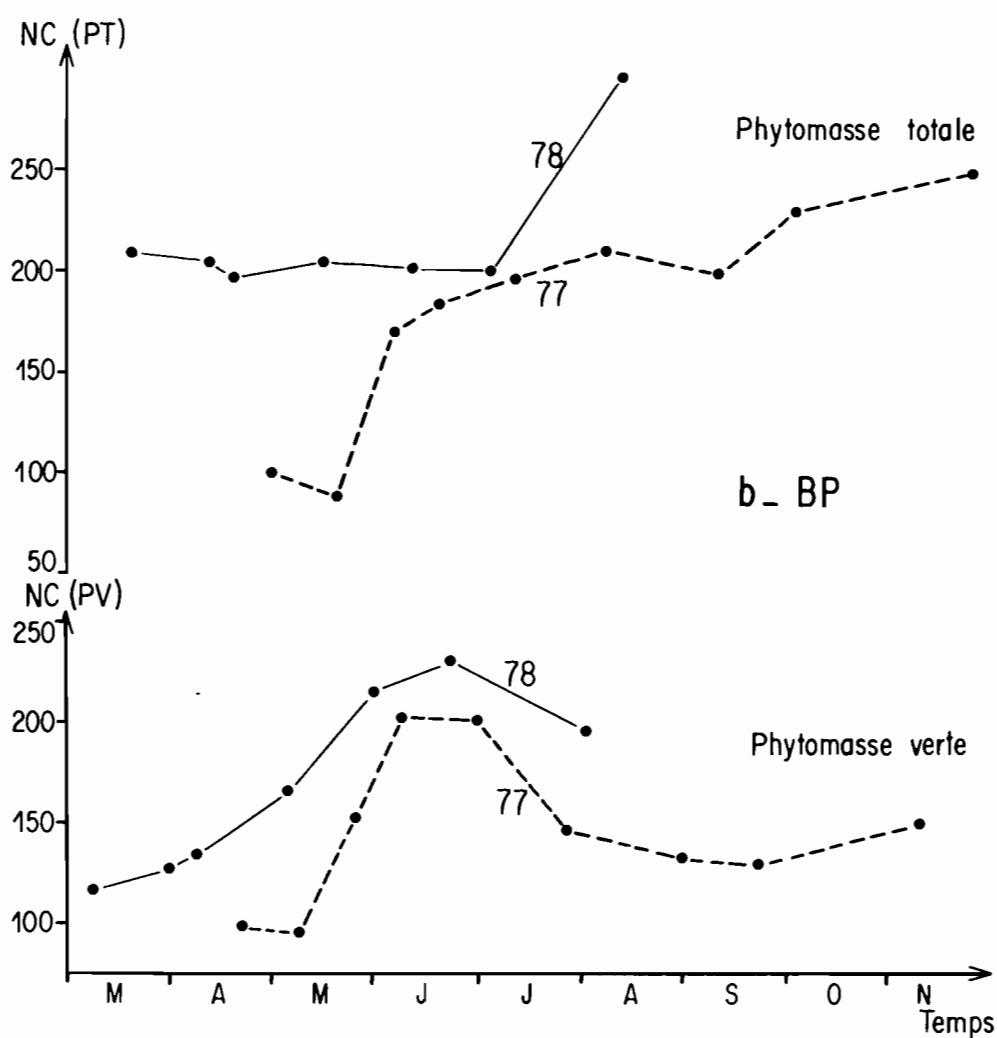
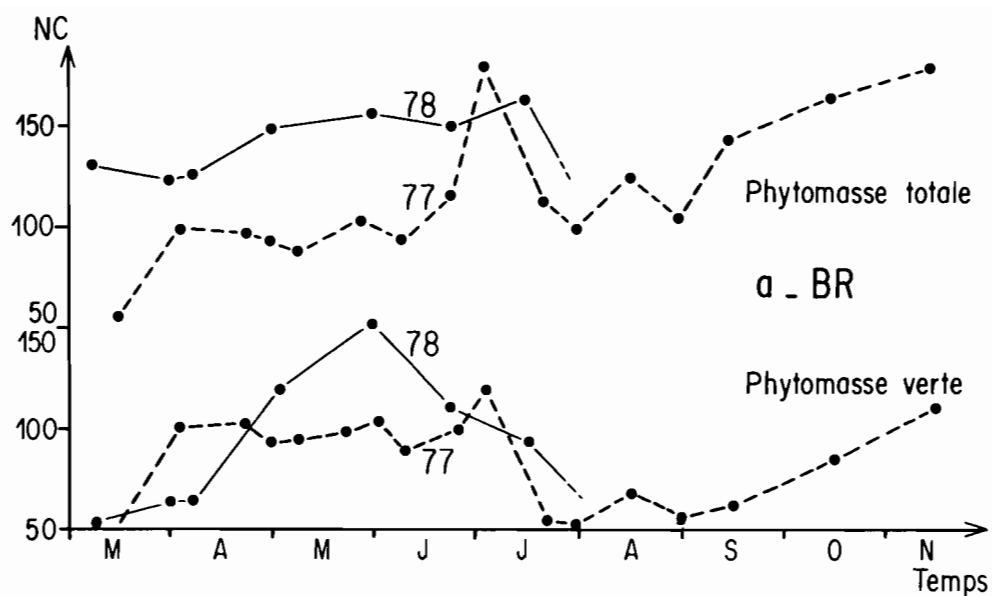


Figure 25 - Variations relatives des phytomasses totales (PT) et vertes (PV) des espèces dominantes. a. BR - b. BP

NC : fréquence centésimale contact, base 100 début avril 1977

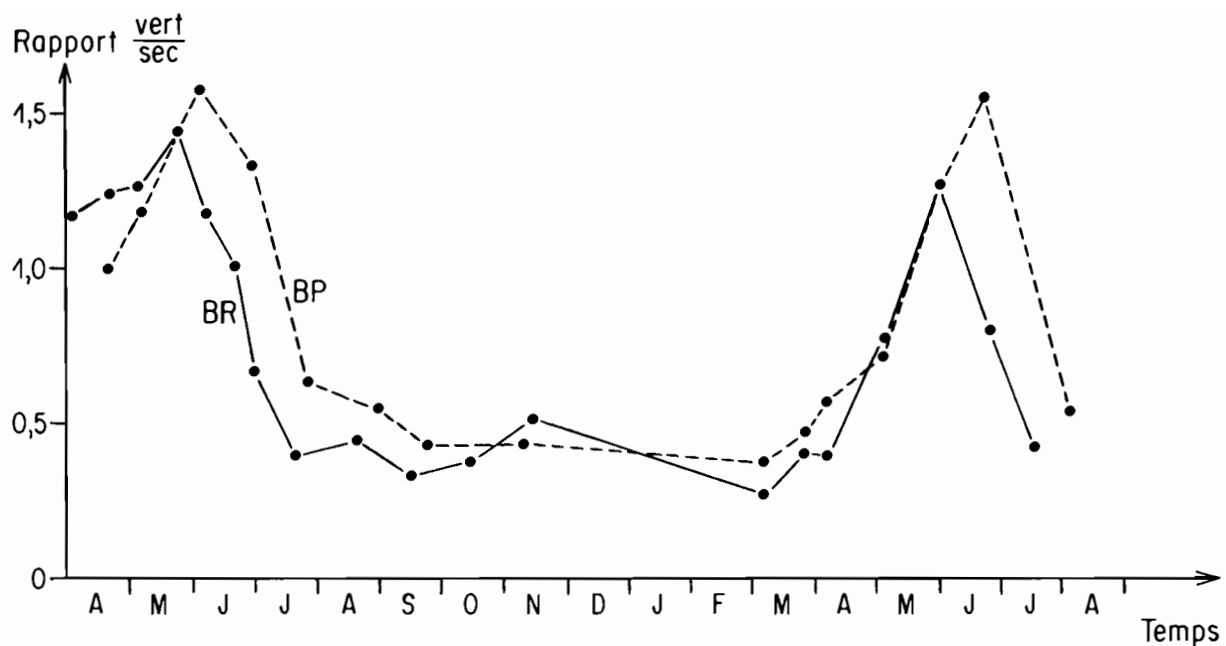


Figure 26 - Evolution des rapports des phytomasses vertes aux phytomasses sèches (rapport vert/sec), pour les espèces dominantes BR, en trait plein et BP, en tiretés

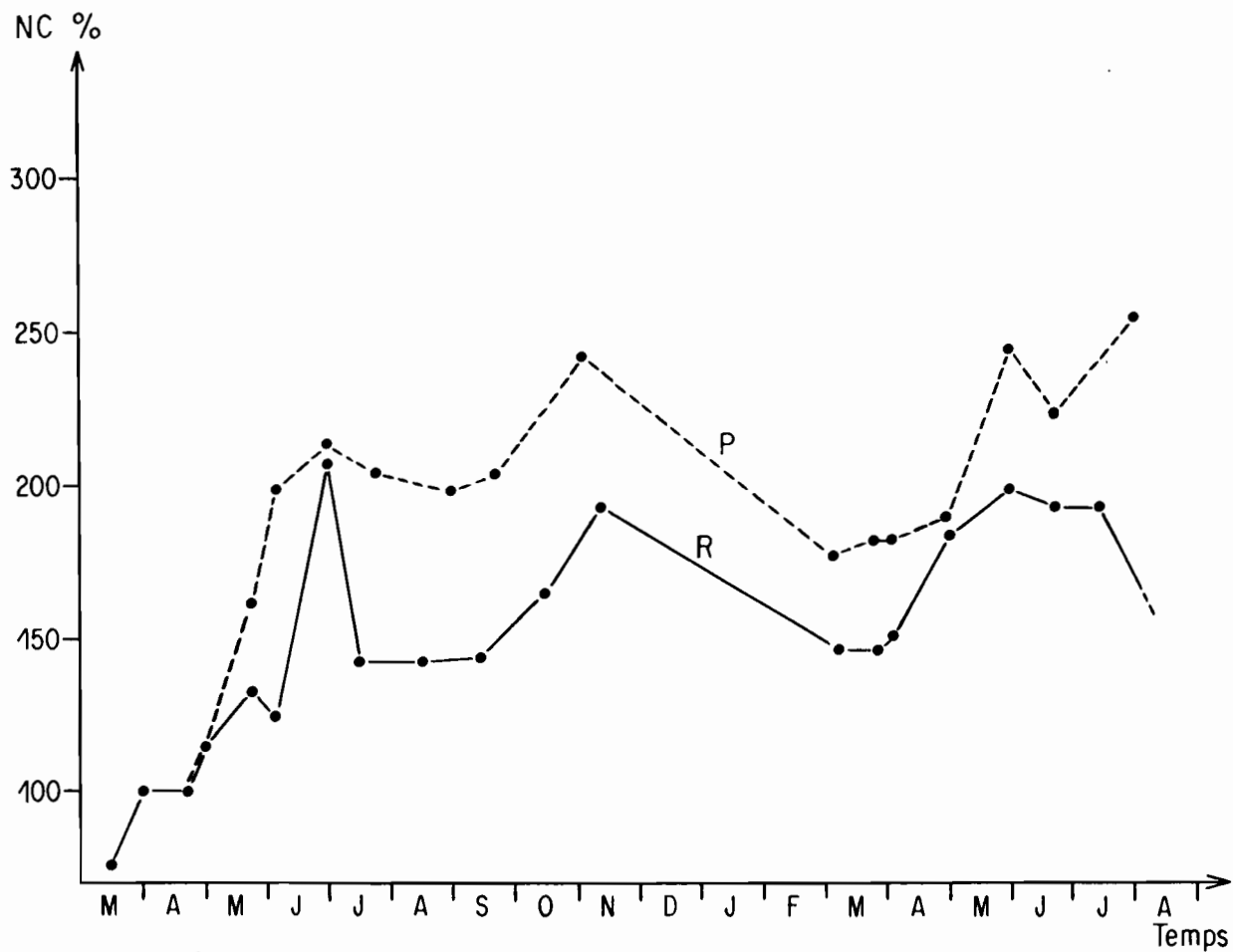


Figure 27 - Variations relatives de la phytomasse totale de la communauté en station R (trait plein) et en station P (trait tireté)

NC : fréquence centésimale contact, base 100 début avril 1977, soit
 F.C.C. = 130, représentant environ 125 g/m² en station R,
 = 371, représentant environ 525 g/m² en station P

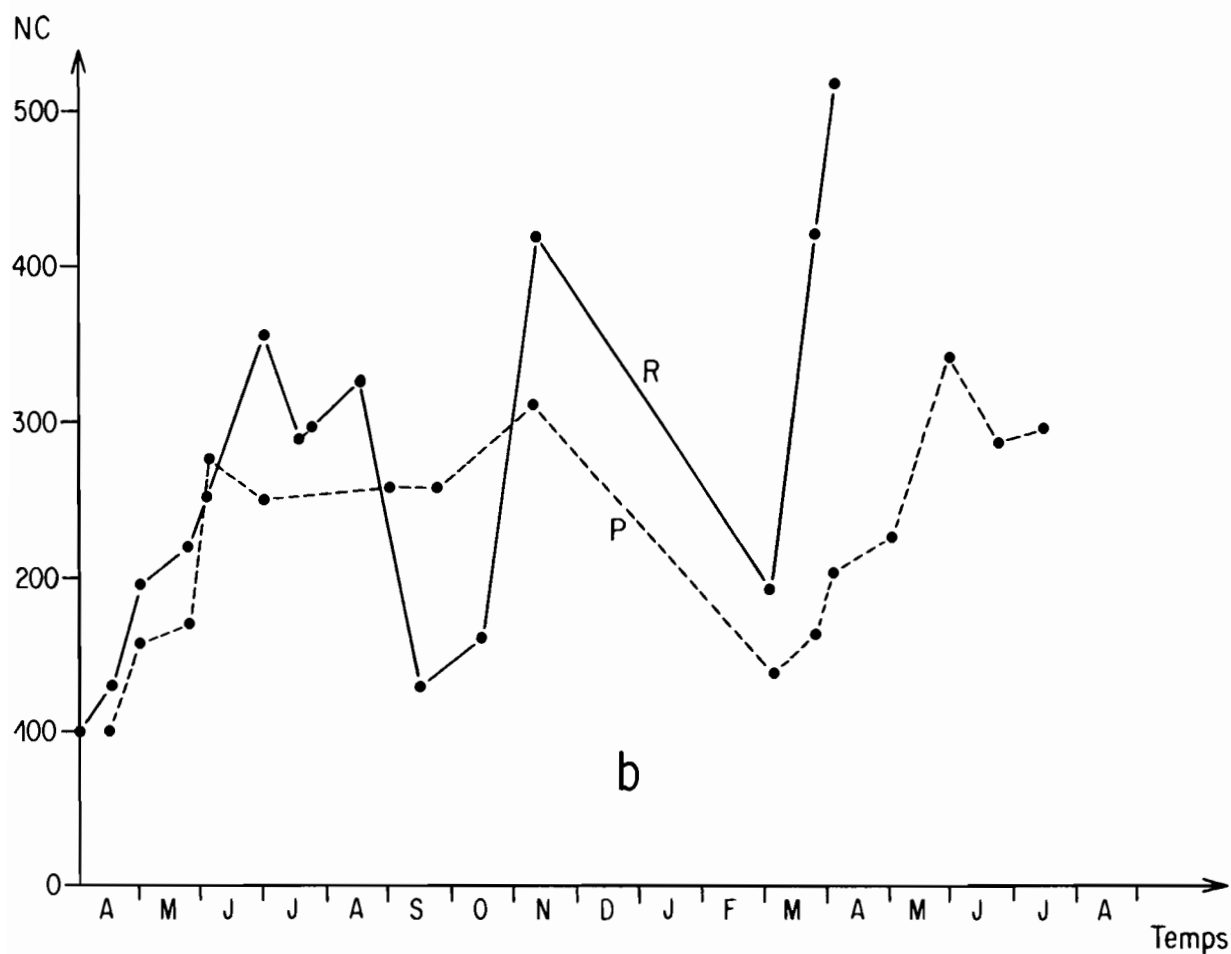
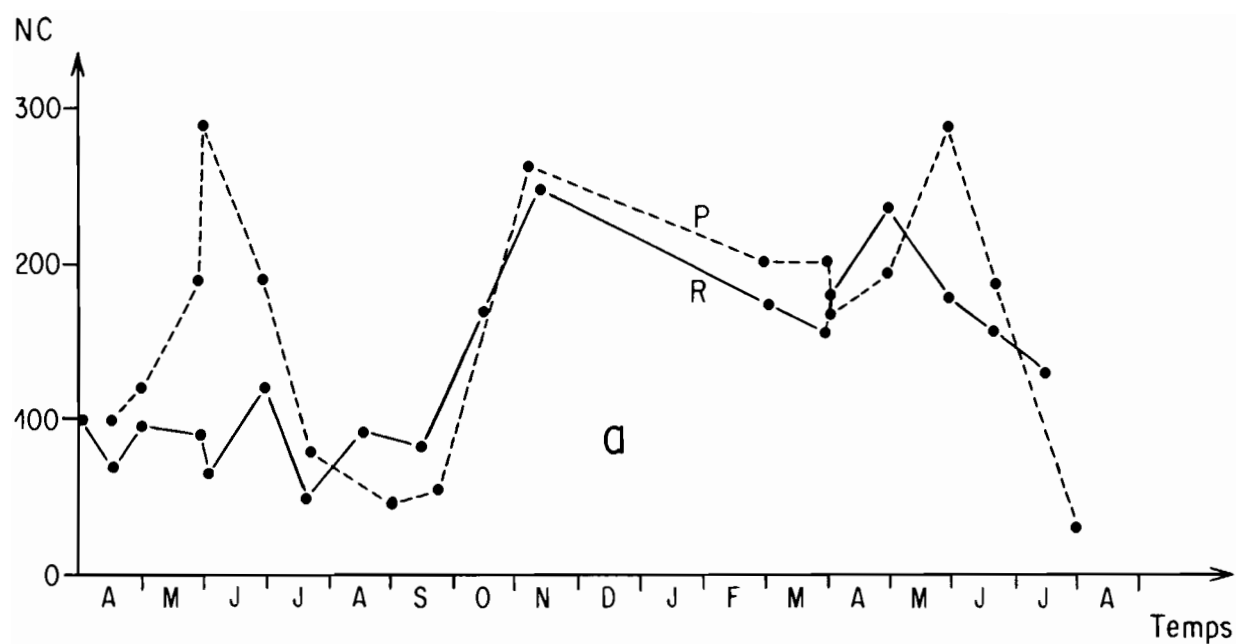


Figure 28 - Variations relatives comparées des phytomasses totales de
a. DG en stations R (trait plein) et P (tiretés)
b. BE en stations R (trait plein) et P (tiretés)
NC : fréquence centésimale contact, base 100 début avril 1977

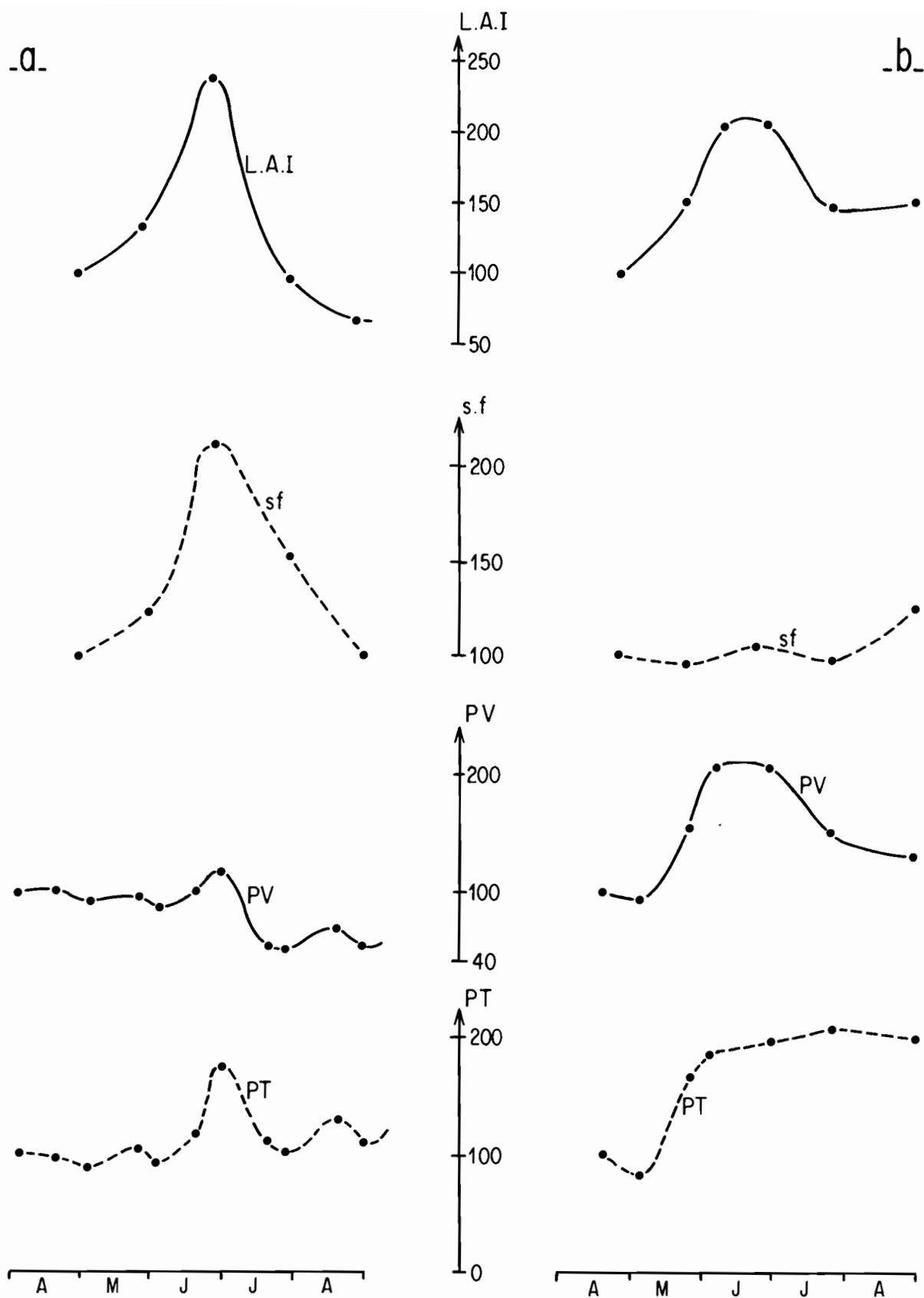


Figure 29 - Variations relatives comparées de quelques paramètres de la production, pour les espèces dominantes a. BR b. BP
Bases 100 début avril 1977. Les valeurs absolues sont les suivantes, au premier point de mesure :

	BR	BP
L.A.I. : indice foliaire	0,93	1,25
sf : surface foliaire (cm ²)	0,30	2,54
PV : phytomasse verte (g/m ²)	50	95
PT : phytomasse totale (g/m ²)	95	185

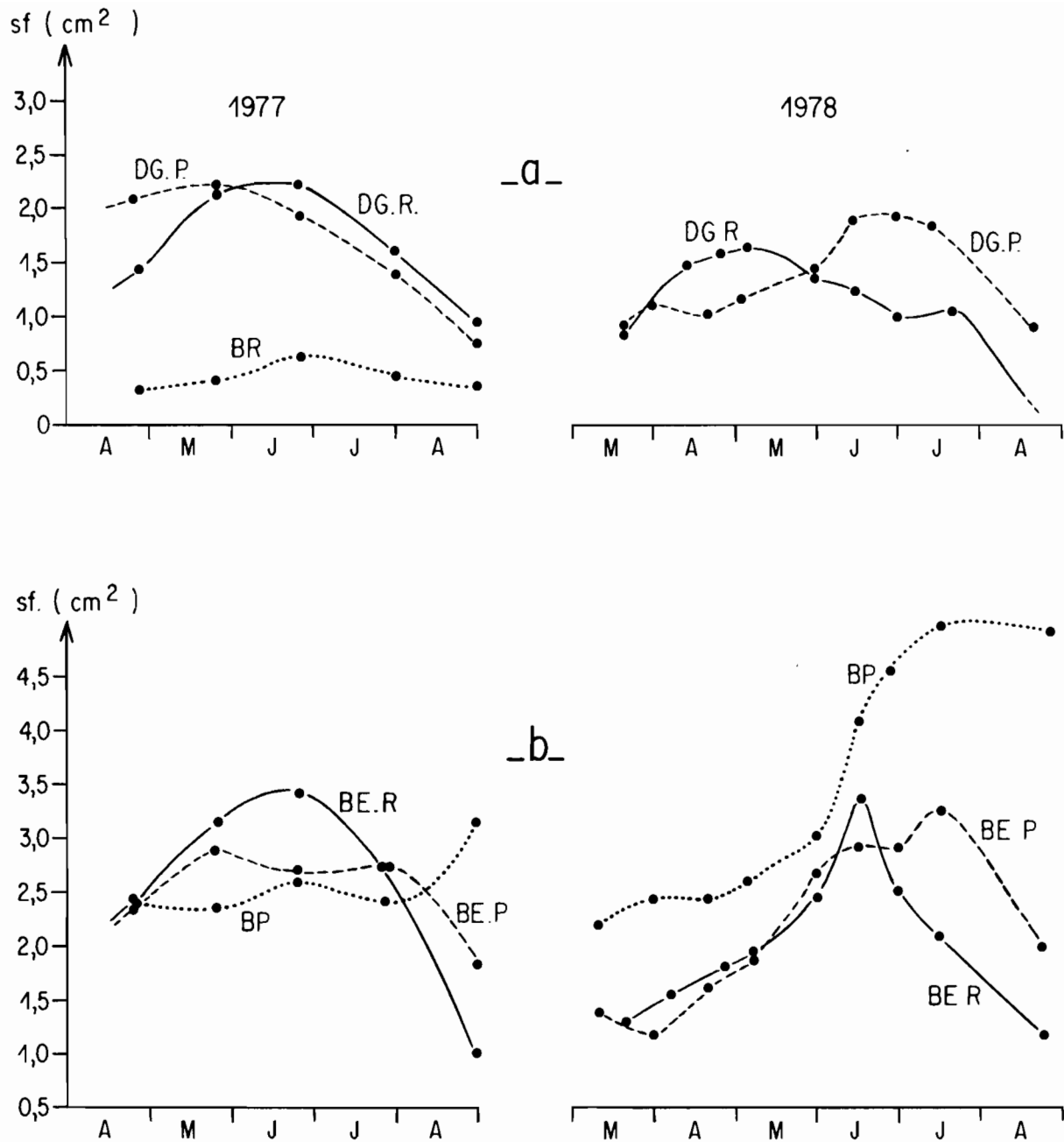


Figure 30 - Evolution de la surface verte moyenne (sf) des feuilles, en 1977 et 1978

