



HAL
open science

Sur la structuration biochimique des formations végétales secondaires méditerranéennes

Philippe Lebreton, Souhel Nader, Marcel Barbero, Christiane Gallet, Bernard Hubert

► **To cite this version:**

Philippe Lebreton, Souhel Nader, Marcel Barbero, Christiane Gallet, Bernard Hubert. Sur la structuration biochimique des formations végétales secondaires méditerranéennes. *Revue d'Écologie*, 1997, 52 (3), pp.221-238. hal-03529039

HAL Id: hal-03529039

<https://hal.science/hal-03529039>

Submitted on 17 Jan 2022

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

SUR LA STRUCTURATION BIOCHIMIQUE DES FORMATIONS VÉGÉTALES SECONDAIRES MÉDITERRANÉENNES

Philippe LEBRETON^{1, 2}, Souhel NADER², Marcel BARBERO², Christiane GALLET^{1, 3}
& Bernard HUBERT⁴

INTRODUCTION

L'organisation des biocénoses est une interrogation majeure de l'écologie fondamentale et appliquée, puisqu'il s'agit de comprendre la structure puis le fonctionnement des écosystèmes. Les phytocénoses sont organisées à un double niveau intra- et interspécifique, comme en témoignent les concepts de populations et d'associations végétales ; elles le sont également aux plans anatomique, morphologique et écophysiologique, conformément aux types biologiques de Raunkiaer.

Si l'affirmation d'une structuration biotique est ainsi légitime au plan végétal, elle doit l'être également d'un point de vue *synécologique*, ce qui implique notamment l'existence de moyens de défense de la plante face à l'animal. A cet effet, le végétal dispose de moyens mécaniques ou physiques (forme en rosette, sclérophyllie, etc) mais il est un niveau plus original, de dimension *moléculaire*, pour assumer cette fonction : l'Homme connaît depuis toujours le poison végétal, mais que la plante elle-même puisse utiliser l'alcaloïde, par exemple, comme moyen de protection, est moins évident. On est pourtant désormais en droit de parler de « dissuasion chimique » des herbivores par les végétaux ; deux pôles ont été décrits : les végétaux herbacées, stratèges r, font appel à des micromolécules le plus souvent azotées, présentes à faibles teneurs, mais hautement répulsives et/ou toxiques (exemple : les alcaloïdes des Papavéracées) ; les végétaux ligneux, stratèges K, utilisent des molécules plus condensées, de nature phénolique, présentes à des teneurs plus élevées et agissant par astringence et/ou indigestibilité (exemple les tanins des Fagacées). On parlera de tactiques phytochimiques « a » et « T », respectivement (Lebreton, 1982).

Ces tactiques phytochimiques ne concernent pas seulement les taxons, mais semblent qualifier également les communautés végétales : Jung *et al.* (1979) ont

¹ Laboratoire de Biochimie Végétale, Université Lyon I. F-69622 Villeurbanne Cedex.

² Laboratoire de Botanique et Ecologie méditerranéenne, Université Aix-Marseille III. U.R.A. C.N.R.S. 1152. Faculté des Sciences Saint-Jérôme. F-13397 Marseille Cedex 20.

³ Laboratoire de Dynamique des Ecosystèmes d'Altitude. C.I.S.M., Université de Savoie. F-73376 Bourget du Lac Cedex.

⁴ Unité d'Ecodéveloppement. I.N.R.A. Avignon. F-84140 Montfavet.

montré que le profil biochimique de la végétation de la toundra s'appuie surtout sur les tanins, moins sur les alcaloïdes ; Gartlan *et al.* (1980) ont étudié deux types de forêt d'Afrique Noire, dont le profil biochimique est basé à la fois sur les tanins *et* les alcaloïdes, luxe et sophistication à mettre probablement en corrélation avec la productivité et la complexité des chaînes alimentaires dans un tel milieu. Plus récemment, l'un d'entre nous (*in* Lebreton et Touati, 1988) a donné une première définition biochimique du « matorral », essentiellement basée sur la présence des tanins, bien que de fréquence plus faible qu'en milieu médio-européen ; toutefois, lorsqu'ils sont présents, ces tanins sont fortement hydroxylés, et par là plus actifs. Ainsi, une partie des végétaux méditerranéens en cause (Anacardiacees, Cistacees, Ericacees) semble avoir exalté la tactique T, tandis que l'autre (Oléacees, Rhamnacees, Fabacees) a fait au contraire l'impasse sur ce type de défense.