- a. comparaisons de DG en stations R (trait plein) et P (tiretés); les mesures obtenues pour BR, en 1977 seulement, ont été reportées sur cette figure (pointillés);
- b. comparaisons de BE.R (traits plein), BE.P. (tiretés) et BP (pointillés)

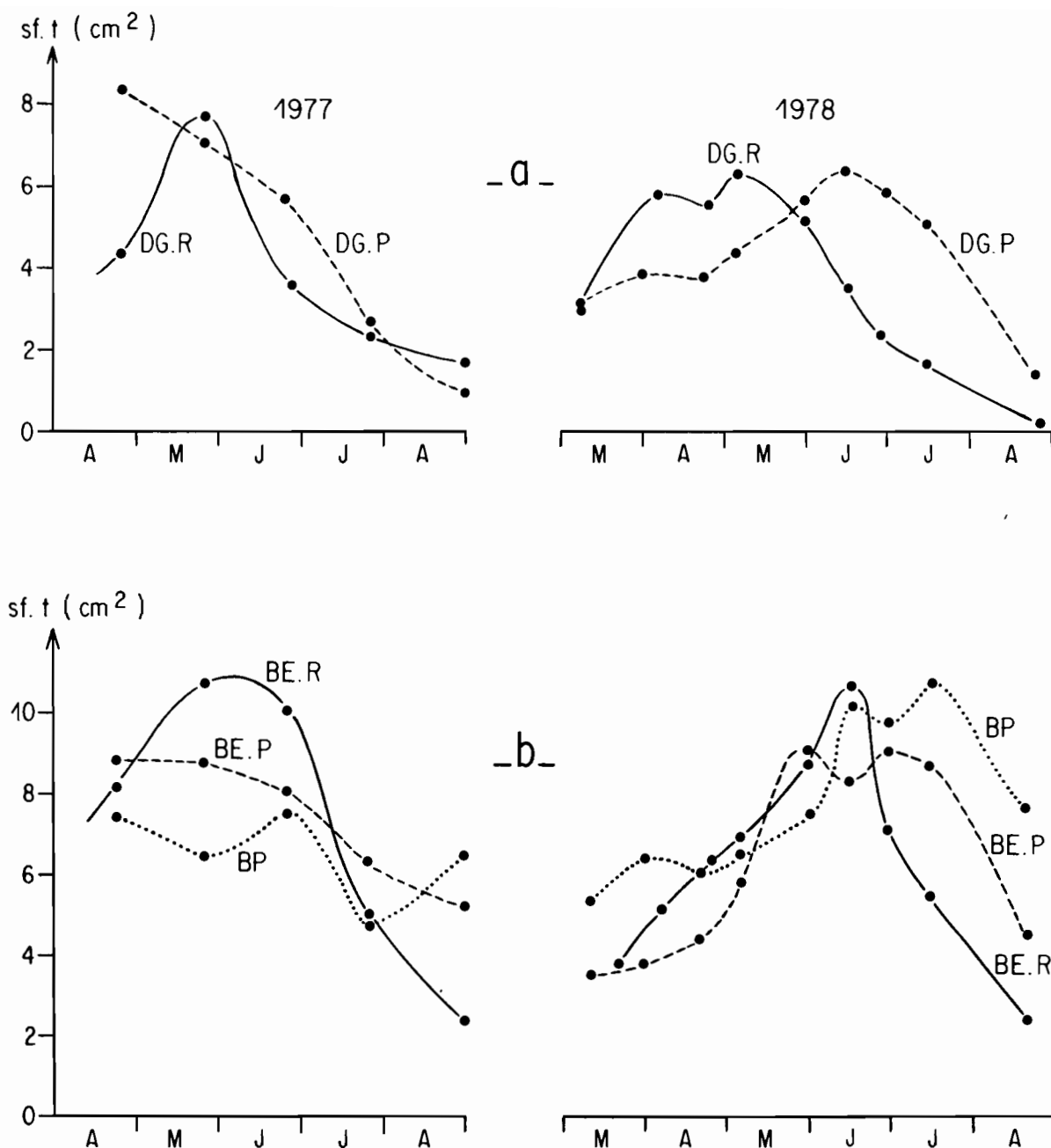


Figure 31 - Evolutions comparées des surfaces vertes par taille (sf.t.), en 1977 et 1978.

- a. comparaisons de DG et stations R (trait plein) et P (tiretés),
 b. comparaisons de BE.R (trait plein), BE.P (tiretés) et BP (pointillés).

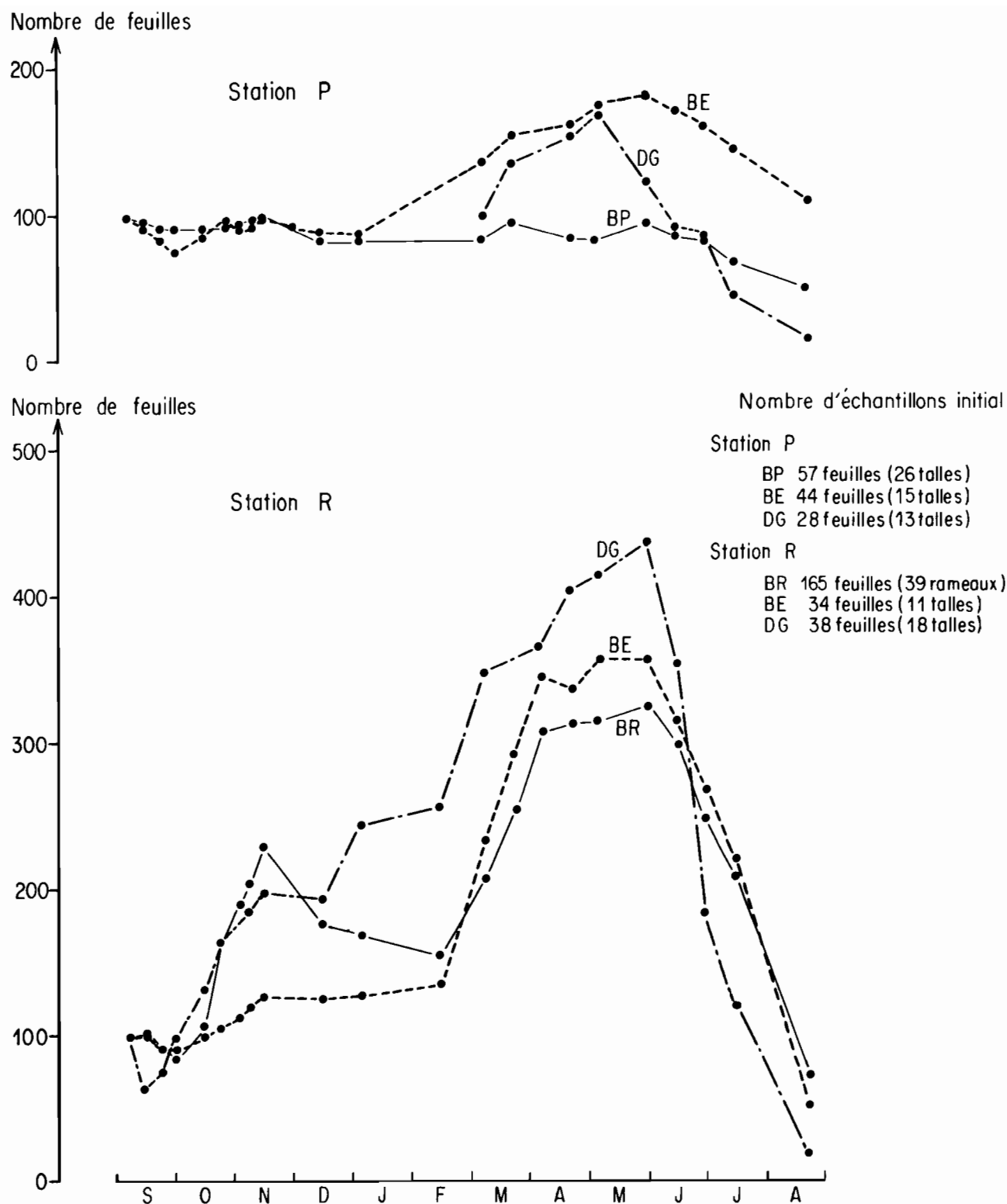


Figure 32 - Comparaisons par station des variations relatives de l'effectif des populations de feuilles, en stations R (en bas) et P (en haut)

Bases 100 début septembre 1977, sauf pour DG.P, début mars 1978

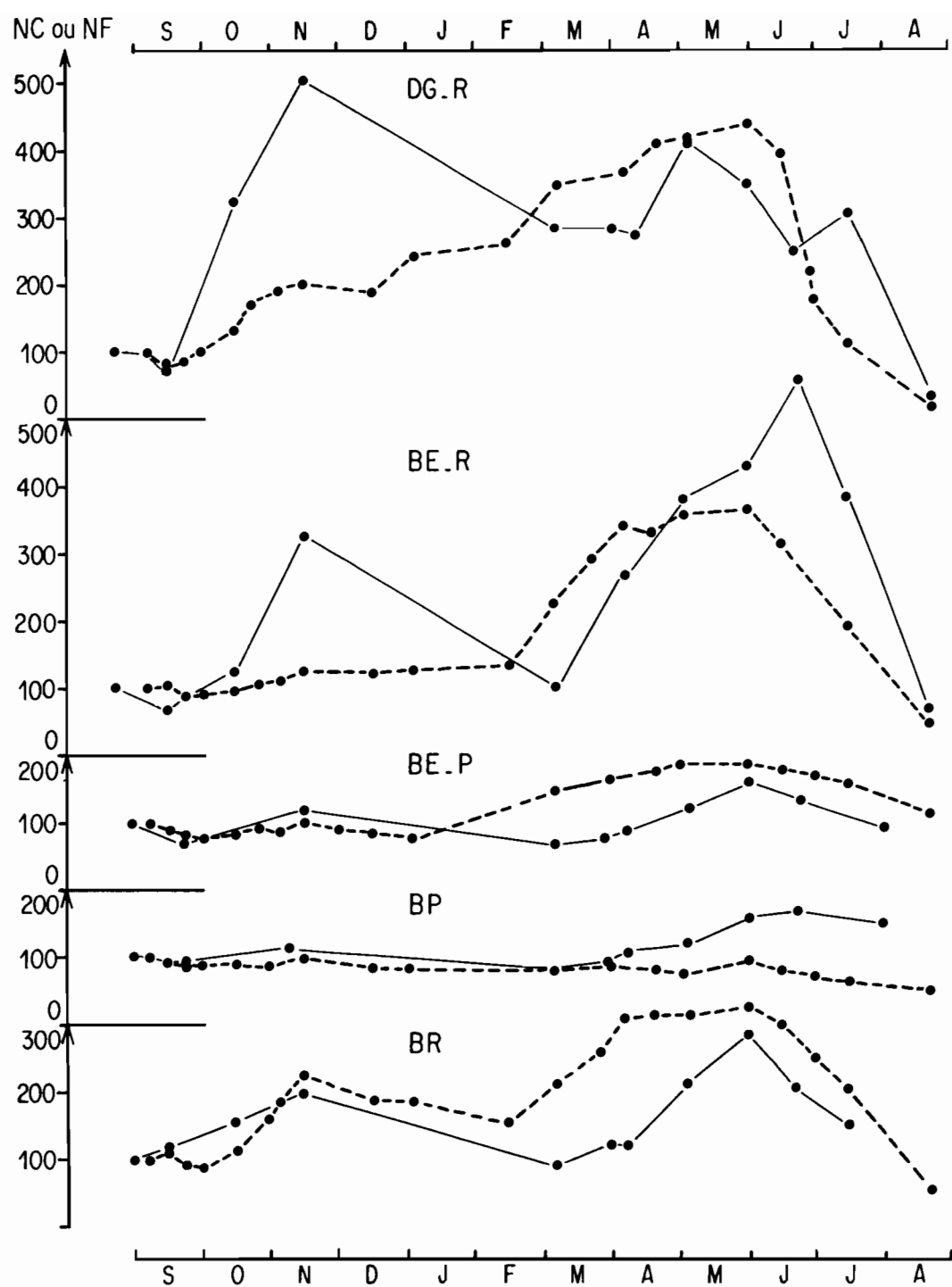


Figure 33 - Comparaisons des variations de phytomasse obtenues par
 NF : effectif des populations de feuilles (tiretés)
 NC : fréquence centésimale contact (trait plein)
 Bases 100 début septembre 1977 pour les deux séries de données

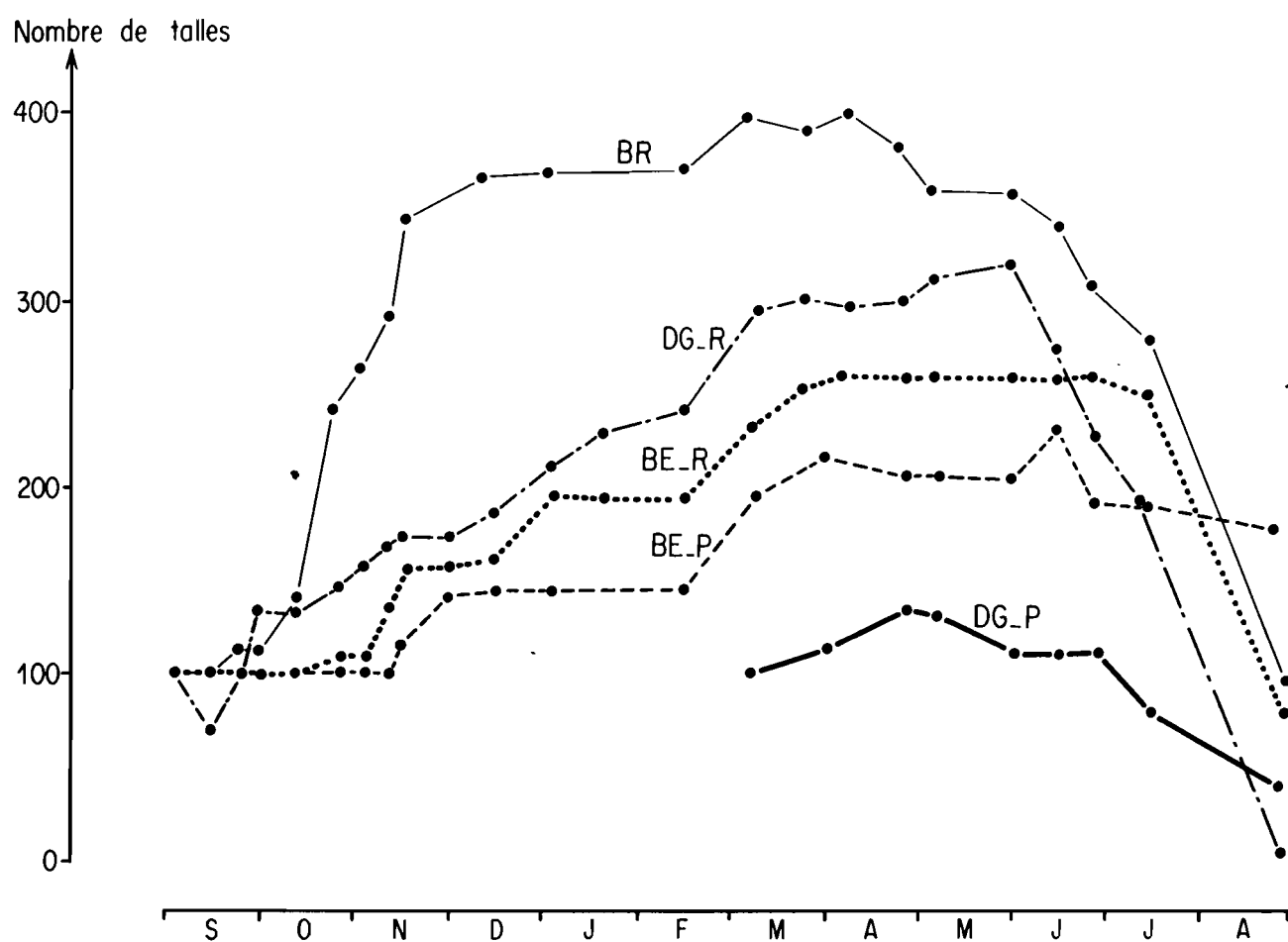


Figure 34 - Variations de la population de talles (ou de rameaux pour BR)
Bases 100 début septembre 1977, sauf pour DG.P, début mars 1978

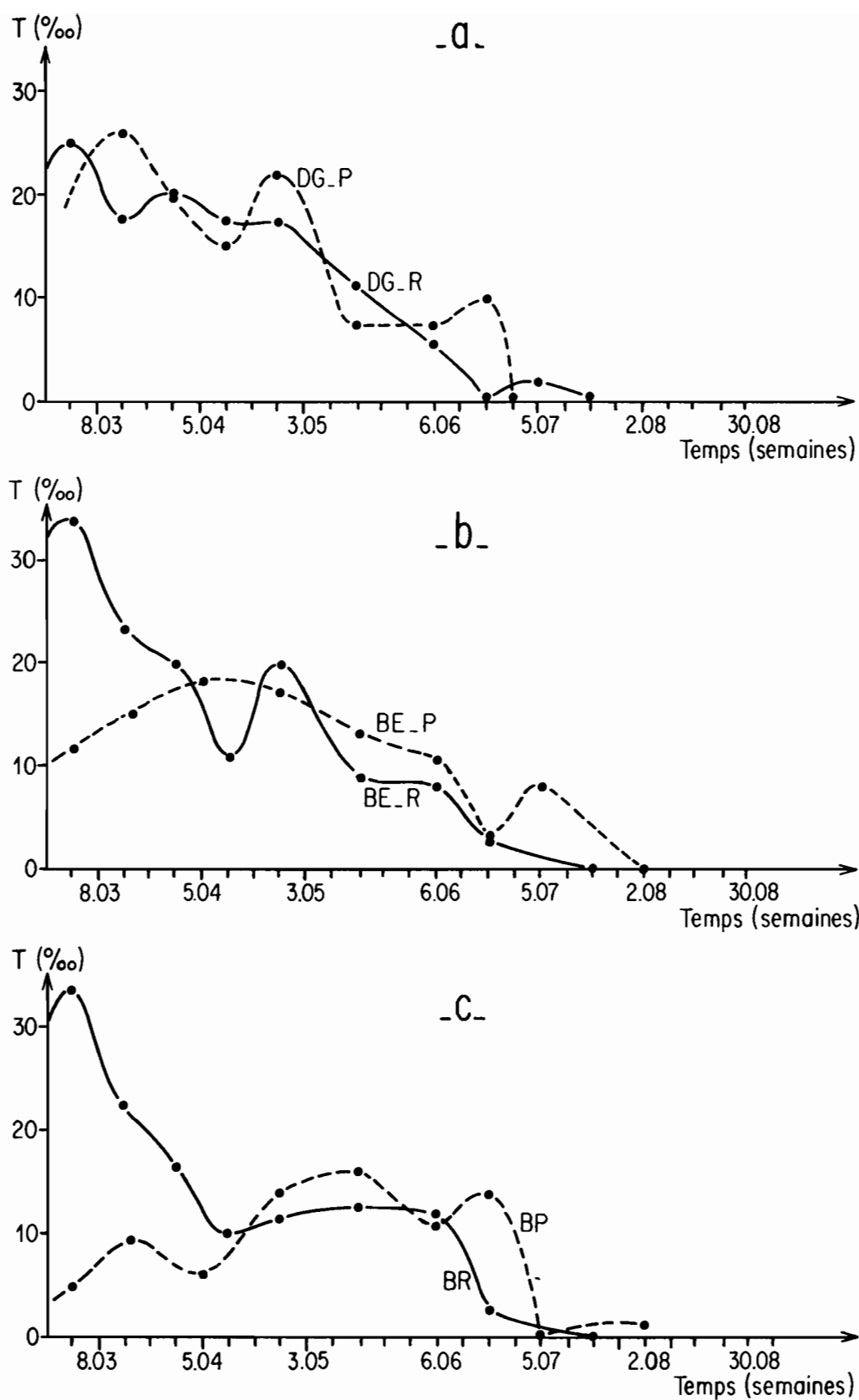


Figure 35 - Comparaisons des taux journaliers d'apparition de feuilles (T) pour

a. DG en stations R (trait plein) et P (tiretés)

b. BE en stations R (trait plein) et P (tiretés)

c. BR (trait plein) et BP (tiretés)

T ‰ : nombre de feuilles apparues, par jour, pour 1 000 feuilles initiales

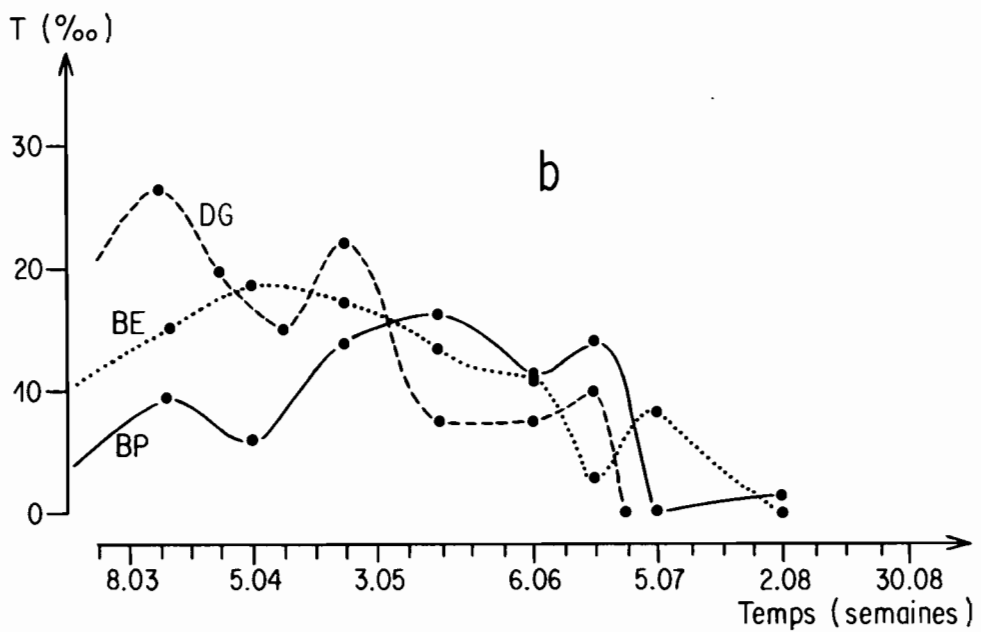
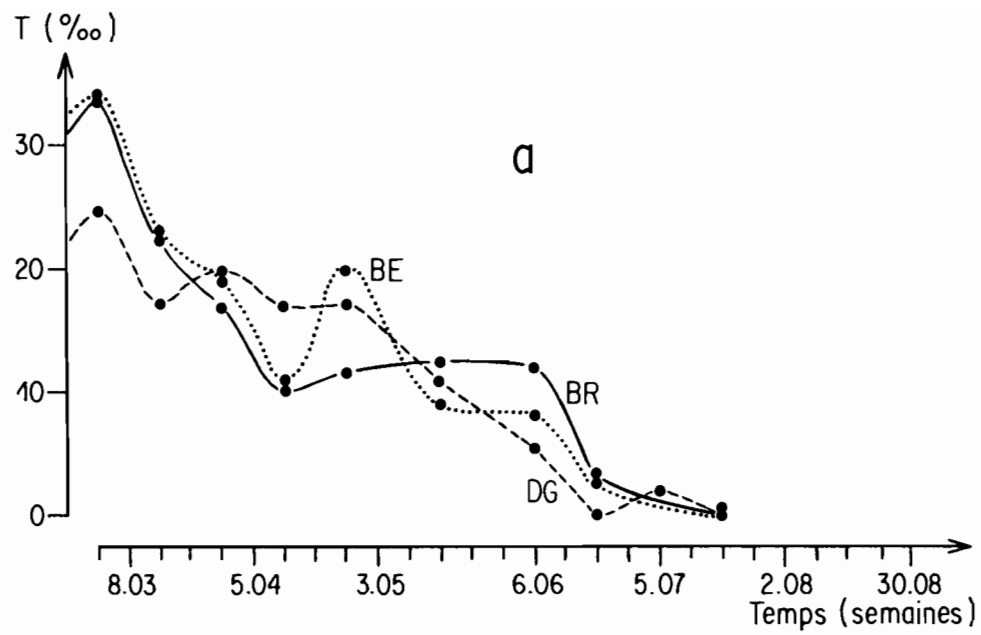


Figure 36 - Comparaisons des taux d'apparitions de feuilles (T) pour les espèces de
 a. la station R
 b. la station P
 (cf. figure 35)

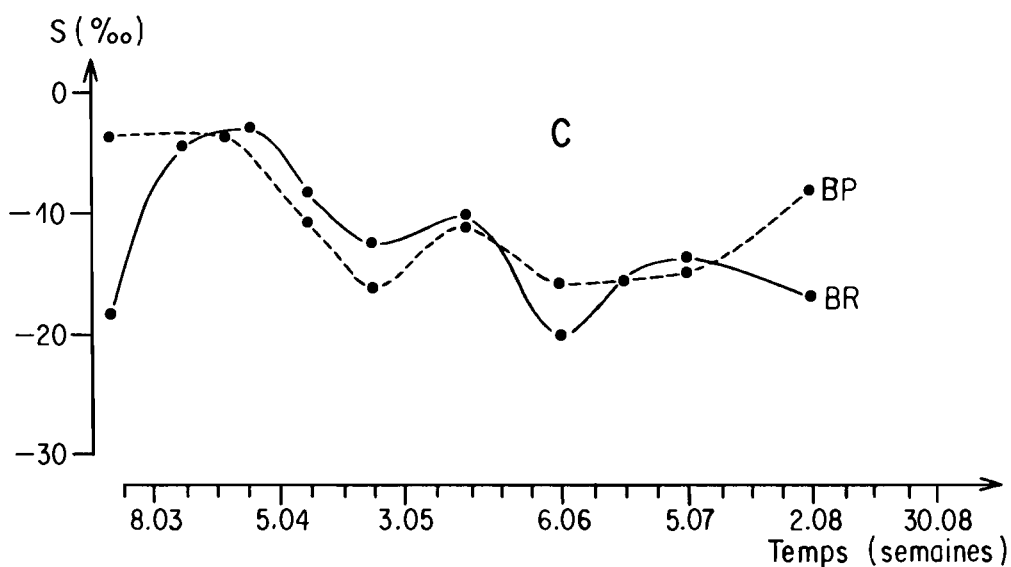
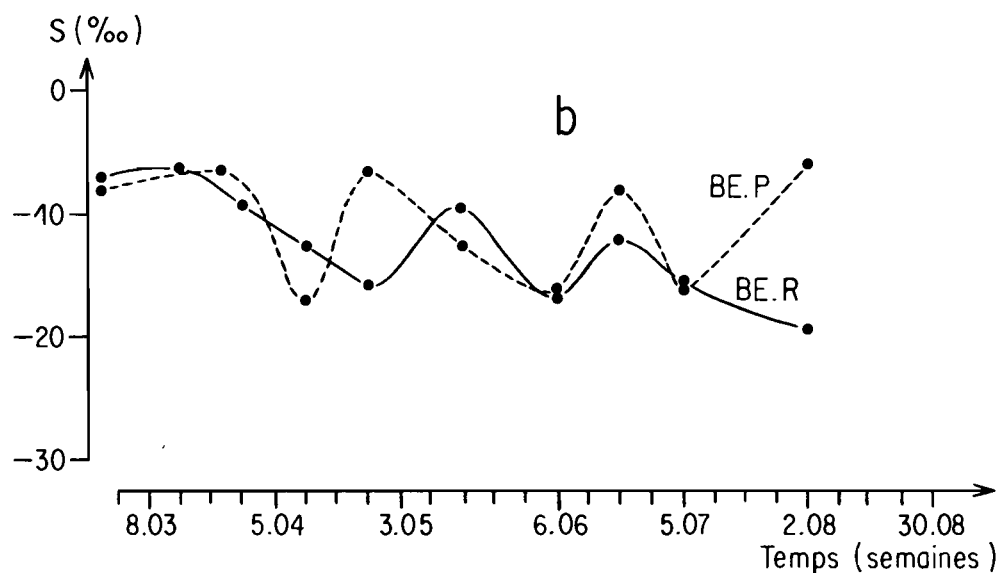
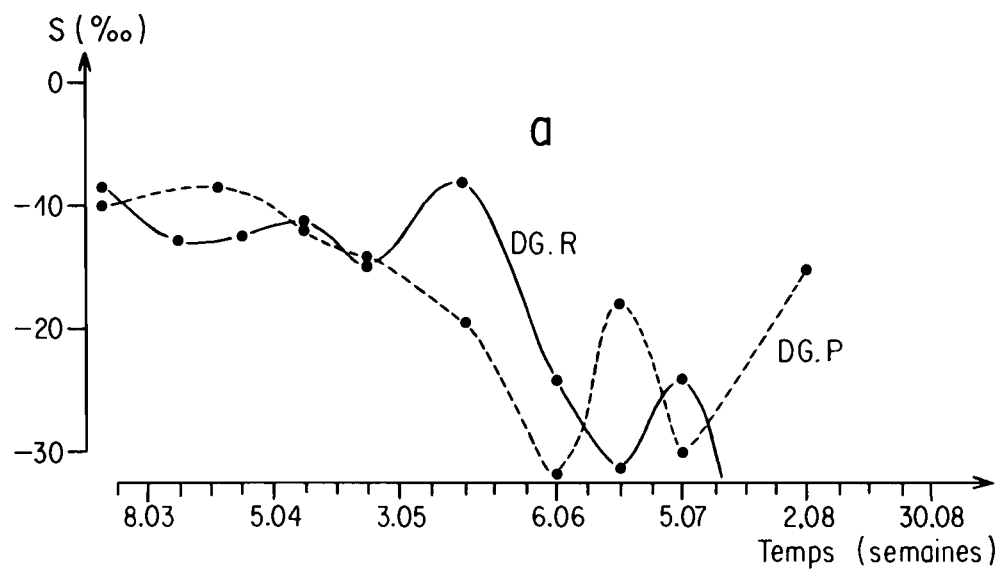


Figure 37 - Comparaisons des taux journaliers de disparition de feuilles (S) pour
a. DG en station R (trait plein) et P (tiretés)
b. BE en station R (trait plein) et P (tiretés)
c. BR (trait plein) et BP (tiretés)
S ‰ : nombre de feuilles disparues, par jour, pour 1 000 feuilles initiales

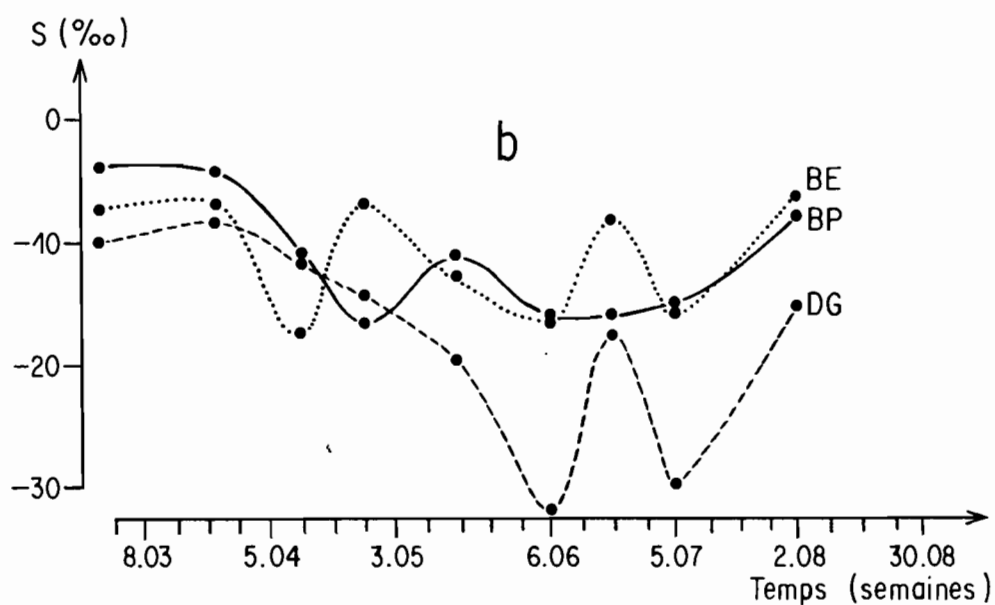
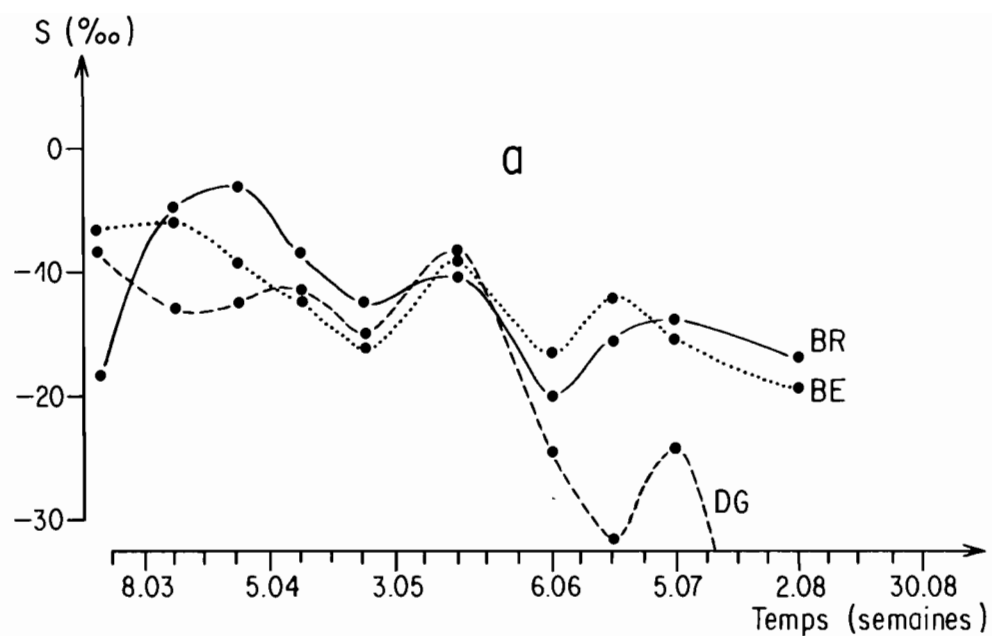


Figure 38 - Comparaisons des taux de disparitions de feuilles (S) pour les espèces de la station R (a) et P (b) (cf. figure 37)

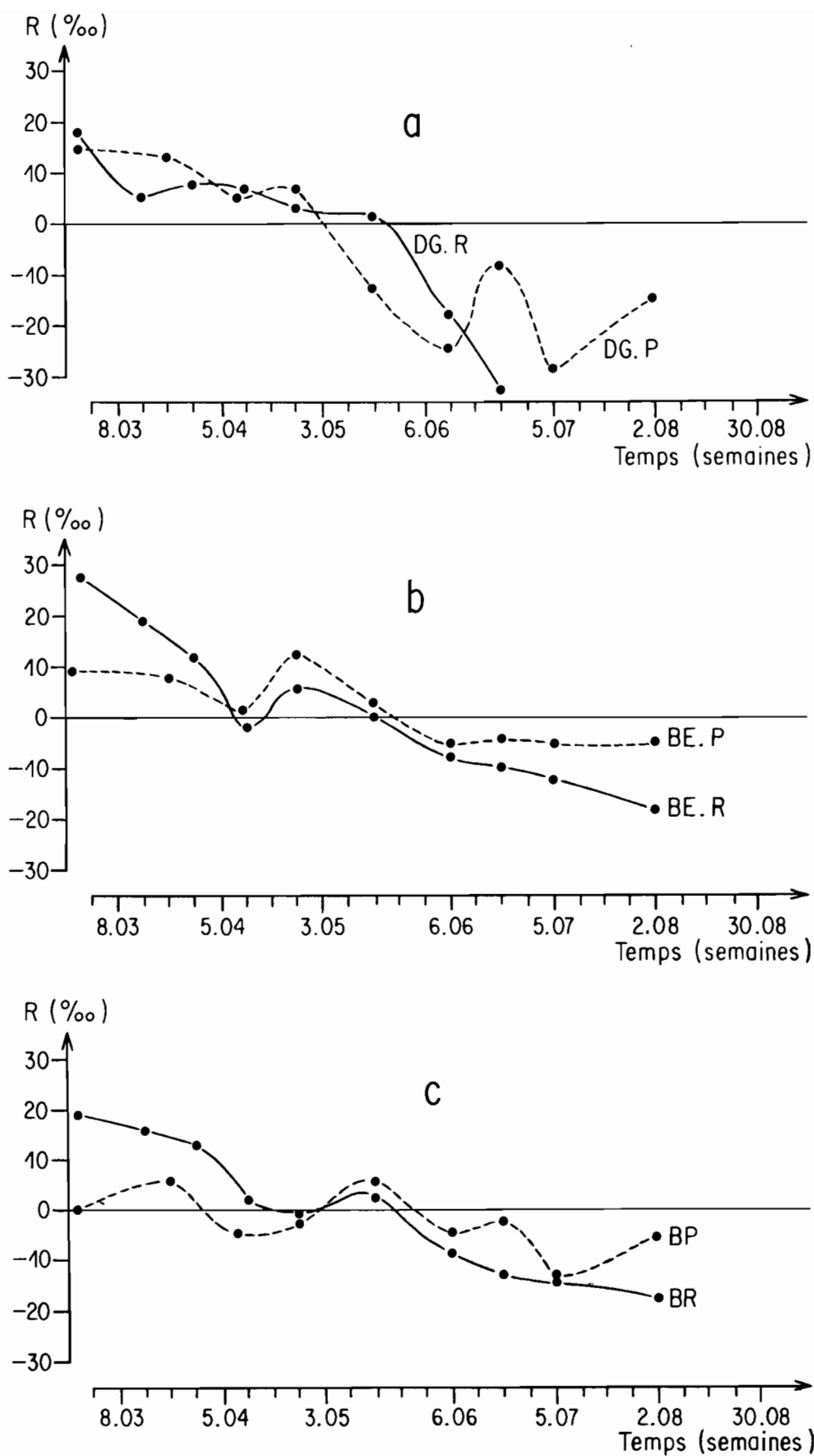


Figure 39 - Comparaisons des taux journaliers nets de production de feuilles (R) pour
a. DG en station R (trait plein) et P (tiretés)
b. BE en station R (trait plein) et P (tiretés)
c. BR (trait plein) et BP (tiretés)
(taux résultants des taux présentés sur les figures 35 et 37)

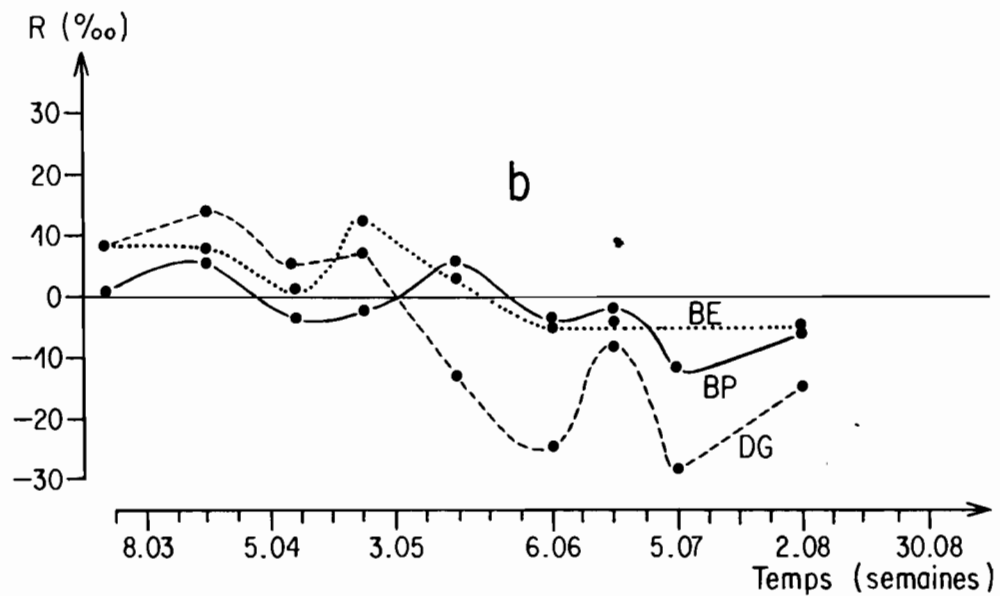
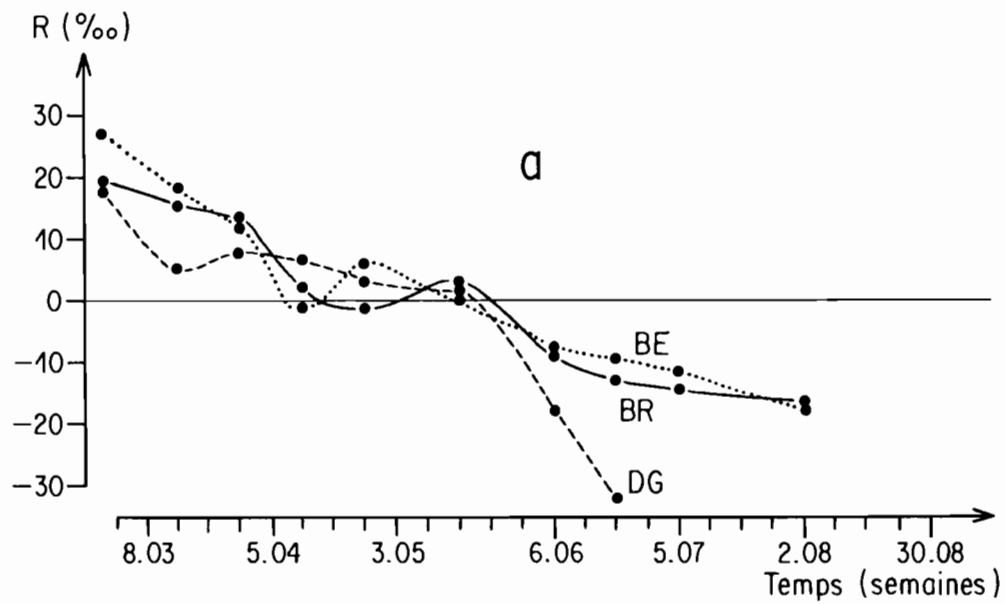
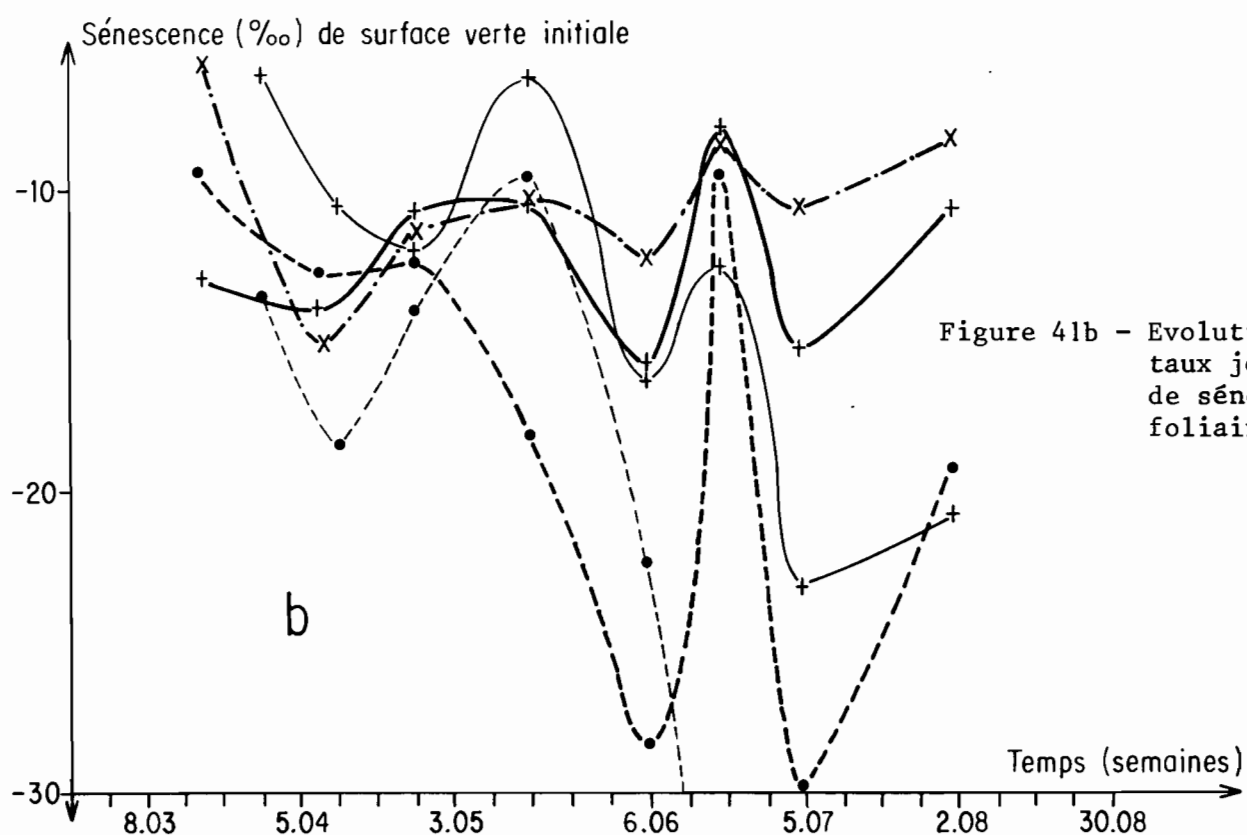
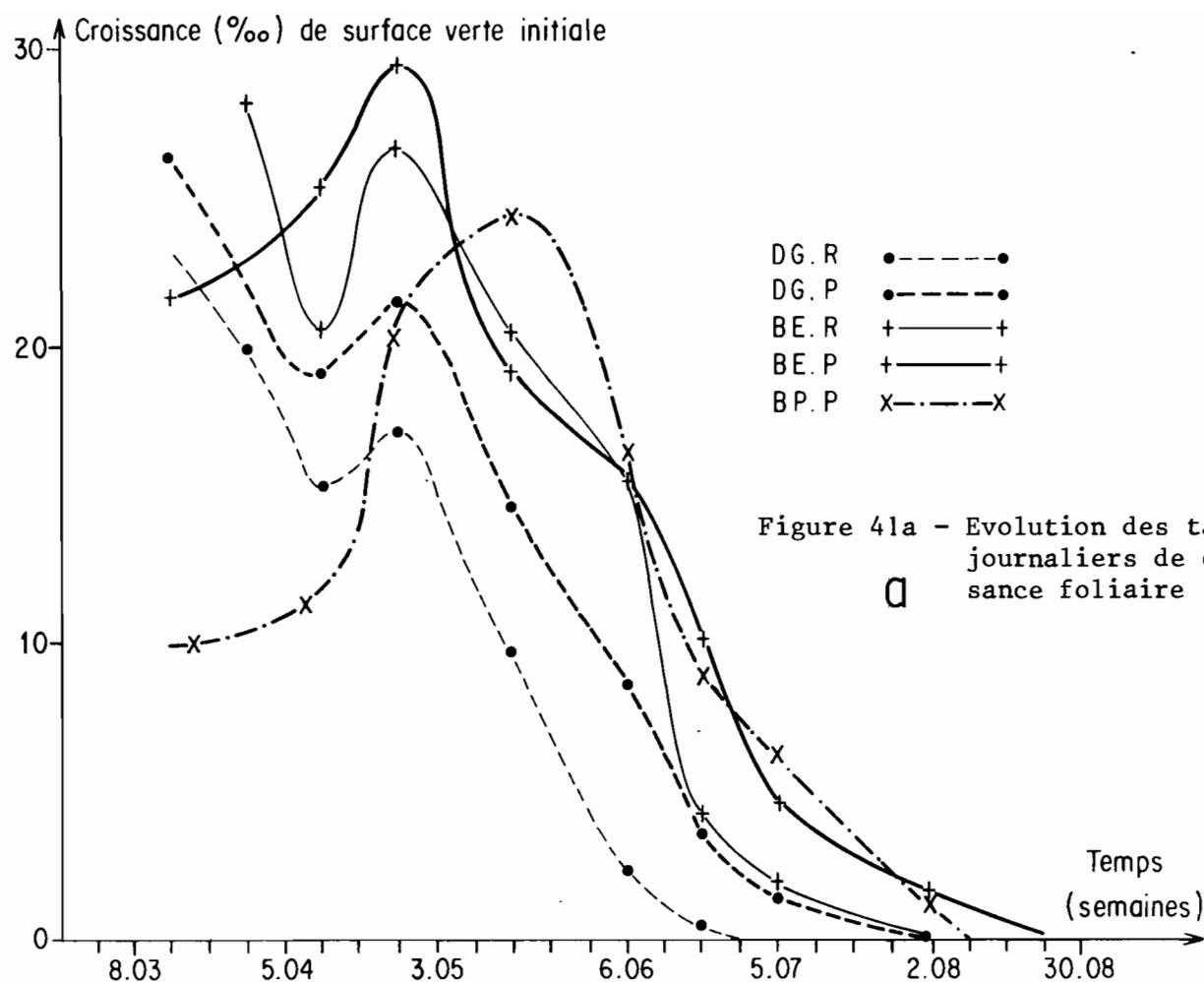


Figure 40 - Comparaisons des taux journaliers nets de production de feuilles pour les espèces de la station R (a) et de la station P (b)



Les taux sont exprimés en cm, pour 1 000 cm de longueur verte initiale.
 Les espèces de la station R sont figurées en traits fins, celles de la station P en traits épais.
 BR n'a pas fait l'objet de mesures d'élongation et de sénescence foliaires

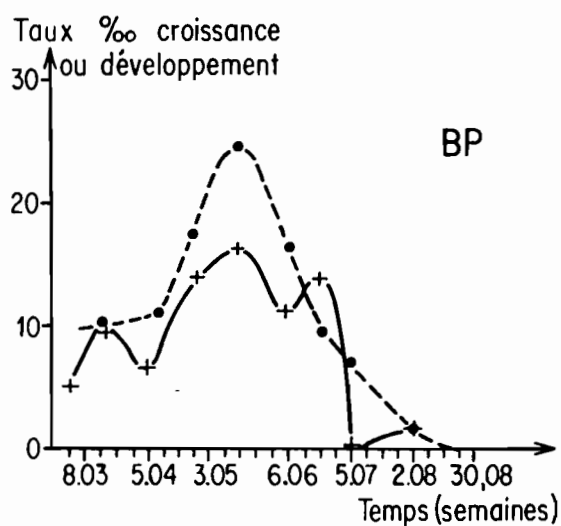
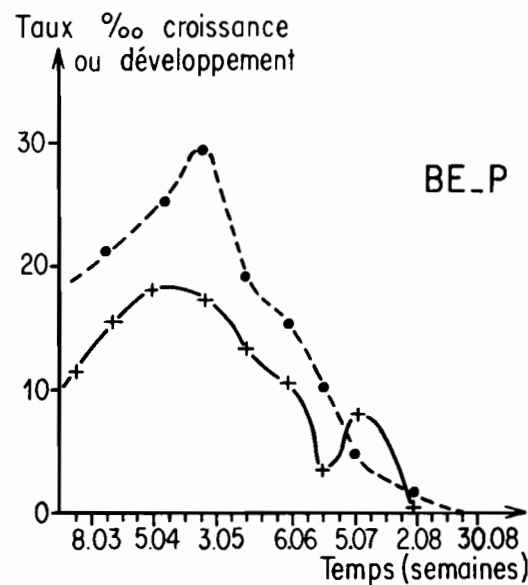
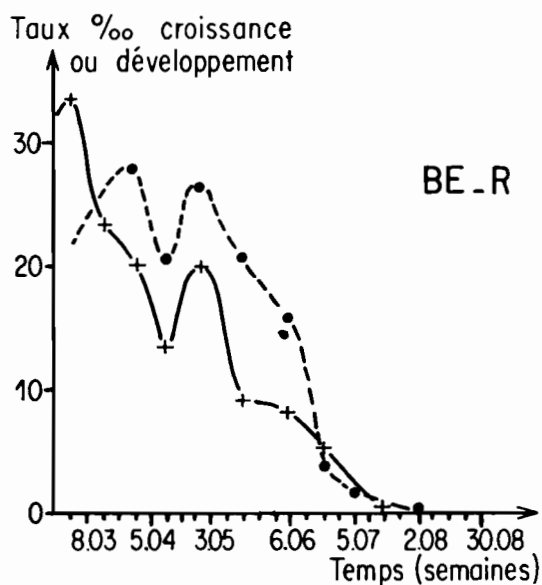
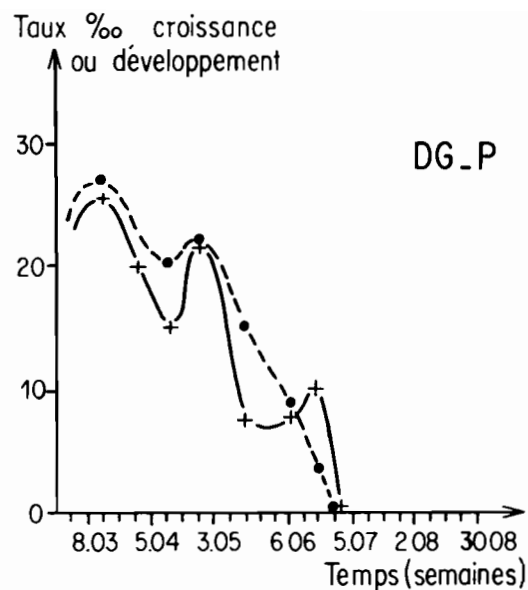
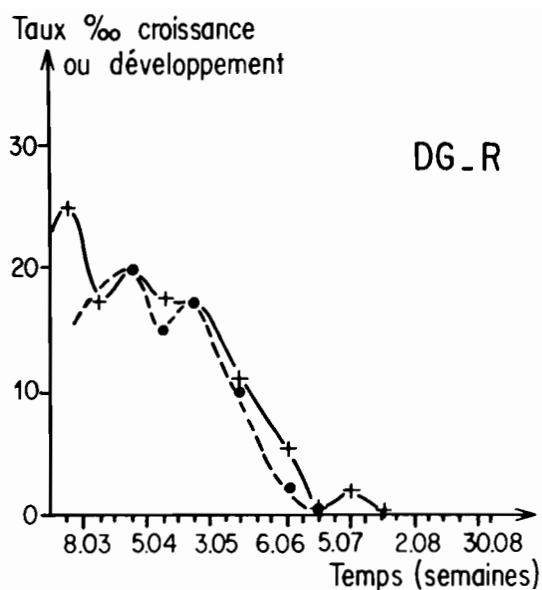


Figure 42 - Comparaisons de l'évolution des taux journaliers d'initiation (traits pleins) et de croissance foliaire (tiretés), pour chacune des espèces

Les taux d'initiation foliaire sont exprimés en nombre de feuilles apparues pour 1 000 feuilles initiales, ceux de croissance foliaire en cm pour 1 000 cm de longueur verte initiale

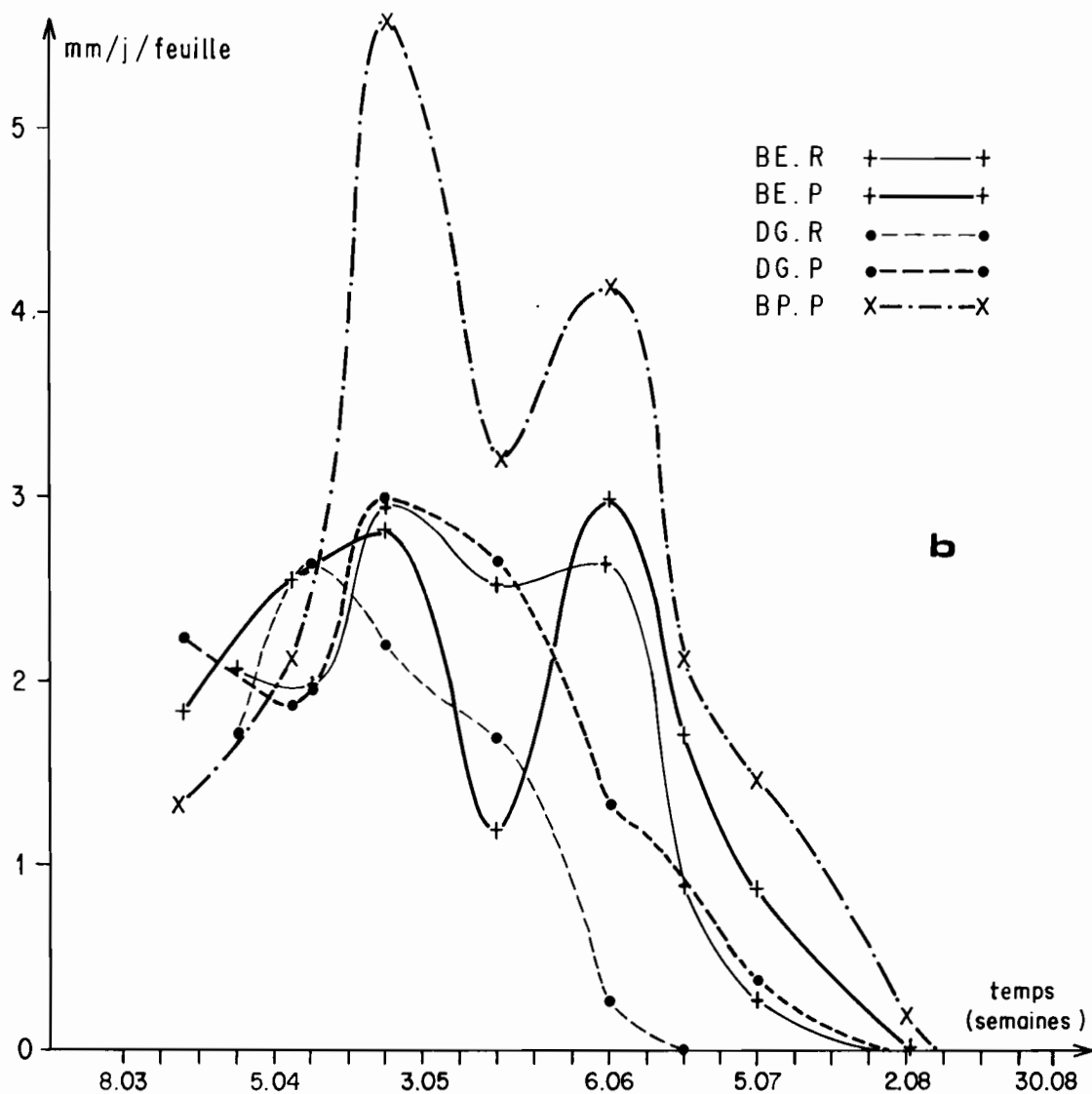
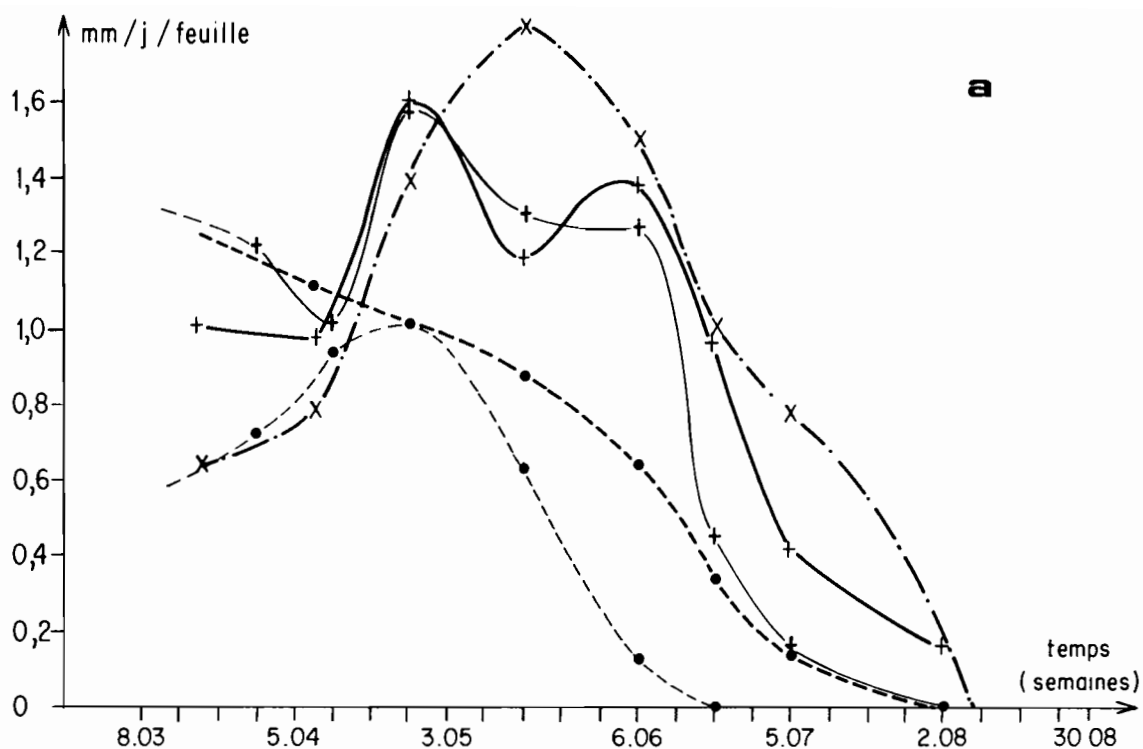


Figure 43 - Evolution de la croissance moyenne journalière, calculée par période, pour chacune des espèces
a. calculs effectués en confondant les rangs des feuilles
b. calculs effectués pour les feuilles de rang 1 uniquement

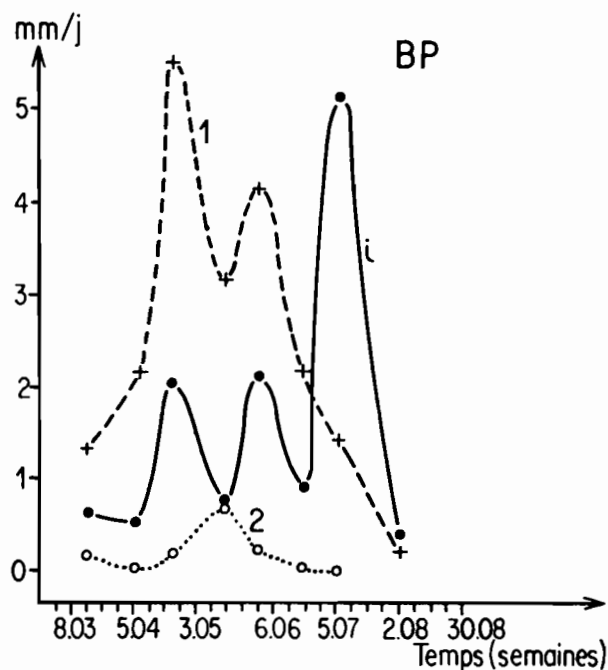
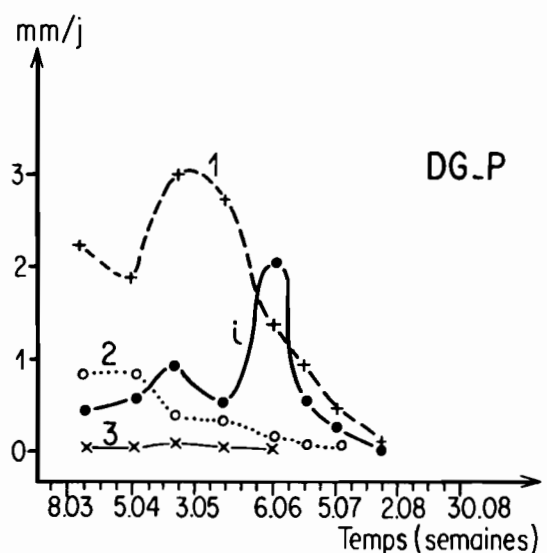
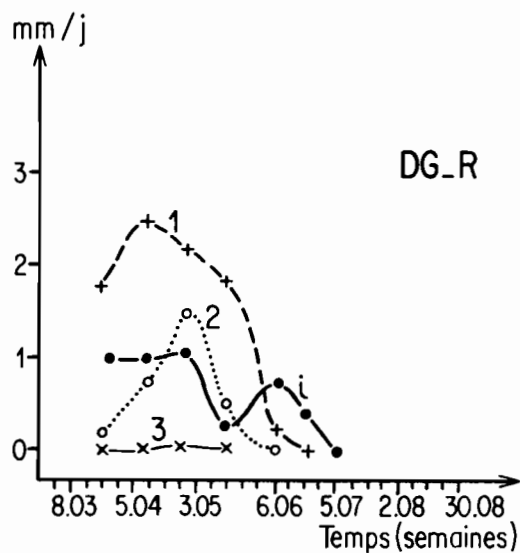
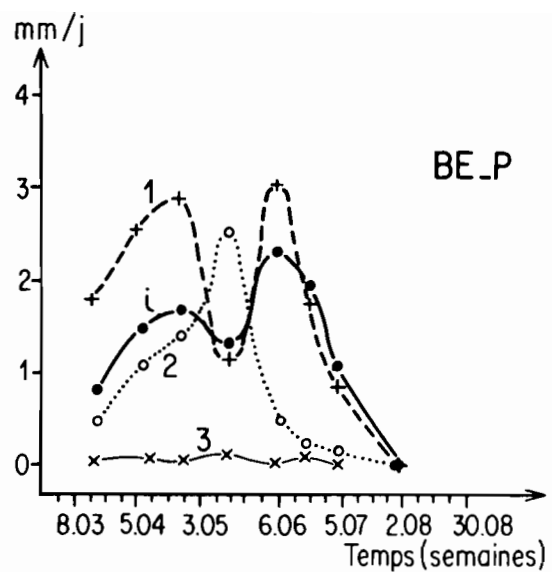
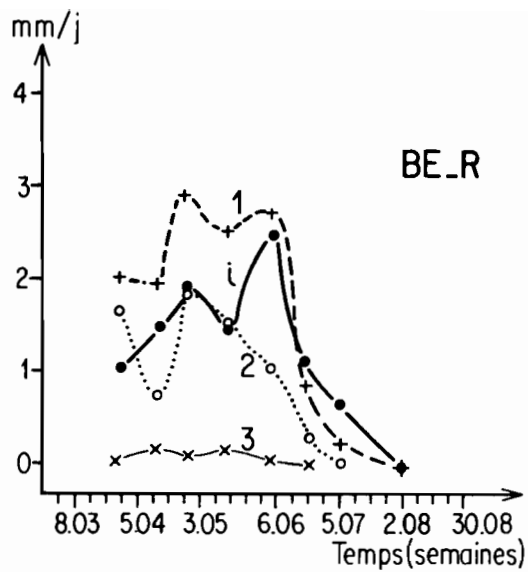


Figure 44 - Evolution de la croissance moyenne journalière, selon le rang des feuilles
 i : rang 0 (initiales, ou feuilles émergentes)
 1 : rang 1 (dernière feuille adulte apparue)
 2 : rang 2
 3 : rang 3

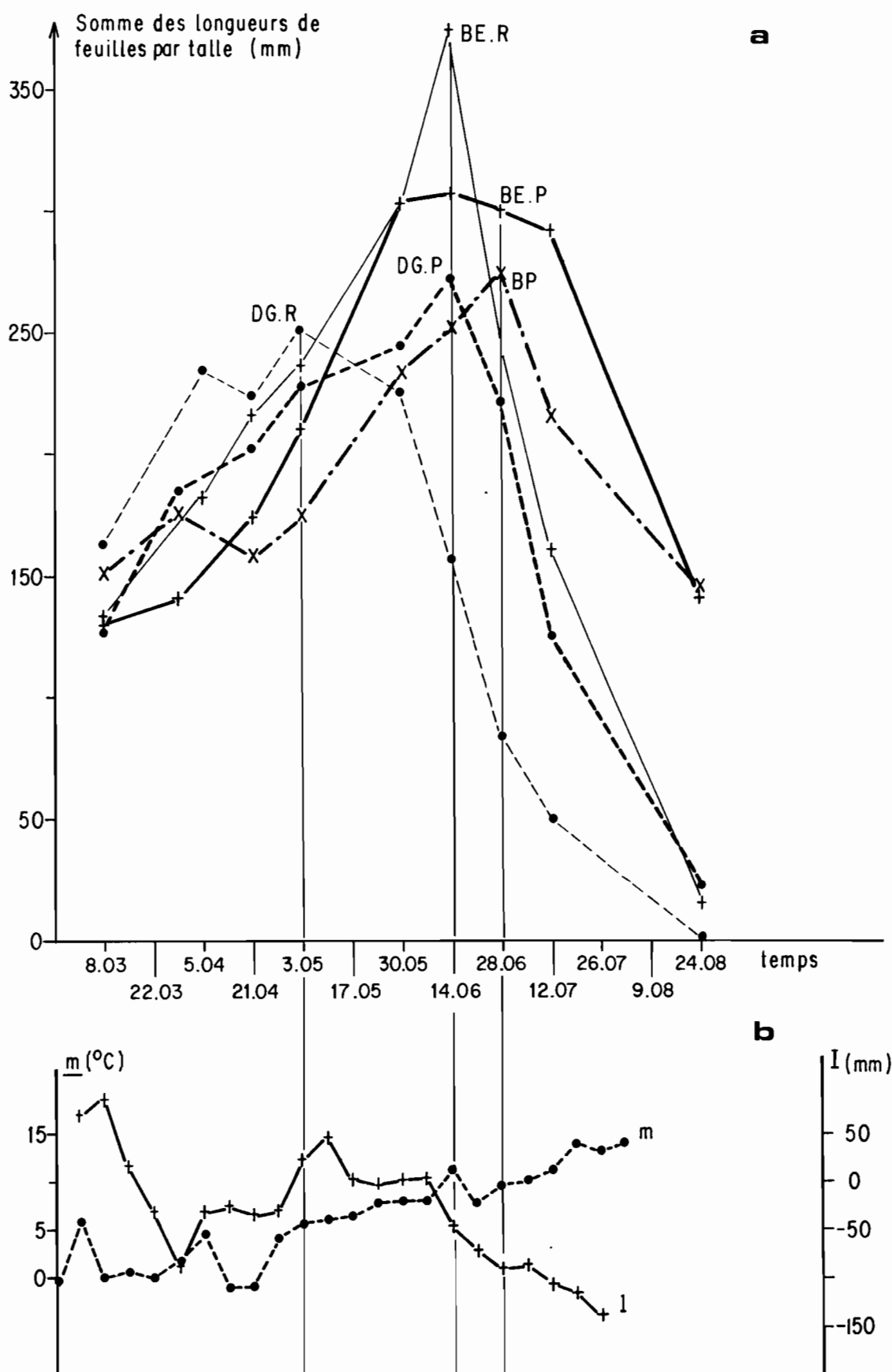


Figure 45 - a. Evolution de la longueur foliaire verte par talle (mm), comparée à
 b. l'évolution de la moyenne hebdomadaire des températures minimales
 journalières ($\overline{m}$ en $^{\circ}\text{C}$), en traits pleins, et à celle du déficit
 hydrique théorique (I en mm), en tiretés

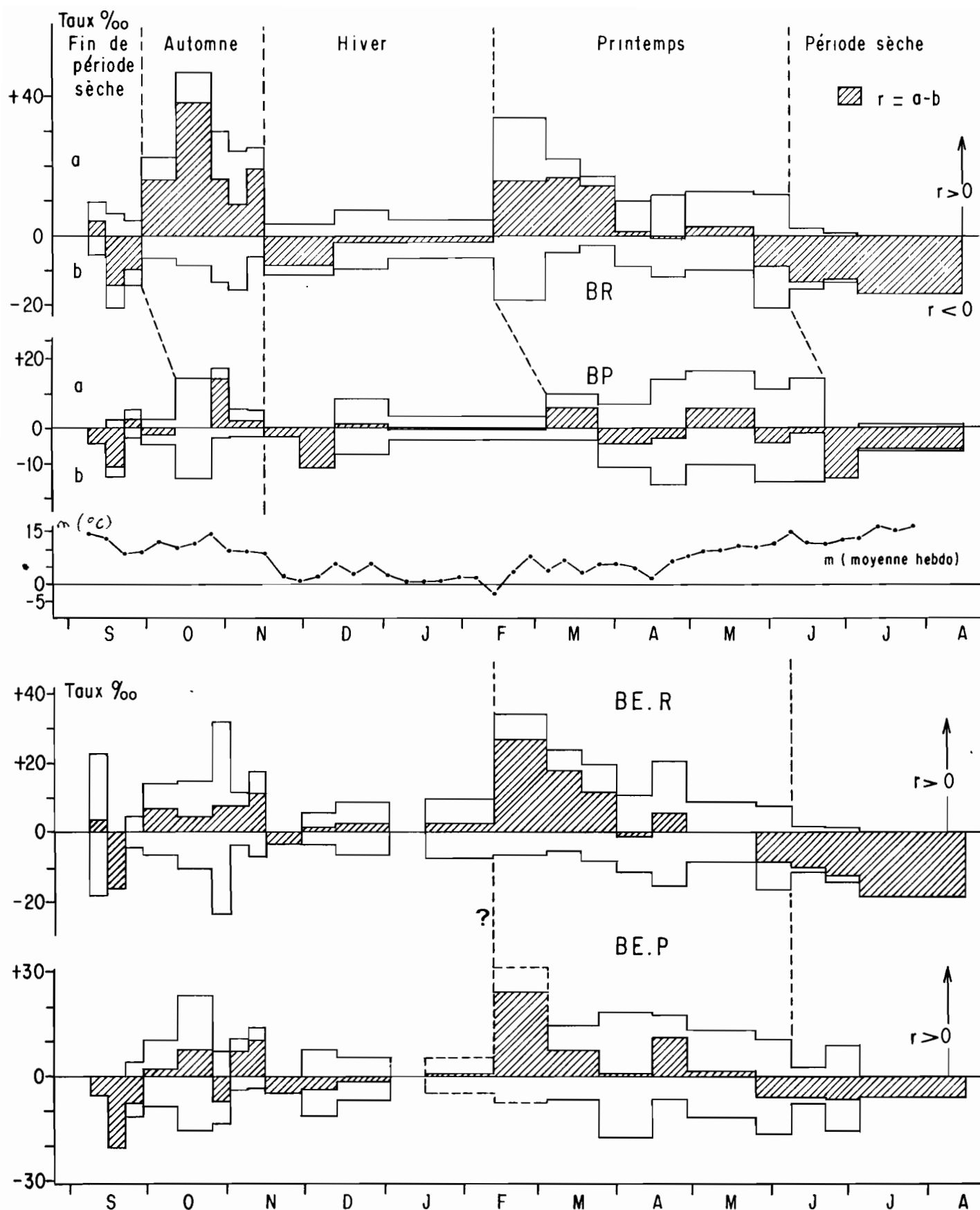


Figure 46a - Histogrammes des taux de production de feuilles, durant la période septembre 1977 - août 1978, pour, de haut en bas, BR, BP, BE.R, BE.P
a. taux d'apparition
b. taux de disparition
r. taux net résultant de production de feuilles

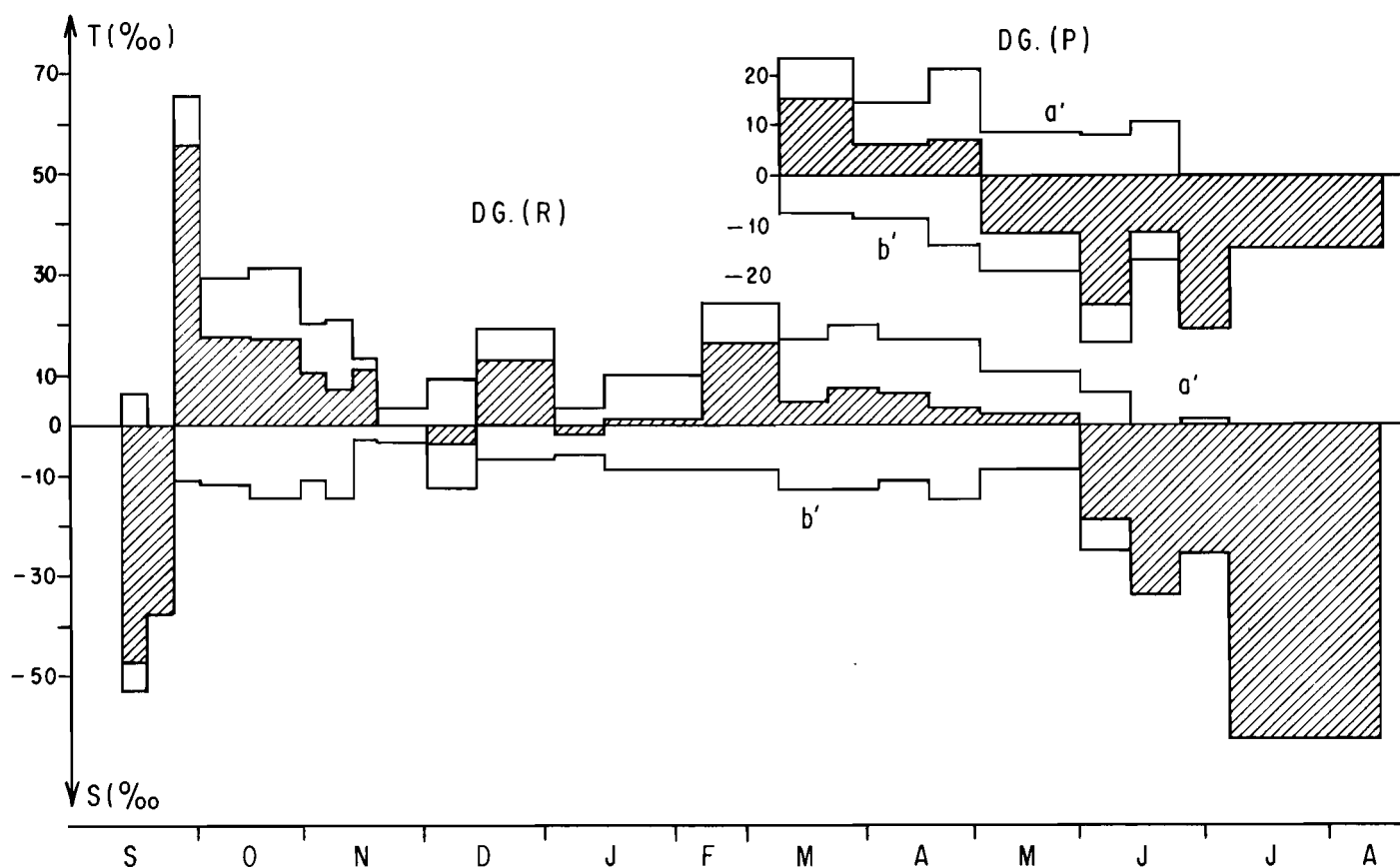


Figure 46b - Histogrammes des taux de production de feuilles, durant la période septembre 1977 - août 1978, pour DG.R et DG.P
 a. taux d'apparition
 b. taux de disparition
 r. taux net résultant de production de feuilles, en surfaces hachurées

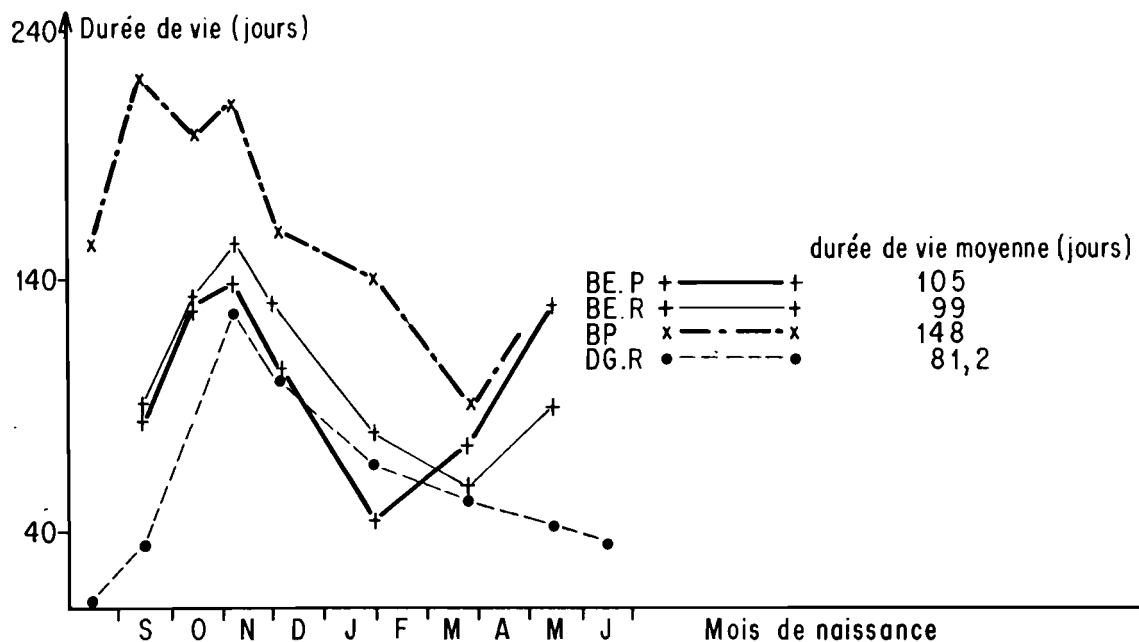


Figure 47 - Durée de vie des feuilles (en jours), en fonction du mois de leur naissance : espérance de vie

Figure 48 : Relation entre le taux de disparition ($\underline{S}$) et le taux d'initiation ($\underline{T}$) foliaires.

Construction des droites : excepté pour BR, les figures semblent indiquer 2 tendances

une augmentation de la sénescence, en même temps qu'une diminution de la production (droites en tiretés, guidées par les points entre parenthèses) ,

et une diminution de la sénescence, en même temps qu'une diminution de la production (droites en traits pleins, dont sont éliminés les points entre parenthèses).

On a distingué les mesures d'automne et hiver (•) de celles de printemps et été (+).

Par souci de comparaison, on a tenté pour BR une représentation identique, qui paraît difficilement interprétable.

Erratum : les variables notées $\underline{S}$ et $\underline{T}$ représentent en réalité $\Sigma \underline{S}$ et $\Sigma \underline{T}$ (voir texte, page 41).

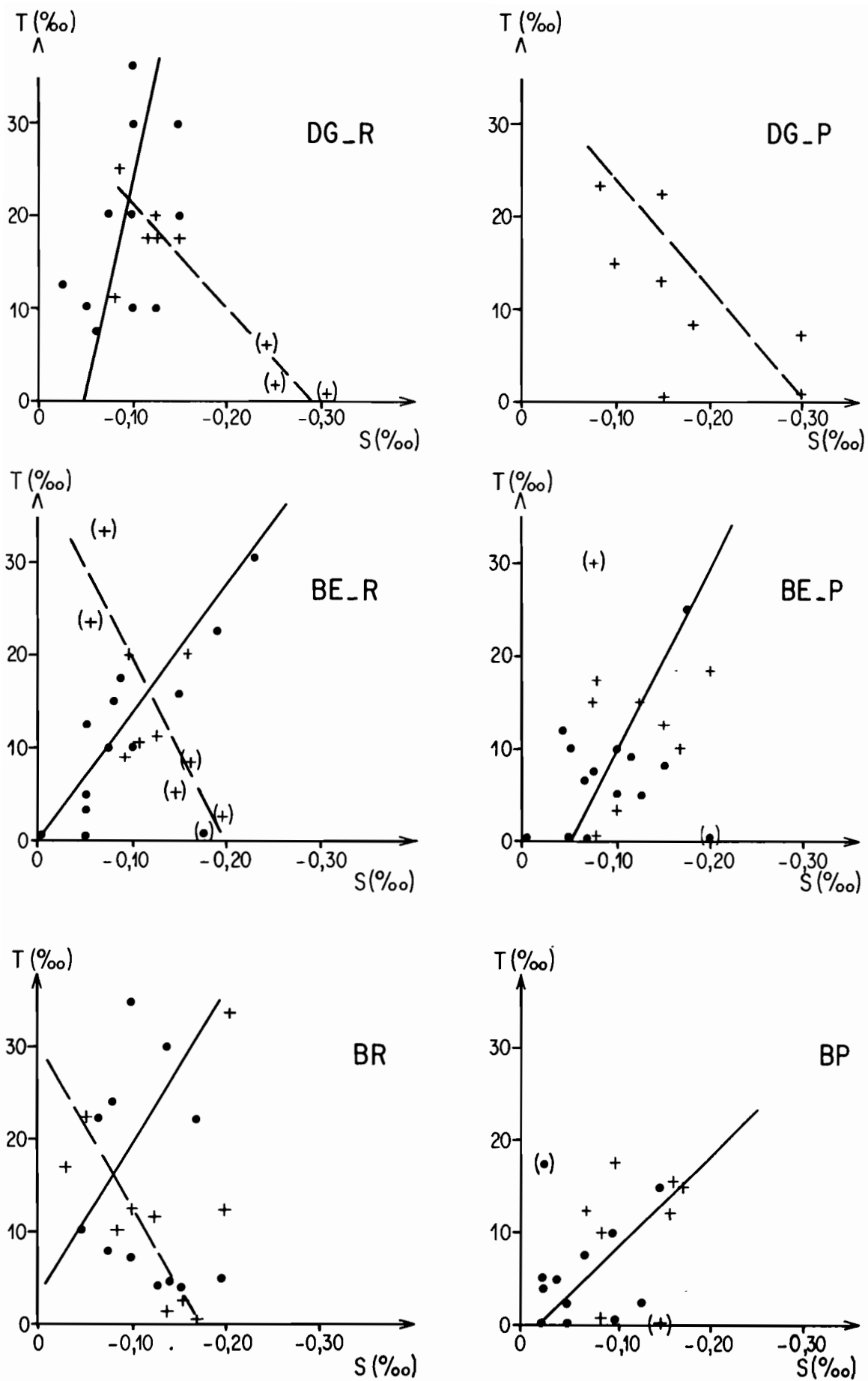


Figure 48

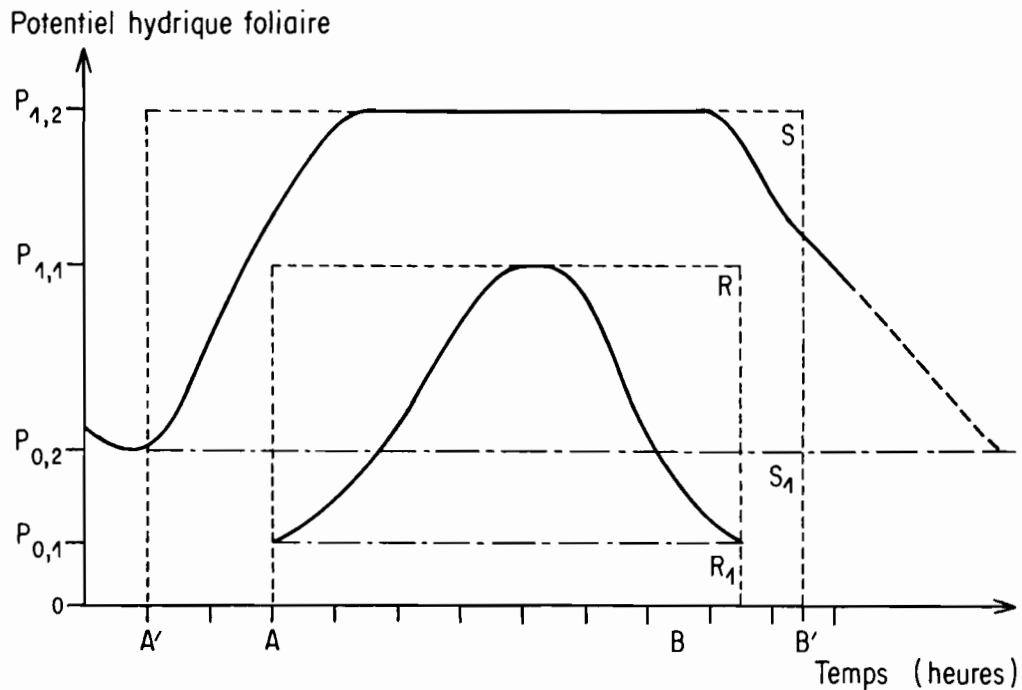


Figure 50 - Courbes théoriques du potentiel hydrique foliaire, pour des conditions hydriques et des durées d'éclairement différentes, montrant le principe du calcul de ΣPf (somme des déficits hydriques journaliers moyens)

A et A' : lever du soleil

B et B' : coucher du soleil

$P_{0,i}$: potentiel minimum journalier

$P_{1,i}$: potentiel maximum journalier

$R = P_{1,1} \times \text{durée du jour}$

$R_1 = P_{0,1} \times \text{durée du jour}$

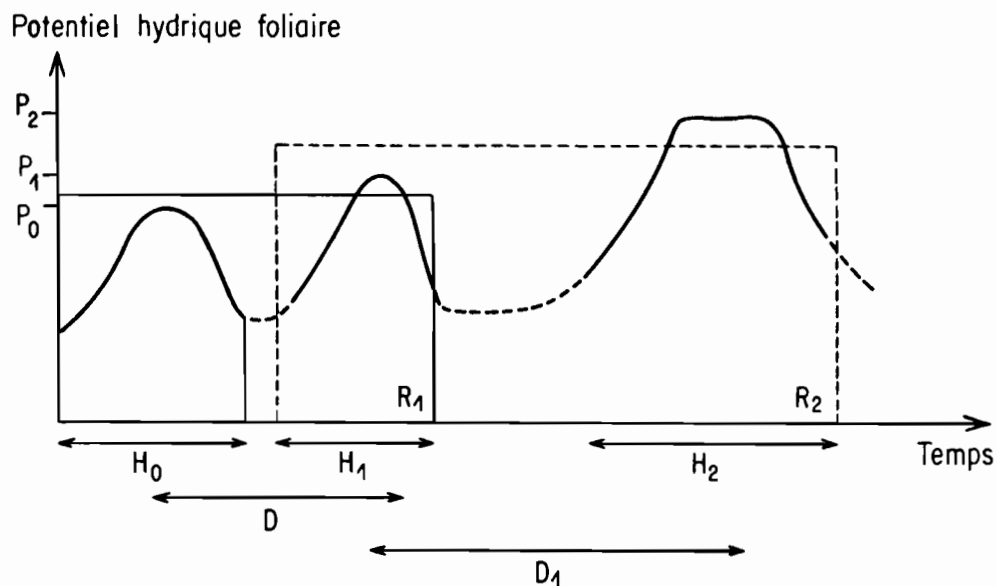


Figure 51 - Schéma explicatif du calcul de ΣPF (somme des déficits hydriques journaliers moyens)

P_i : potentiel hydrique foliaire maximum du jour de mesure

H_i : durée moyenne d'éclairement, durant la période de D_i jours séparant 2 points de mesure successifs

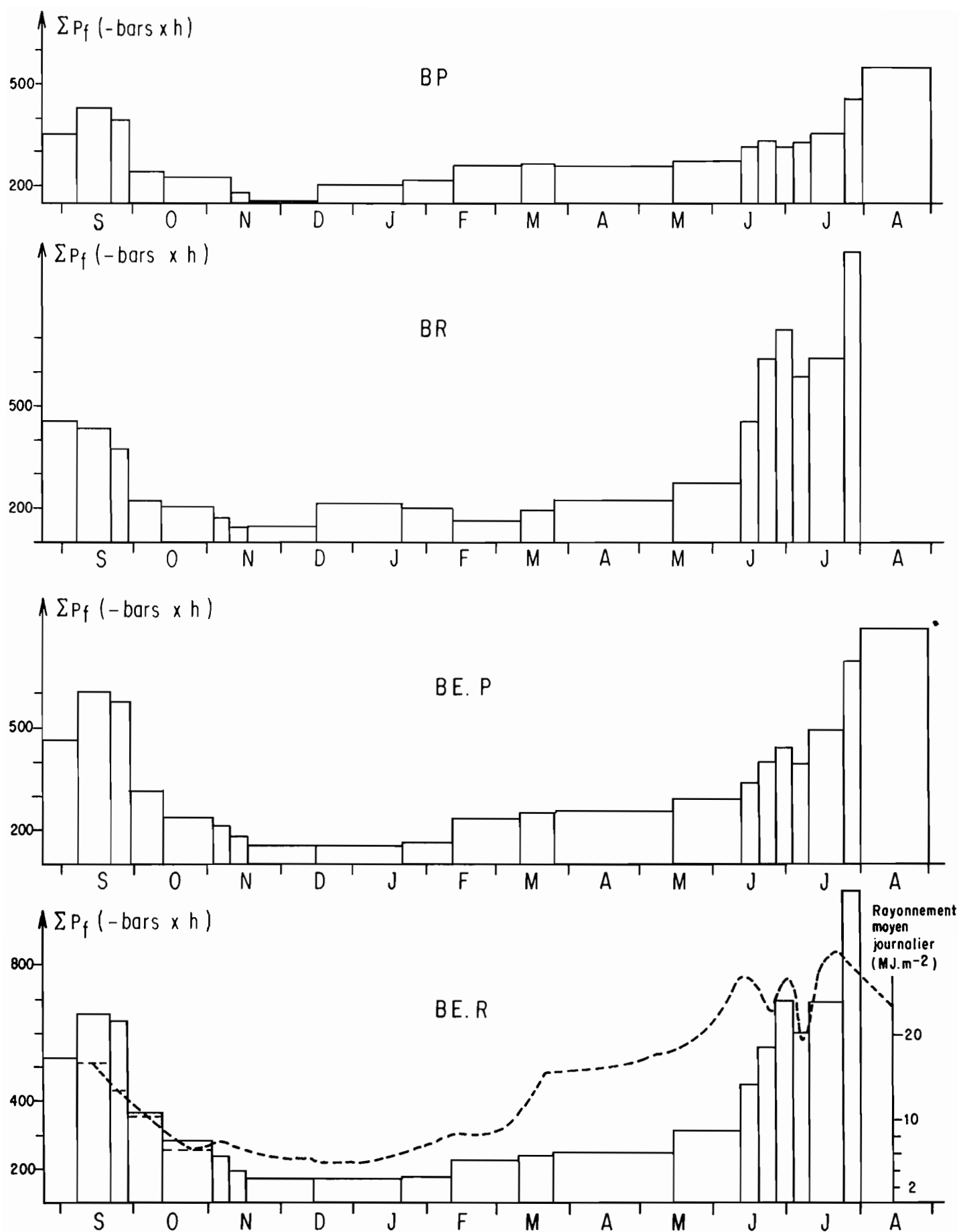


Figure 52 - Exemples d'histogrammes des sommes des déficits hydriques journaliers moyens (ΣP_f , en $-\text{bar.h}$) - de haut en bas : BP, BR, BE.P, BE.R : à titre d'exemple d'utilisation, on a comparé les histogrammes présentés aux variations saisonnières du rayonnement moyen journalier (en MJ.m^{-2})

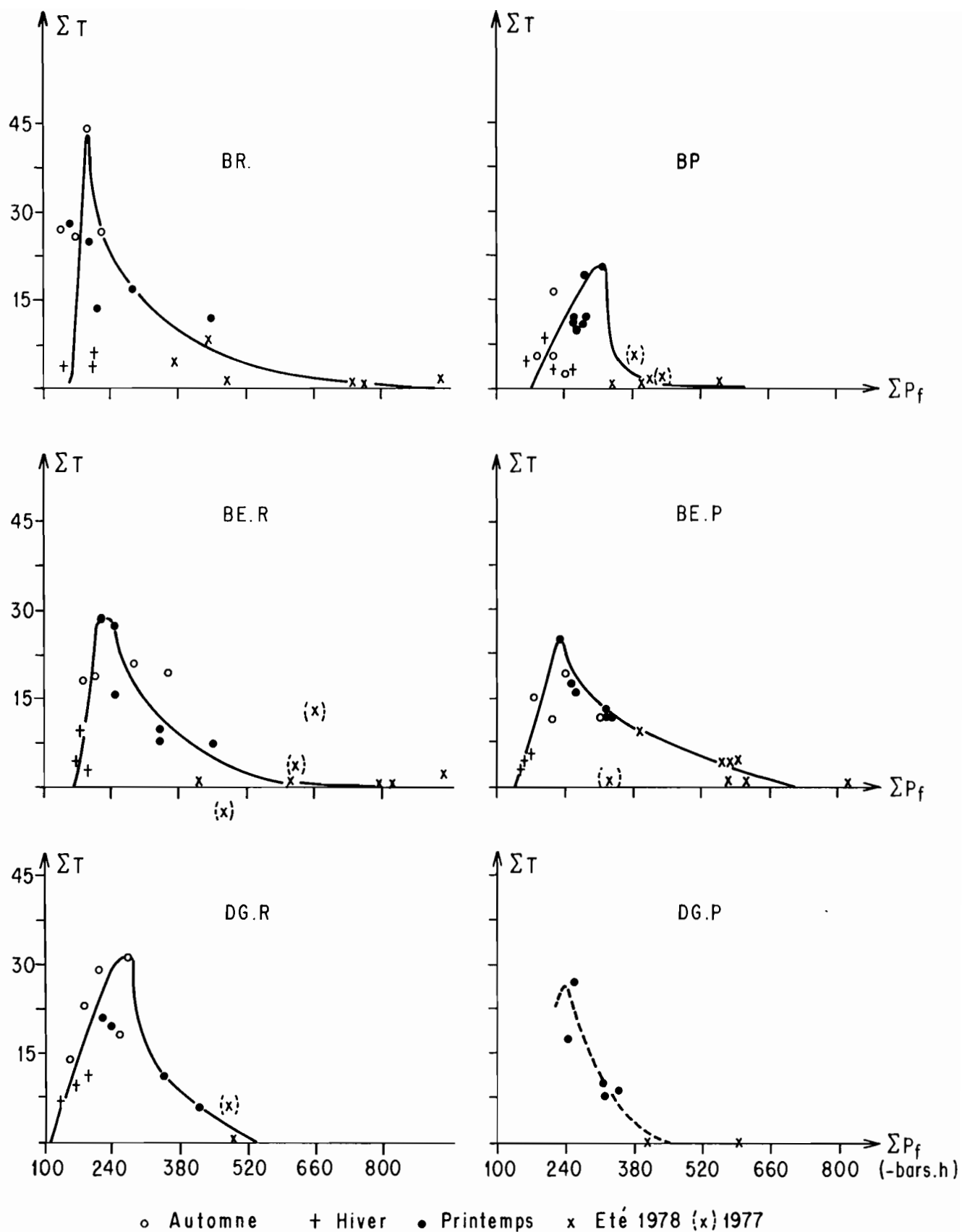


Figure 53 - Relations entre les taux journaliers moyens d'apparition de feuilles (ΣT) et les déficits hydriques journaliers moyens (ΣP_f)

Courbes ajustées à la main

Figure 54 : relations entre les taux journaliers moyens de disparition de feuilles ($\Sigma \underline{S}$) et les déficits hydriques journaliers moyens ($\Sigma \underline{Pf}$).

Courbes ajustées à la main.

Les courbes ont été tracées en distinguant les périodes de production de feuilles ($\underline{T} > 0$), de celles de non production ($\underline{T} \simeq 0$).

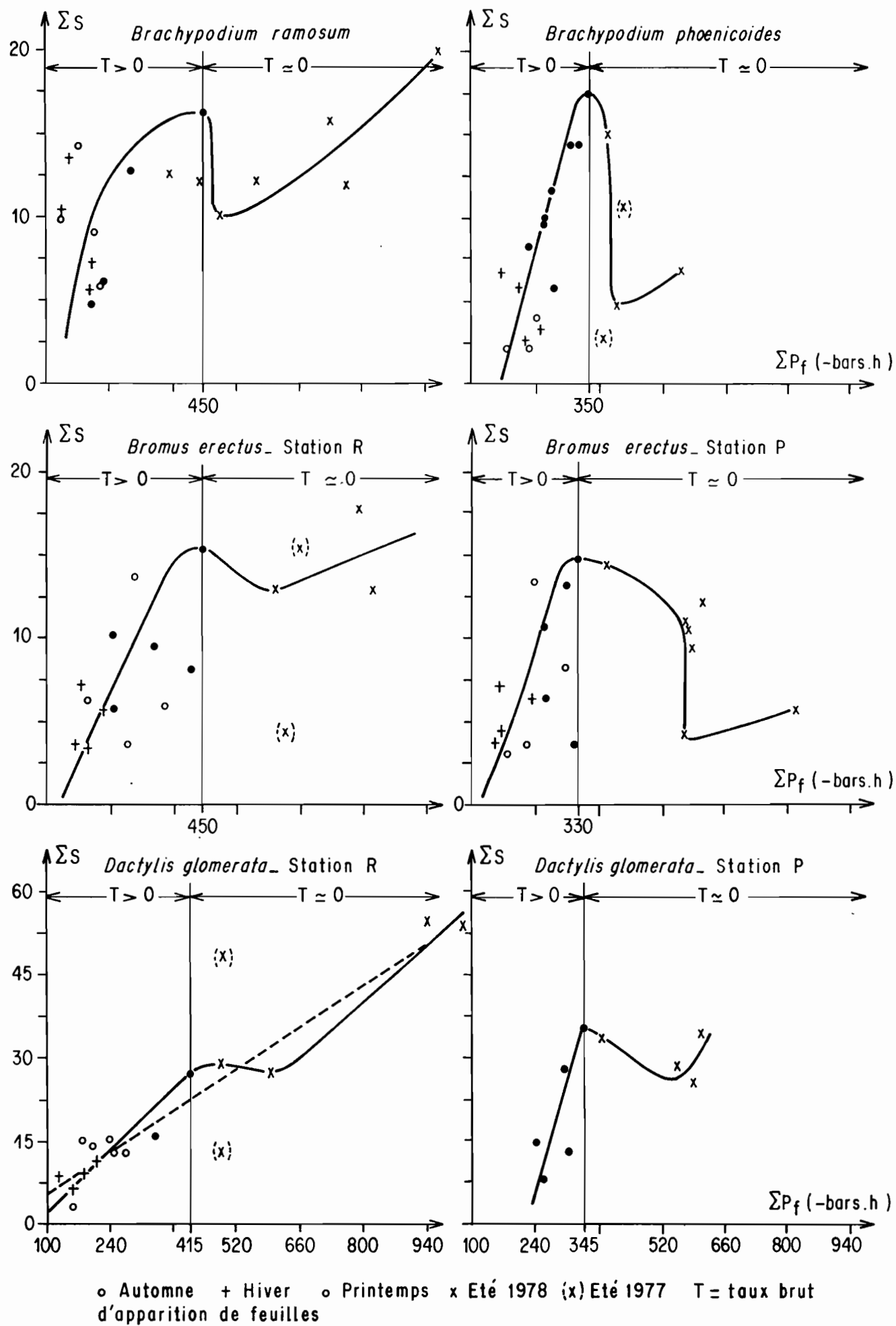


Figure 54

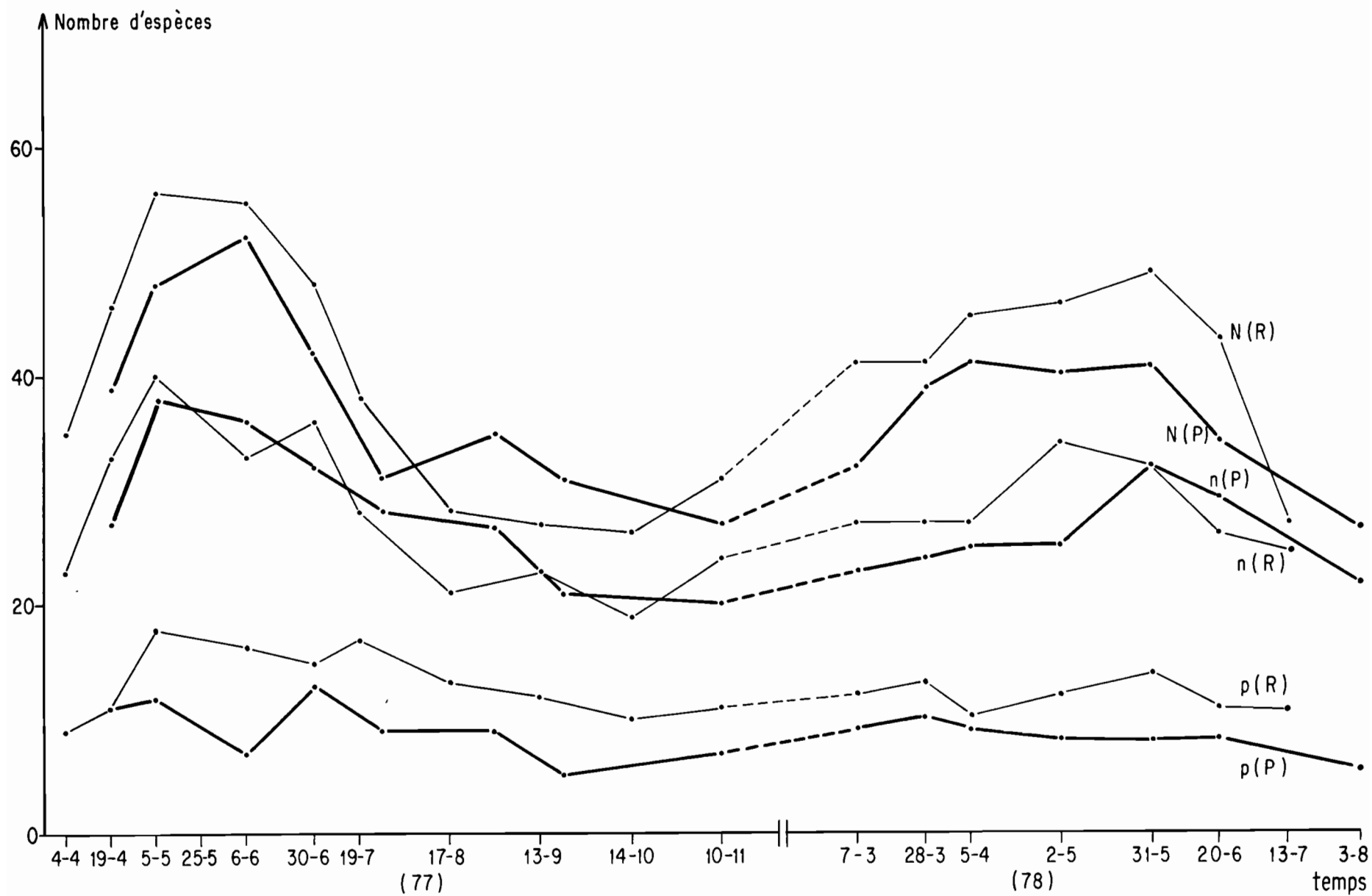


Figure 56 - Evolution du nombre d'espèces total (N), participant au recouvrement (n) et productrices (p)
 - en station P (traits épais)
 - en station R (traits fins)

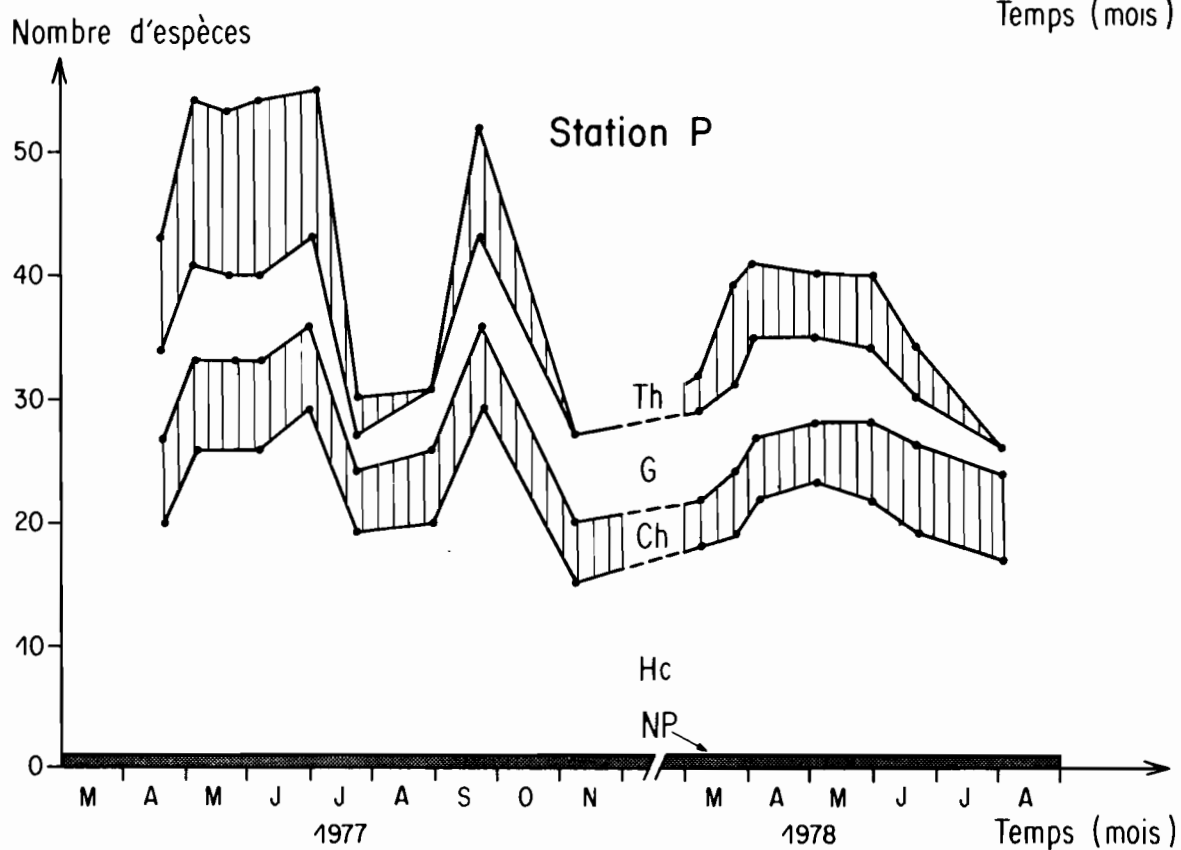
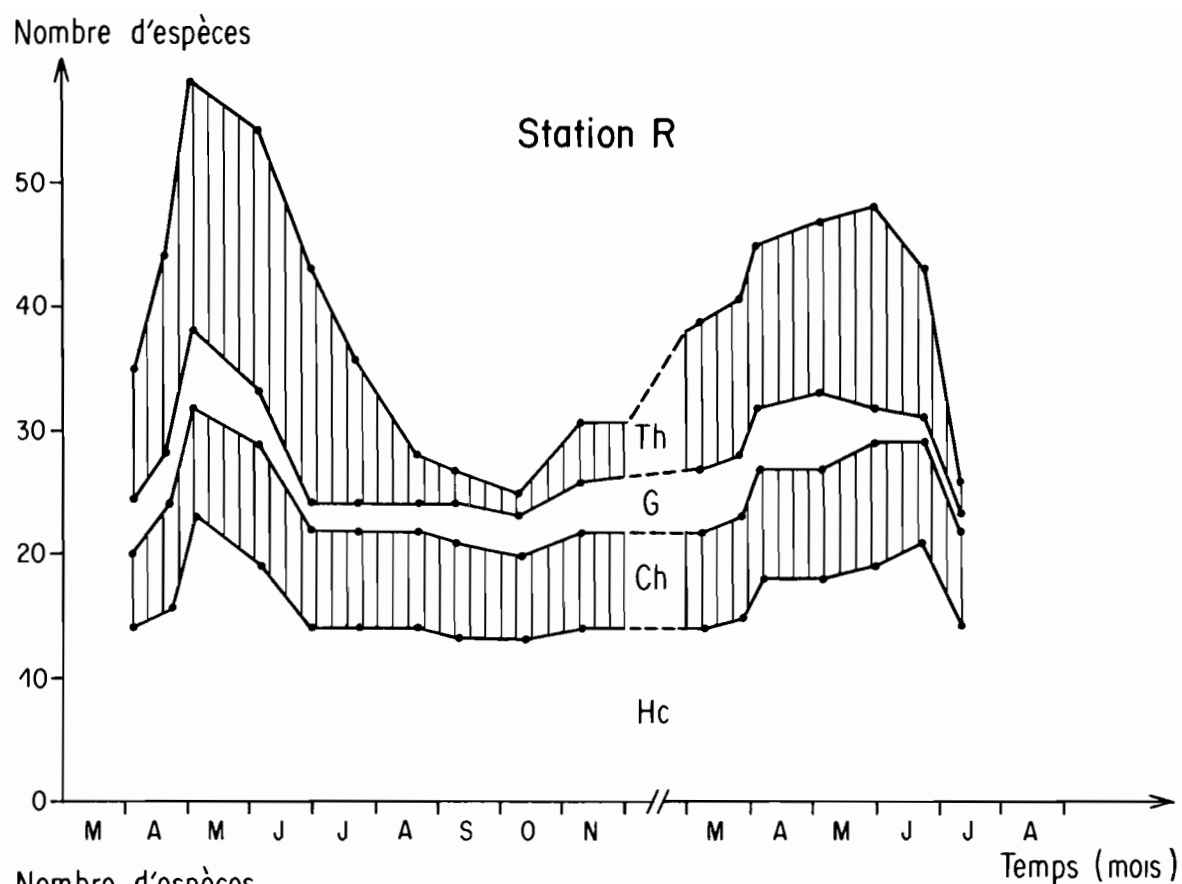


Figure 57 - Evolutions des spectres biologiques dans les communautés R (en haut) et P (en bas)

Th thérophytes

G géophytes

Ch chamaephytes

Hc hémicryptophytes

Np nanophanérophytes

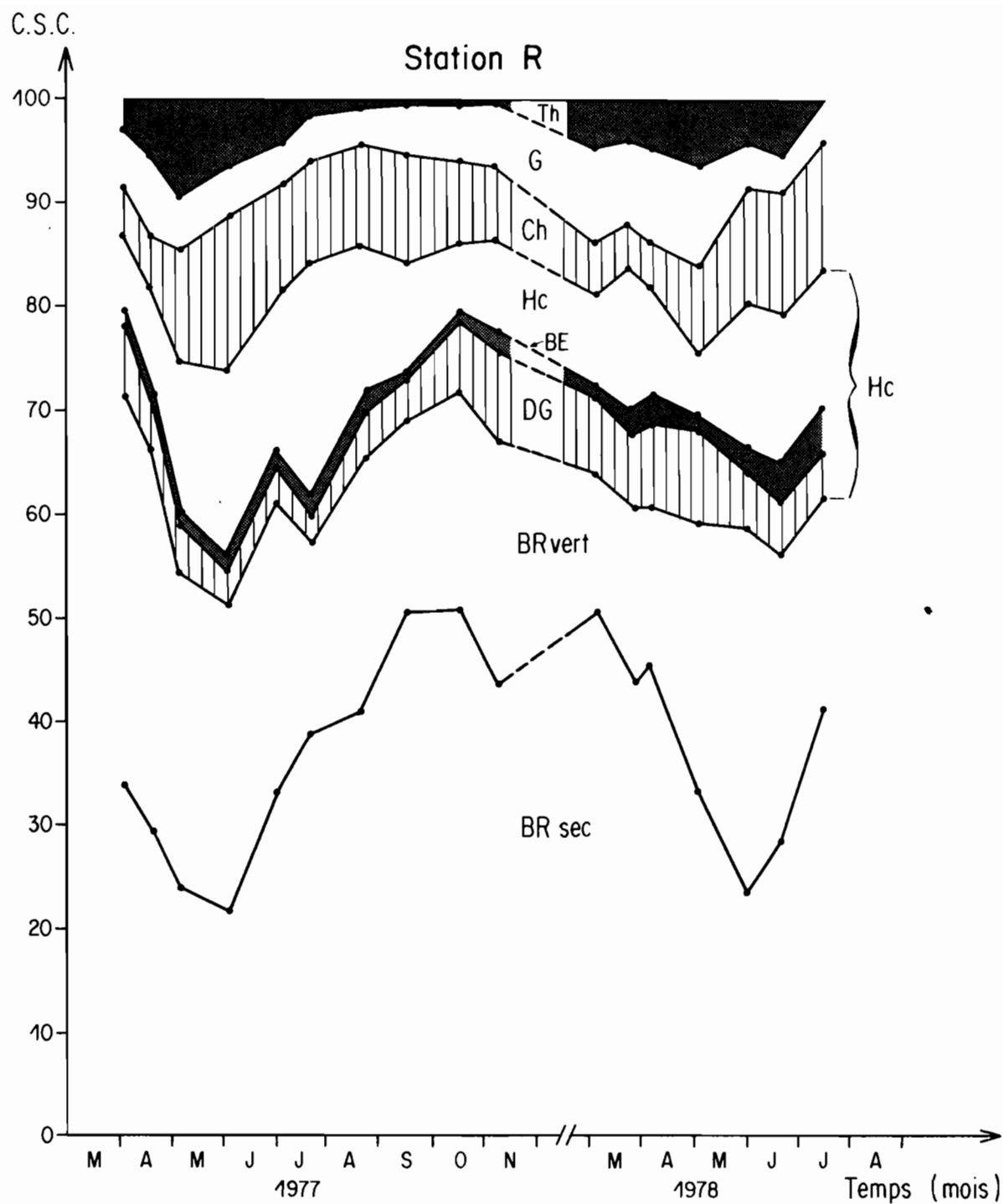


Figure 58a - Evolution des contributions des différents types biologiques, à la phytomasse totale de la communauté R

Th thérophytes

G géophytes (autres que BR)

Ch chamaephytes

Hc hémicryptophytes (autres que BE et DG)

Ont été distinguées les contributions des matières verte (BR vert) et sèche (BR sec) de l'espèce dominante

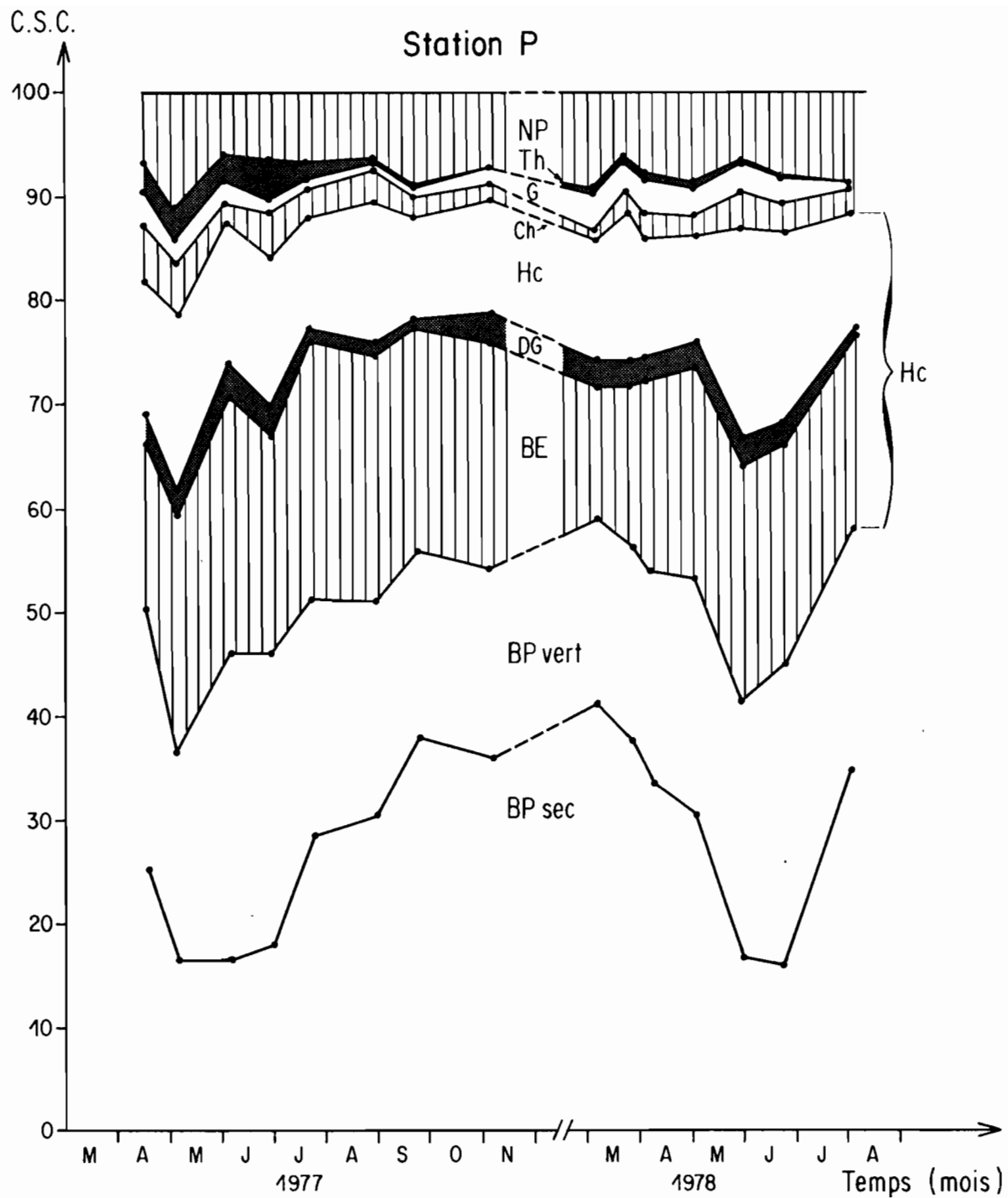


Figure 58b - Evolution des contributions des différents types biologiques, à la phytomasse totale de la communauté P

Th	thérophytes	Hc	hémicryptophytes (autres que BE et DG)
G	géophytes (autres que BP)	Np	nanophanérophytes
Ch	chamaephytes		

Ont été distinguées les contributions des matières verte (BP vert) et sèche (BP sec) de l'espèce dominante

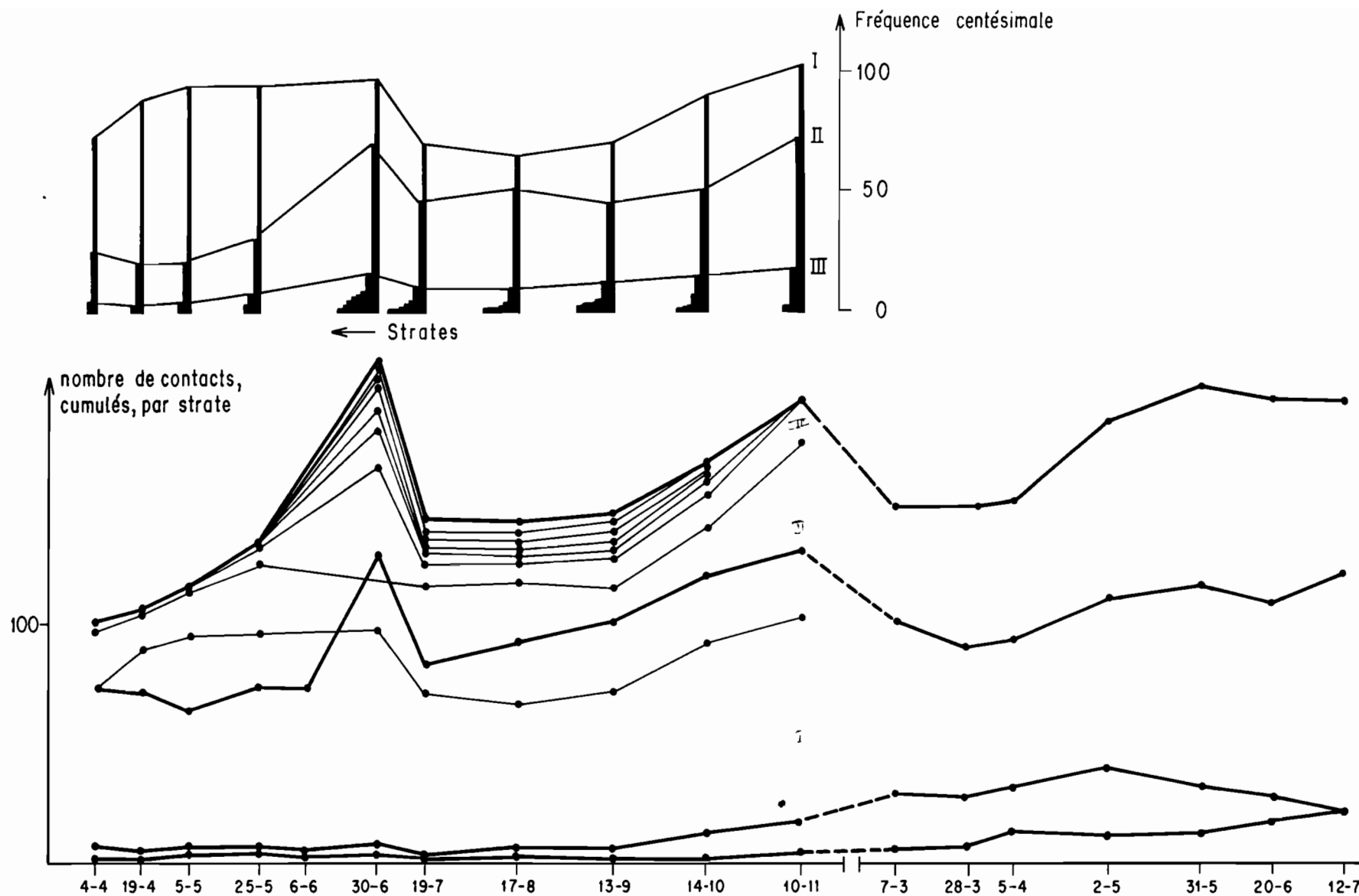


Figure 59a - Evolution de la répartition verticale de la phytomasse, en station R

Les strates, de 5 cm, n'ont été distinguées qu'en 1977.

Les traits épais marquent les évolutions relatives comparées des phytomasses de la communauté et des graminées étudiées

Les traits fins marquent les limites des contributions de chacune des strates

Base 100 en avril 1977, pour la phytomasse totale de la communauté

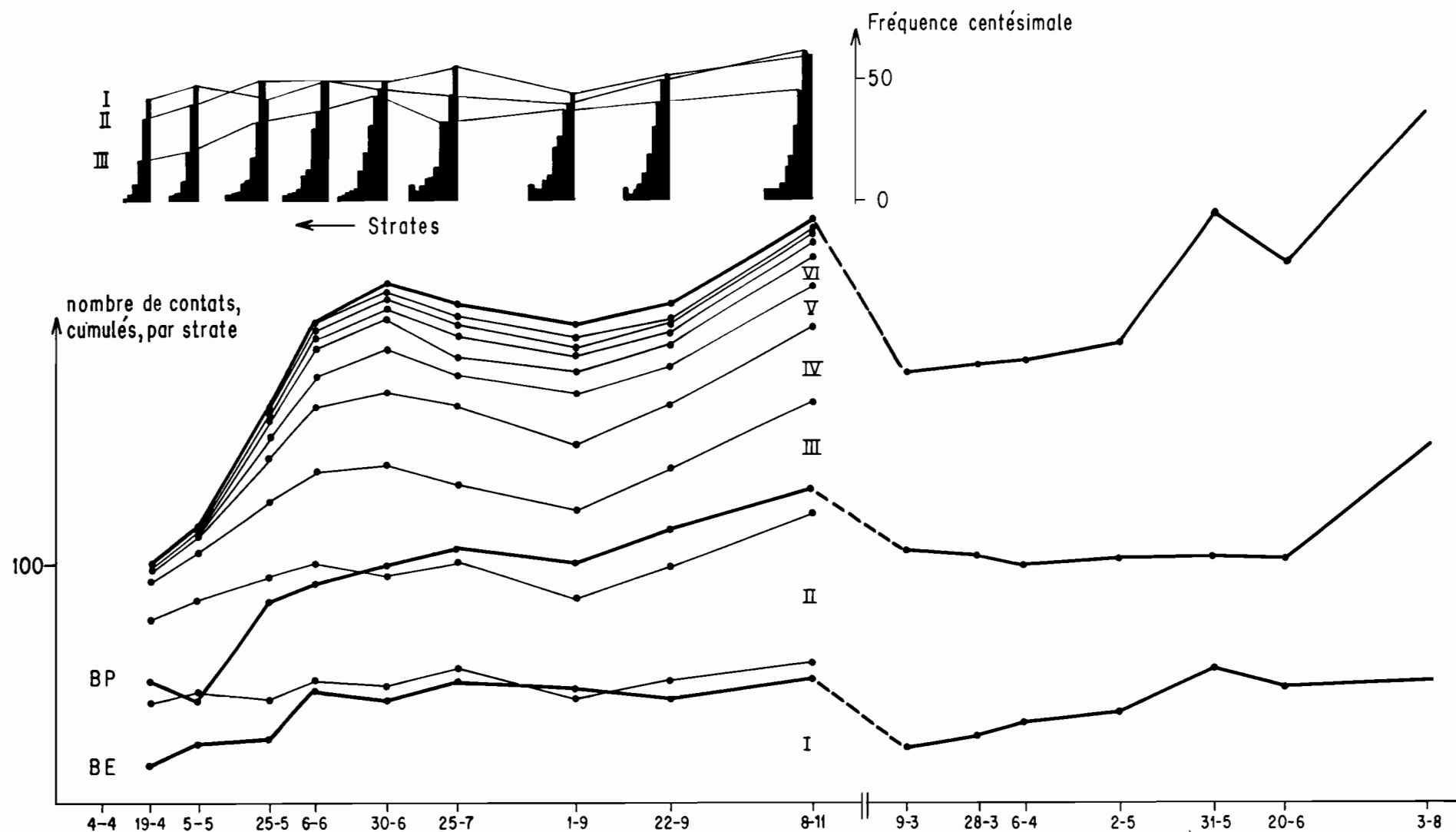


Figure 59b ← Evolution de la répartition verticale de la phytomasse, en station P

Les strates, de 5 cm, n'ont été distinguées qu'en 1977

Les traits épais marquent les évolutions relatives comparées des phytomasses de la communauté et des graminées étudiées

Les traits fins marquent les limites des contributions de chacune des strates

Base 100 en avril 1977, pour la phytomasse totale de la communauté

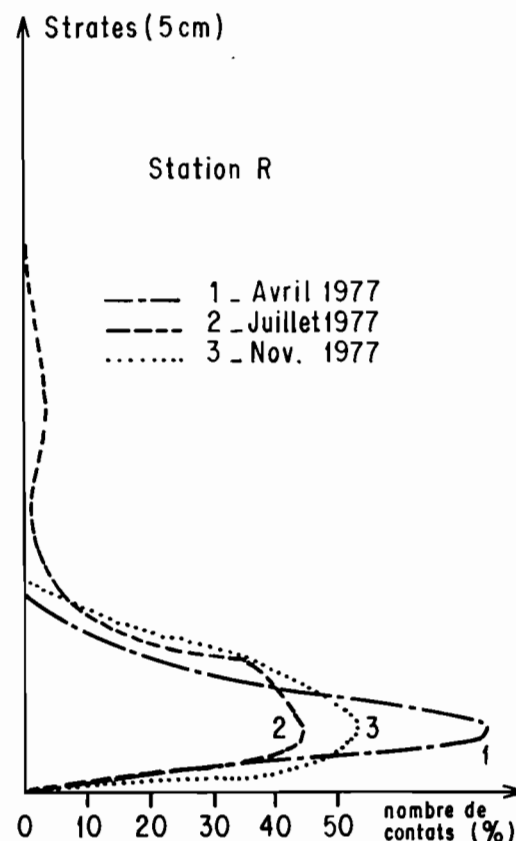
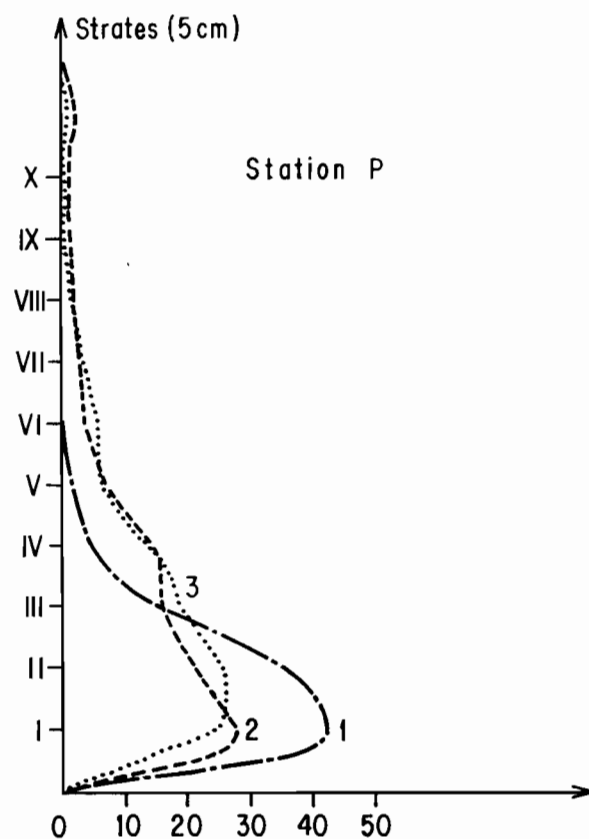
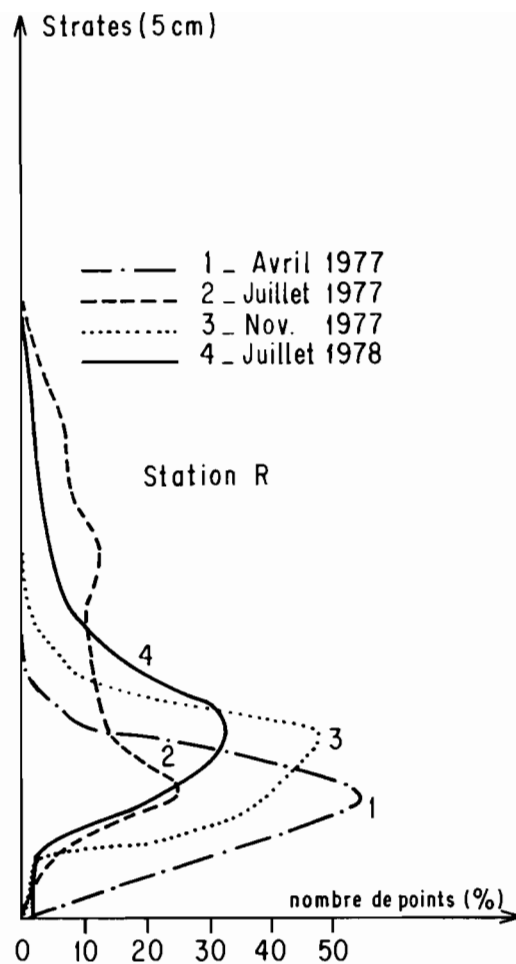
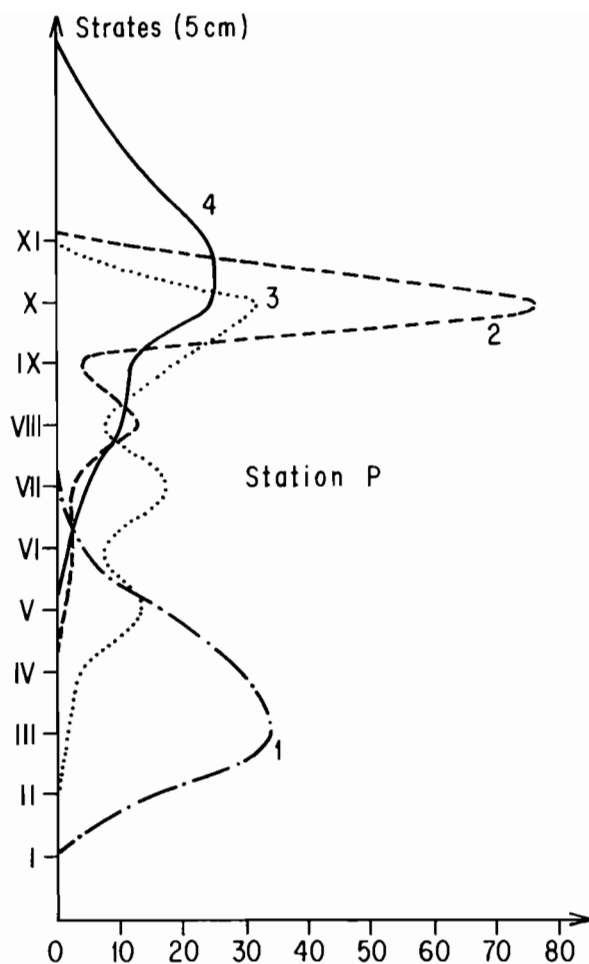
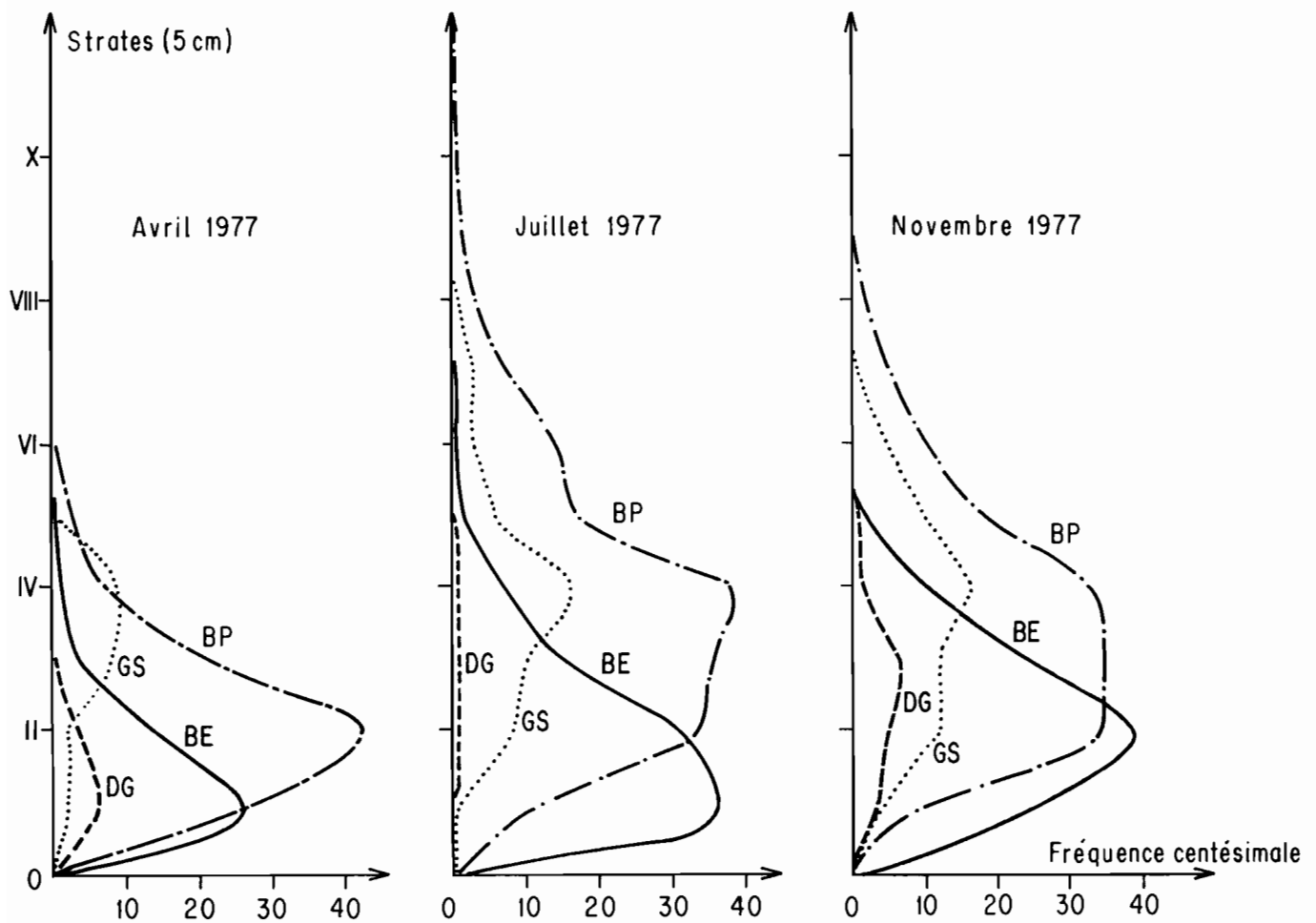


Figure 60a - Evolution de la hauteur moyenne de la végétation ("toit" : nombre de points, en pourcentage, pour lesquels la végétation atteint une strate donnée), dans les deux stations, à quatre dates différentes.

Figure 60b - Répartition verticale (en pourcentage du nombre total de contacts) de la phytomasse totale de la communauté, dans les deux stations, à trois dates différentes.

Station P



Station R

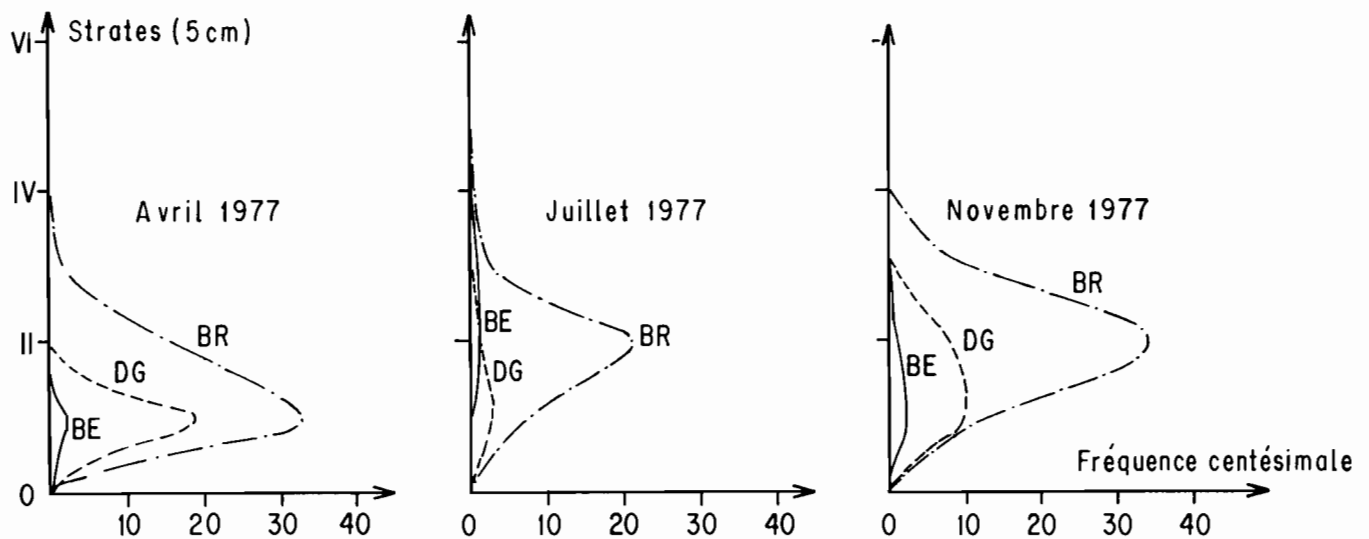


Figure 61 - Répartition verticale (en nombre de contacts) de la phytomasse totale des graminées étudiées, à trois dates différentes
a. en station P : la répartition verticale de *Genista scorpius* a également été reportée
b. en station R

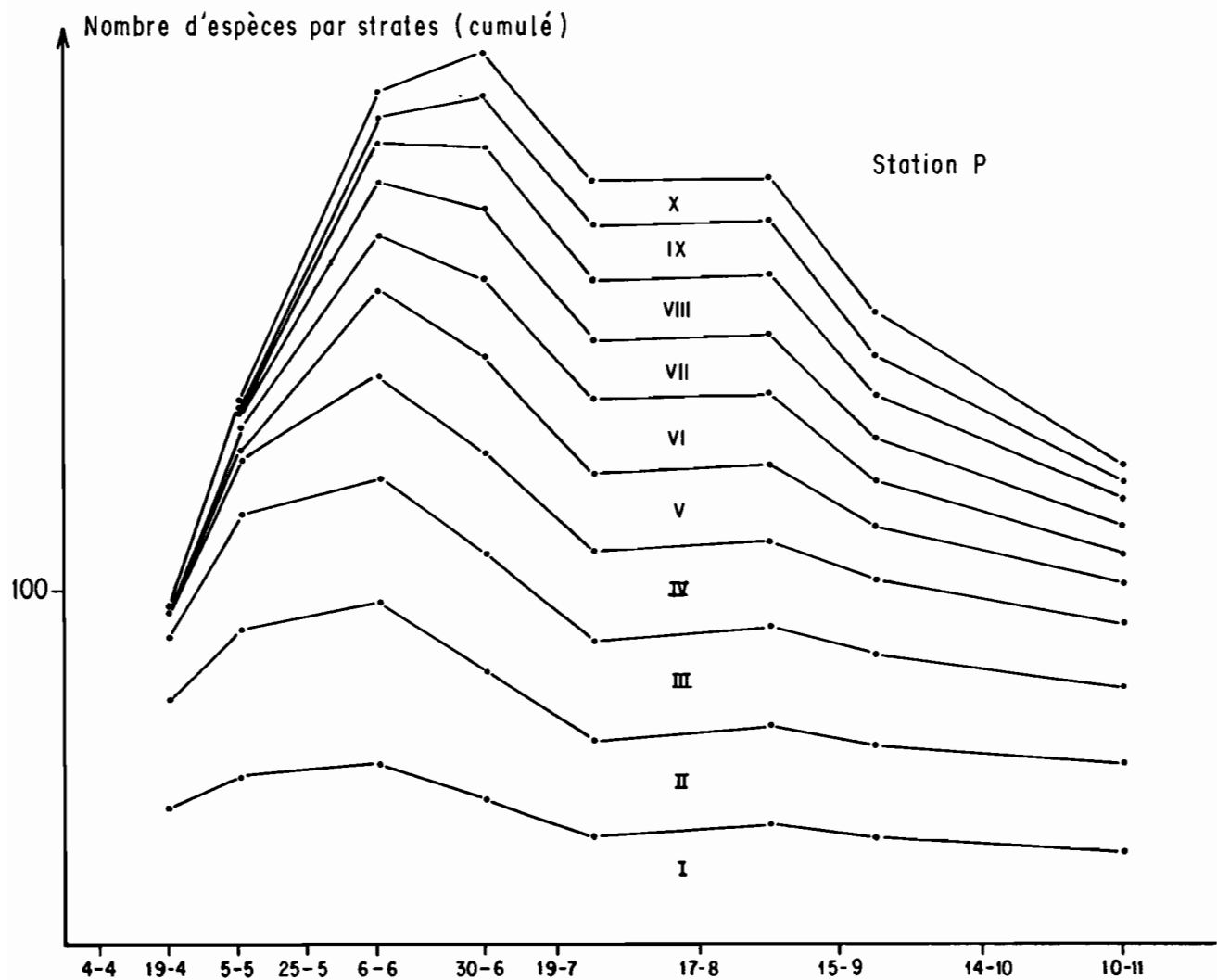
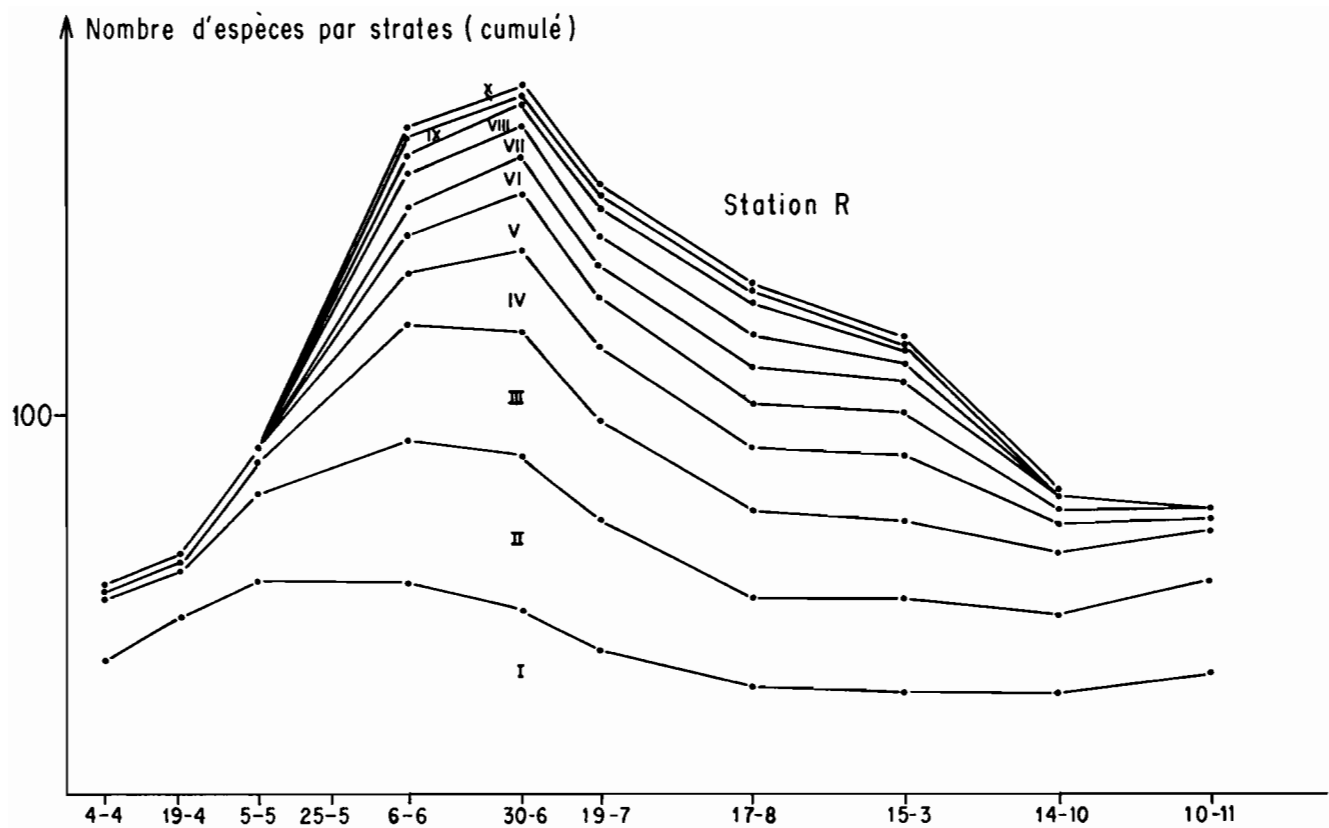


Figure 62 - Evolution du nombre d'espèces (cumulé) par strates
 a. en station R
 b. en station P

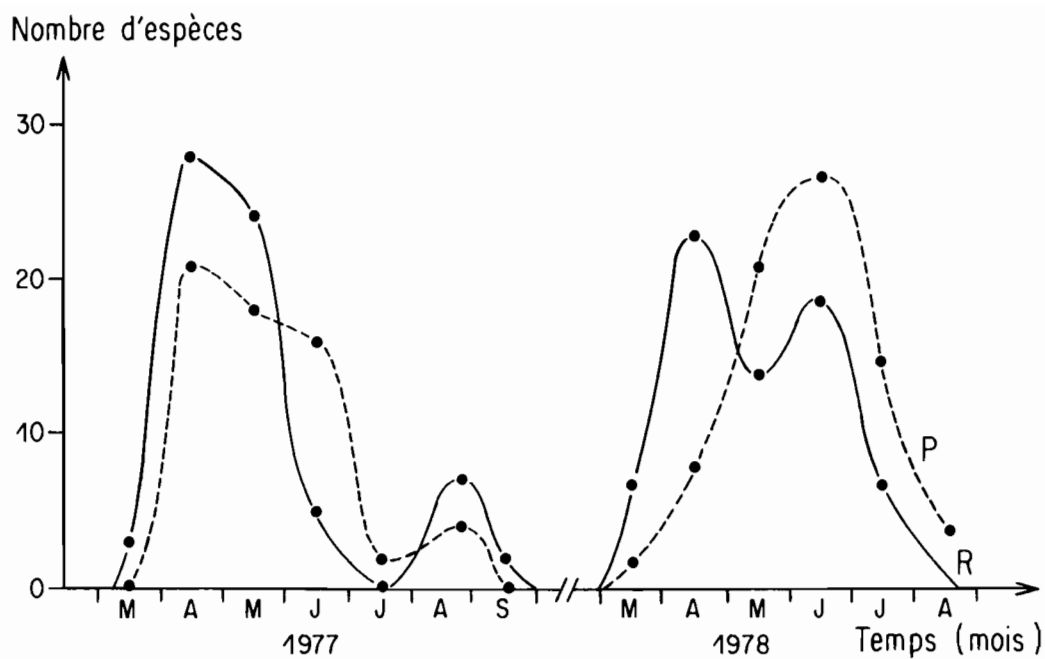


Figure 63 - Phénologie comparative : évolutions comparées des nombres d'espèces en fleur, en station R (tiretés) et en station P (trait plein)

64

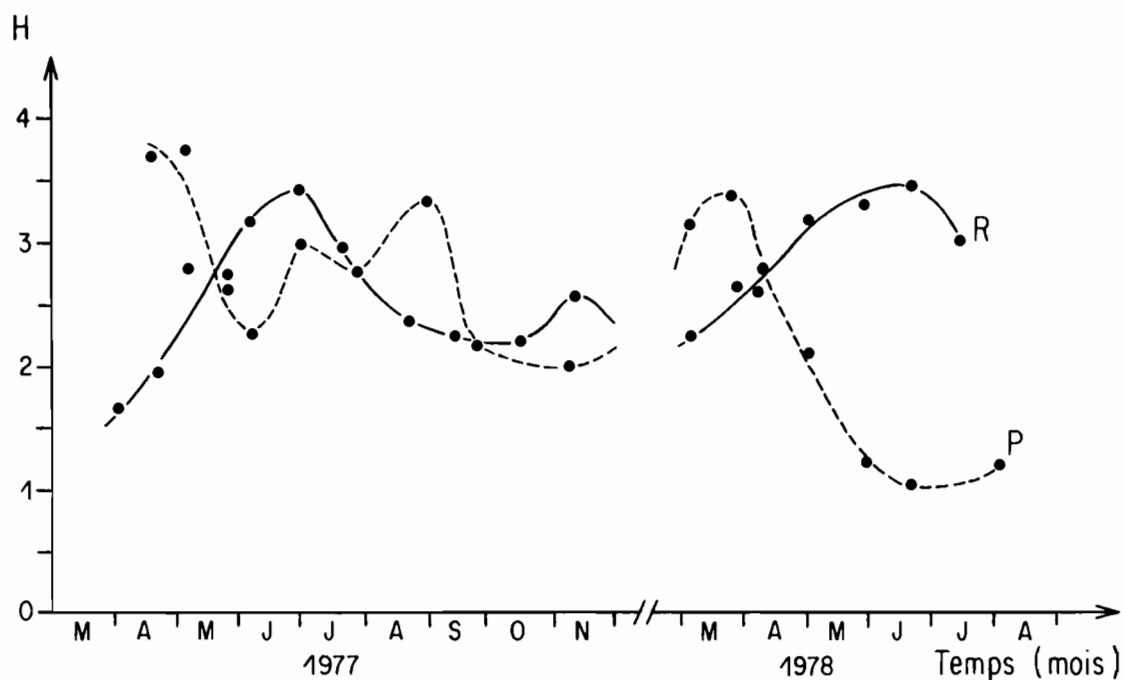


Figure 64 - Evolution annuelle de l'entropie (H), en station R (trait plein) et en station P

$$H = -\sum p_i \log p_i = \log (\text{indice de diversité})$$

P_i = C.S.C., contribution spécifique contact

Annexe I

Liste alphabétique des espèces des deux stations

La nomenclature des espèces est conforme à celle adoptée par FOURNIER (1938)

Types biologiques : C - Chamaephyte
(T.B.) G - Géophyte
H - Hémicryptophyte
N - Nanophanérophite
T - Thérophyte

+ - présente les 2 années
x - présente seulement en 1977
O - présente seulement au printemps 1978

Espèces	T.B	R	P	Espèces	T.B	R	P
Achillea odorata	H	+		Erodium cicutarium	T	+	+
Aegilops ovata	T	+		Erophila verna	T	+	+
Aira sp.	H		O	Eryngium campestre	H	+	+
Allium moschatum	G	+		Euphorbia exigua	T	+	+
Allium sphercephalum	G	+	+	Euphorbia nicaeensis	H	+	+
Althaea hirsuta	T	+		Festuca duriuscula	H	+	+
Alyssum calycinum	T	+	+	Filago germanica	T	+	+
Anthyllis vulneraria	T	+		Fumana procumbens	C	+	
Aphyllantes monspeliensis	G		+	Galium mollugo corrudae-			
Argyrolobium linnaeum	C	+	+	folium	C		+
Asparagus acutifolius	C		+	Galium parisiense	T	+	+
Asperula cynanchica	C	+	+	Gastridium lendigerum	T		+
Asphodelus cerasifer	G		O	Genista scorpius	N	+	+
Astragalus monspessulanus	H		x	Hedypnois rhagadioloides	T	+	
Avena barbata	T	x		Helianthemum appeninum	C	+	+
Avena bromoides	H	+	+	Helichrysum stoechas	C		O
Bellis silvestris	H	+	+	Hieracium pilosella	H	+	+
Biscutella levigata	H		+	Hippocrepis comosa	H	+	+
Brachypodium dystachion	T	+	+	Hutchinsia petraea	T	+	
Brachypodium phoenicoides	H	+	+	Hypericum perforatum	H		O
Brachypodium ramosum	G	+	+	Iris chamaeiris	G	+	
Bromus erectus	H	+	+	Juniperus oxycedrus	N	+	
Bupleurum baldense opacum	T	+		Koeleria vallesiana	G	+	+
Buxus sempervirens	N		+	Lagoseris sancta	T	+	+
Campanula rapunculus	H		+	Lavandula latifolia	C	+	
Carduus nigrescens	H	+	+	Leontodon crispus	H	+	+
Carex halericana	G	+	+	Leuzea conifera	H	x	
Carlina vulgaris	H	+	+	Linum gallicum	T	+	x
Carthamus lanatus	H	+	+	Linum strictum	T	+	+
Catananche coerulea	H		+	Linum campanulatum	H		+
Centaurea paniculata	H	+	+	Linum narbonense	H		+
Cerastium pumillum	T	+	+	Lotus corniculatus	H		+
Chlora perfoliata	H		O	Medicago minima	T	+	+
Cichorium intybus	H	O	+	Medicago orbicularis	T	+	
Convolvulus cantabricus	C	+	+	Medicago rigidula	T	+	
Crepis vesicaria taraxacifolia	H	+		Melilotus sulcatus	T	+	
Crucianella angustifolia	T	+	+	Micropus erectus	T	+	
Dactylis glomerata	H	+	+	Muscari neglectum	G	+	+

Espèces	T.B	R	P	Espèces	T.B	R	P
Daucus carota	H	0	+	Narcissus juncifolius	G	+	
Echinaria capitata	T	+		Nardurus tenuiflorus	T	0	
Echinops ritro	H	+	+	Onobrychis supina	H	0	+
Echium vulgare pustulatum	H	+	+	Ononis minutissima	C	+	
Ornithogallum umbellatum	G	+		Ononis spinosa	C		+
Phleum pratense nodosum	G	+	+	Sedum nicaeense	C	+	
Phleum pratense	G		+	Senecio vulgaris	T	+	
Phlomis lychnitis	C	+		Sherardia arvensis	T	+	+
Phillyrea angustifolia	N		+	Sonchus oleraceus	T	+	+
Plantago lanceolata	H	0	+	Spartium junceum	N		+
Poa bulbosa	G	+	+	Taraxacum levigatum	H	+	+
Podospermum laciniatum	T	+		Taraxacum officinale vul- gare	H	+	+
Polygala monspeliaca	T	+	+	T. officinale obovatum	H	+	
Potentilla verna	H		+	Teucrium chamaedrys	H		+
Prunus spinosa	N		+	Teucrium polium	H	+	
Pirus amygdaliformis	N		+	Thesium divaricatum	G	+	+
Ranunculus flabellatus	H	+		Thrinicia nudicaulis his- pida	T	+	
Reichardia picroides	T	+	+	Thymus vulgaris	C	+	+
Rosa sp.	N		+	Tragopogon porrifolius	T	+	
Rumex crispus	H		+	Trifolium angustifolium	T		+
Rumex intermedius	H	+		Trifolium campestre	T	+	
Salvia verbenaca	H	+	+	Trigonella foenum-graecum gladiata	T	+	+
Sanguisorba minor	H	+	+	Trigonella monspeliaca	T	+	
Scabiosa maritima	H	+	+	Trisetum flavescens	H	+	+
Scandix australis	T	+		Tunica prolifera	T	+	+
Scilla autumnalis	G	+	+	Urospermum dalechampsii	H	+	+
Scleropoa rigida	T	+	+	Vicia lathyroides	T		+
Scorpiurus subvillosus	T	+					
Seseli montanum	H	+	+				
Sedum acre	H	+					

Nombre total d'espèces : 132

Nombre d'espèces de la station R: 103

Nombre d'espèces de la station P: 93

Nombre d'espèces communes : 64

	Ligne I.1		Ligne I.2		Ligne I.3		Coupe I		
	CSM	CSC	CSM	CSC	CSM	CSC	F	I _c	MS
<u>Brachypodium ramosum</u>	53,0	57,0	64,6	60,5	53,8	50,8	1,02	0,20	9,76
dont vert	3,6	18,4	11,2	15,6	8,9	15,6	0,50	0,67	4,40
sec	40,2	32,5	46,8	38,3	42,3	29,5	1,30	0,30	12,35
tiges	4,6	4,9	5,3	4,8	2,0	4,0	0,85	0,77	8,49
épis	4,6	1,2	1,3	1,8	0,6	1,7	1,63	4,74	14,58
<u>Bromus erectus</u>	1,5	4,3	0,2	-	4,0	10,4	0,37	0,18	3,55
dont vert	0,5	2,5	0,1	-	1,1	4,6	0,22	0,27	2,35
sec	0,6	1,2	0,1	-	1,3	4,0	0,42	1,08	3,30
tiges	0,1	0,6	-	-	0,5	0,6	0,45	4,85	4,00
épis	0,3	-	-	-	1,1	1,2	0,92	-	11,50
<u>Dactylis glomerata</u>	0,8	-	0,9	4,2	2,7	2,4	0,67	5,84	4,42
dont vert	0,1	-	0,1	0,6	0,1	-	0,09	-	2,17
sec	0,3	-	0,4	1,2	1,4	1,2	0,75	5,30	8,08
tiges	-	-	0,1	1,2	0,1	0,6	0,08	0,18	0,23
épis	0,4	-	0,4	1,2	1,1	0,6	1,08	9,53	6,13
Autres graminées	4,3	12,3	5,8	10,2	5,6	12,1	0,46	0,27	4,28
<u>Genista scorpius</u>	14,0	4,9	-	-	-	-	2,86	-	33,96
Autres papilionacées	0,1	1,8	0,1	0,6	1,9	3,5	0,23	0,57	3,07
Composées	5,8	6,1	11,1	11,4	9,3	5,2	1,24	1,19	10,74
<u>Thymus vulgaris</u>	1,9	6,1	*	5,4	*	1,2	0,31	-	3,70
Diverses **	20,5	13,5	17,5	13,2	22,8	15,7	1,43	0,25	13,85

* non trié

** y compris Thymus vulgaris

Annexe 2.1

	Ligne I.1		Ligne I.2		Ligne I.3		Coupe I		
	CSM	CSC	CSM	CSC	CSM	CSC	F	I _c	MS
<u>Brachypodium phoenicoides</u>	22,6	41,4	27,5	35,2	11,1	25,5	0,59	0,42	7,67
dont vert	6,7	11,8	5,2	10,4	3,6	8,8	0,49	0,20	8,06
sec	11,4	20,4	14,1	16,0	6,7	12,1	0,66	0,47	7,56
tiges	2,7	5,0	4,2	3,9	0,3	1,9	0,59	1,14	8,25
épis	1,8	4,1	4,1	4,9	0,5	2,7	0,49	0,82	6,75
<u>Bromus erectus</u>	10,6	18,3	9,3	29,3	8,7	25,8	0,41	0,35	5,19
dont vert	2,6	9,2	2,0	14,0	3,0	12,1	0,22	0,17	2,96
sec	5,2	5,9	4,0	8,5	3,4	6,7	0,62	0,57	7,87
tiges	0,3	1,8	1,5	3,9	0,7	3,8	0,24	0,30	3,28
épis	2,5	1,5	1,8	2,9	1,6	3,2	0,93	1,59	10,35
<u>Dactylis glomerata</u>	2,1	4,1	2,5	3,3	0,2	0,3	0,65	0,32	7,47
dont vert	0,1	1,2	0,3	1,0	0,1	-	0,21	1,17	2,83
sec	1,1	1,5	0,3	0,3	0,1	-	0,87	1,71	10,25
tiges	0,1	0,9	0,1	1,3	-	-	0,02	0,09	0,19
épis	0,8	0,6	1,8	0,7	0,1	0,3	1,37	2,93	20,80
Autres graminées	3,6	7,4	13,4	13,7	9,0	19,3	0,65	0,72	8,26
<u>Genista scorpius</u>	36,8	9,8	35,3	6,8	59,3	15,5	4,26	2,01	55,09
Autres papilionacées	0,6	2,4	0,1	1,0	2,0	2,7	0,34	0,92	6,45
Composées	10,2	5,9	3,3	2,6	1,2	2,9	1,14	1,66	16,68
<u>Thymus vulgaris</u>	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Diverses	13,5	10,7	8,9	8,2	8,7	8,0	1,15	0,25	36,16

Annexe 2.2

	Ligne 2.1		Ligne 2.2		Ligne 2.3		Coupe 2		
	CSM	CSC	CSM	CSC	CSM	CSC	F	I _o	MS
<u>Brachypodium ramosum</u>	55,8	60,0	50,0	56,0	46,8	56,8	0,88	0,15	9,79
dont vert	12,9	17,8	9,2	15,7	10,4	15,4	0,66	0,17	7,39
sec	38,0	36,7	36,8	34,9	33,8	37,3	1,00	0,20	11,04
tiges	3,9	4,4	3,2	3,6	2,0	3,0	0,82	0,32	9,24
épis	1,0	1,1	0,8	1,8	0,6	1,2	0,62	0,65	6,50
<u>Bromus erectus</u>	0,6	2,2	-	-	1,4	4,1	0,31	0,45	3,36
dont vert	0,2	1,1	-	-	0,7	3,6	0,19	0,09	2,19
sec	0,3	0,6	-	-	0,6	0,6	0,75	3,15	8,00
tiges	ε	0,6	-	-	0,1	-	0,10	-	16,00
épis	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<u>Dactylis glomerata</u>	1,2	0,6	1,2	6,6	0,5	3,6	0,77	2,63	2,92
dont vert	0,2	0,6	0,1	3,0	0,1	1,8	0,14	0,40	0,83
sec	0,4	-	0,7	2,4	0,1	0,6	0,25	0,54	4,60
tiges	ε	-	-	-	0,1	-	-	-	-
épis	0,5	-	0,4	1,2	0,1	1,2	0,22	1,44	4,75
Autres graminées	5,1	17,8	11,8	12,7	10,5	17,8	0,60	0,79	6,10
<u>Genista scorpius</u>	18,4	6,7	1,5	3,0	-	-	1,63	14,29	24,76
Autres papilionacées	1,4	0,6	1,8	0,6	4,7	1,8	2,65	0,84	28,40
Composées	2,9	0,6	9,2	4,8	8,0	3,0	3,14	3,75	26,32
<u>Thymus vulgaris</u>	7,7	3,9	4,6	3,6	5,8	3,0	1,73	0,97	19,33
Diverses	7,1	7,8	19,9	12,7	22,2	10,1	1,56	1,61	17,22

Annexe 2.3

	Ligne 2.1		Ligne 2.2		Ligne 2.3		Coupe 2		
	CSM	CSC	CSM	CSC	CSM	CSC	F	I _o	MS
<u>Brachypodium phoenicooides</u>	45,5	56,5	41,8	50,1	51,1	42,5	0,95	0,55	11,86
dont vert	8,8	15,2	8,8	13,4	10,9	16,8	0,63	0,10	8,09
sec	29,8	28,5	29,0	26,5	37,0	21,4	1,29	0,94	15,99
tiges	3,7	4,0	2,7	4,7	2,3	2,3	0,83	0,57	10,38
épis	3,2	8,8	1,3	5,6	0,9	2,0	0,35	0,27	4,27
<u>Bromus erectus</u>	5,7	15,0	11,4	20,6	16,4	28,2	0,50	0,27	6,79
dont vert	2,1	8,1	4,7	11,4	6,9	14,0	0,39	0,30	5,26
sec	3,3	4,6	6,3	6,1	9,0	9,1	0,91	0,42	12,17
tiges	0,2	-	0,3	1,7	0,4	2,8	0,16	0,27	3,25
épis	ε	2,3	ε	1,4	0,1	2,3	0,04	0,02	0,38
<u>Dactylis glomerata</u>	0,9	0,4	2,5	1,7	1,7	2,6	1,46	1,99	15,26
dont vert	0,1	0,2	1,0	0,8	0,2	1,1	0,71	1,34	8,48
sec	0,5	-	1,1	0,3	1,1	0,3	3,67	-	68,50
tiges	ε	-	ε	0,3	0,1	0,6	0,17	-	2,78
épis	0,2	0,2	0,3	0,3	0,3	0,6	0,83	0,72	11,58
<u>Autres graminées</u>	20,2	10,6	5,8	7,5	4,2	4,8	1,19	1,56	17,42
<u>Genista scorpius</u>	18,4	8,3	30,5	10,0	14,7	7,1	2,45	1,32	33,08
<u>Autres papilionacées</u>	0,8	1,0	2,4	1,7	ε	0,3	0,76	1,66	14,76
<u>Composées</u>	0,6	1,3	0,4	2,5	1,4	2,8	0,37	0,47	4,65
<u>Thymus vulgaris</u>	0,3	-	0,1	0,6	-	-	0,17	-	11,17
<u>Diverses</u>	7,7	6,9	5,3	5,3	10,7	11,7	0,99	0,35	12,61

Annexe 2.4

Annexe 3

N° de la coupe	I	2	3	4	5
Date	26.04	25.05	21.06	28.07	31.08
F.C. ligne de coupe 1977	131	172	233	166	166
F.C. ligne permanente à la même date	130	171	271	184	183
F.C. ligne permanente (8.03.78)	192				
F.C. ligne de coupe (7.03.78)	110	62	74	75	51
Recouvrement total avant coupe 1977	63	70	80	75	74
Recouvrement total 1978	48	46	44	49	39
<u>Espèces vivaces ayant "profité" de ces coupes (augmentation de la C.S.C.)</u>					
<u>Dactylis glomerata</u>	+ 3,7	+ 1,2	+ 7,8	+ 7,7	+ 3,6
<u>Festuca sp.</u>	+ 3,6	+ 3,2	+ 4,1	+ 7,2	(- 0,9)
<u>Espèces vivaces ayant diminué leur C.S.C. après les coupes</u>					
<u>Brachypodium ramosum</u>	- 14,4	- 10,0	- 20,0	- 28,9	- 18,8
<u>Convolvulus cantabrigicus</u>	- 1,4	- 4,6	- 2,1	- 1,1	- 2,2
<u>Phlomis lychnitis</u>	(+ 0,3)	- 2,9	- 1,3	- 1,2	- 2,4

F.C. : fréquence centésimale

C.S.C. : contribution spécifique "contacts"

Remarque espèces dont la C.S.C. croît : 2 hémicryptophytes cespiteux
espèces dont la C.S.C. décroît: 3 chamaephytes

"Cicatrisation" en station R : comparaison des lectures "avant coupe" 1977
et des re-lectures du 7.03.1978

Annexe 4 : Exemple d'analyse de l'hétérogénéité de la structure spécifique en fonction de la densité de végétation.

A partir des vecteurs obtenus par analyse "point-quadrat", on obtient

- d'une part, des vecteurs "contacts totaux" en sommant, en chaque point, tous les contacts enregistrés ,
- d'autre part, des vecteurs "présence" d'espèces.

La densité de végétation a été définie en faisant "varier la maille", c'est-à-dire en prenant les points 1 par 1, puis 2 par 2, ... , puis 16 par 16, de manière à vérifier que le grand nombre de contacts éventuellement obtenus en un point, n'est pas le fait du "hasard", mais correspond à un échantillonnage effectif en "zone dense".

Des seuils de densité ont été définis, en pourcentage du maximum stationnel observé pour chacune des mailles. Le même procédé a été appliqué pour définir minimum de densité et seuils de densité minimale.

La comparaison ultérieure des vecteurs "présence", également à maille variable, et des vecteurs "densité" a été faite pour chacun des seuils définis. Des profils corrigés ont permis l'établissement des tableaux finaux.

Le procédé, relativement long, n'a été testé que sur quelques exemples dans chacune des stations. On a choisi de ne représenter ici qu'un tableau par station, correspondant aux mesures du printemps 1977.

Les résultats paraissent encourageants, dans la mesure où ils font ressortir assez nettement des observations diffuses sur le terrain.

En particulier, on peut remarquer :

- la présence des thérophytes et/ou des espèces vivant dans la station R, dans les zones les moins denses de la station P (Annexe 4.1) ; plus étonnante est la présence de DG dans des zones assez denses. BE reste cantonné aux zones "intermédiaires" ;
- la présence de BE, et plus généralement des hémicryptophytes dans les zones les plus denses, en station R (Annexe 4.2). Les thérophytes et/ou les espèces typiques (caractéristiques ?) du Brachypodietum ramosi, se cantonnent aux zones les moins denses de la station R, c'est-à-dire pratiquement sur les zones caillouteuses. Notons, sur ces zones, la réaction positive de BR, en principe présent dans tous les éléments de station.

	← densité croissante							
	1	2	3	4	5	6	7	8
Carex halleriana	+++							
Genista scorpius	+++							
Sanguisorba minor	++		+					
<u>Dactylis glomerata</u>	+	++						
Phleum pratense	+	++	+					
Koeleria vallesiana	+	++	+		+			
Lotus corniculatus	+		+	++	++			
Seseli montanum	+		+	+	++			
Onobrychis supina	+		++	+		+		
Crepis taraxacifolia		+	+++			+++		
Trisetum flavescens		+	++	+	++			
Hieracium pilosella		+	++	+	++			
Potentilla verna			+++			+		
Galium parisiense				+++				
Festuca duriuscula				++	+			
<u>Bromus erectus</u>					++			
Eryngium campestre				++	+	++	+	
Euphorbia exigua					+	++		+
Bellis silvestris				++		+	++	+
Cerastium pumilum				++			++	++
Trifolium angustifolium				+			++	+
Linum strictum						+++		
Asperula cynanchica						++		++
Leontodon orisus						+	+	++
Muscari neglectum								+++
Scabiosa maritima								+++
Sherardia arvensis								+++

Annexe 4.1 - Station P - 6.06.77

<u>Bromus erectus</u>			+++					
Eryngium campestre			+++					
Euphorbia nicaensis			+++					
Sanguisorba minor			+++					
Carthamus lanatus			+++					
Echinops ritro			+		+	+		
Koeleria vallesiana				++		++		
Phlomis lychnitis				+	+	++		
Festuca glauca				+	+		+	
<u>Dactylis glomerata</u>					+++			
Centaurea paniculata					+++			
Micropus erectus					++	+++		
Medicago minima					++		+	
Scleropoa rigida					++	+	+	
Asperula cynanchica					++	+	+	
Avena bromoides							++	+
Trigonella gladiata							++	+
Sherardia arvensis							++	+
Convolvulus cantabrigius							++	+
Helianthemum appeninum							++	+
<u>Brachypodium ramosum</u>							++	+
Thymus vulgaris								+++

Annexe 4.2 - Station R - 30.06.77