Afin d'approfondir le propos, non seulement nous prenons en compte ici un nombre plus élevé d'espèces écologiquement significatives, mais nous envisageons une gamme plus étendue de constituants biochimiques, organiques (polyosides, lignine) et minéraux (éléments biogènes), dans l'espoir de déboucher sur le(s) mécanisme(s) de la structuration d'une telle phytocénose. Le problème de la variabilité (individuelle, saisonnière, écologique) de la composition biochimique des espèces a été traité par ailleurs (Barbéro *et al.*, 1991) ; une partie des résultats est tiré de la thèse de l'un d'entre nous (Nader, 1990).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

ECHANTILLONNAGE BOTANIQUE

L'étude porte sur 37 espèces (2 Conifères, 2 Monocotylédones, 33 Dicotylédones) représentant 27 genres et 20 familles. Sur un ensemble de quelque 400 individus, un par espèce a été retenu pour une analyse chimique exhaustive, en veillant à sa représentativité géographique, écologique et saisonnière. L'étude précitée (Barbéro *et al.*, 1991) a d'ailleurs montré que, s'il existe une variabilité du profil biochimique spécifique, celle-ci reste très généralement de second ordre et ne saurait affecter une comparaison générale interspécifique conduite dans le même contexte. La collecte des échantillons a été conduite en belle saison (juin et juillet essentiellement) en France méditerranéenne (Provence et Languedoc), dans les divers étages de végétation de ce territoire. Trois des 37 espèces (*Hedera helix*, *Buxus sempervirens*, *Daphne laureola*) débordent le biome méditerranéen, et six autres (*Arbutus unedo*, *Cytisus triflorus*, *Phyllirea media*, *Quercus ilex*, *Viburnum tinus*, *Lonicera etrusca*) sont forestières ou pré-forestières ; les 28 autres espèces relèvent plus typiquement des formations secondaires méditerranéennes rassemblées sous le concept général de « matorral ».

ANALYSES BIOCHIMIQUES

Tous les résultats sont exprimés par rapport au « poids sec apparent » (teneur en eau résiduelle à l'ambiante : 7,3 +/- 1,0 %) des feuilles pulvérisées.

Substances organiques

Composés glucidiques

Après extraction aqueuse à chaud, les sucres solubles ont été dosés par colorimétrie à l'anthrone sulfurique, puis exprimés comme glucose. La cellulose

brute a été dosée (= A.D.F. - Lignine Van Soest *sensu*) par le Laboratoire d'Analyses Végétales I.N.R.A. de Villenave d'Ornon (F, Gironde).

Composés phénoliques

Les phénols totaux ont été dosés colorimétriquement par la méthode de Folin, puis exprimés comme acide gallique. Le pouvoir tannant a été estimé colorimétriquement par la méthode à l'hémoglobine de Bate-Smith modifiée par Porter et Woodruffe (1984). Les proanthocyanidines totales ont été dosées colorimétriquement après traitement chlorhydrique 2 N à chaud ; la proportion de prodelphinidine a été déterminée par C.L.H.P. La détection chromatographique (C.P., C.L.H.P.) de la myricétine, de la (pro)delphinidine et de l'acide ellagique a conduit à l'indice de phényl-tri-hydroxylation, avec 0 et 3 comme valeurs extrêmes. La lignine a été déterminée par gravimétrie, après processus extractifs (lignine dite sulfurique), par le Laboratoire d'Analyses Végétales I.N.R.A. (cf. cellulose).

Substances minérales

Métalloïdes

Carbone, azote et phosphore totaux ont été dosés par le Centre de Microanalyse élémentaire C.N.R.S. de Solaize (F, Rhône). Le carbone a été déterminé par combustion sous O² à 850 °C, suivie de détection I.R. du CO² formé. L'azote a été déterminé par combustion sous He/O² puis réduction suivie de catharométrie de l'azote obtenu. Le phosphore a été déterminé par spectrométrie d'émission de plasma I.C.P. après minéralisation nitro-perchlorique.

Métaux

Outre les cendres (I.N.R.A.), le potassium, le calcium et le magnésium ont été déterminés comme le phosphore ci-dessus (C.N.R.S.).

TRAITEMENT DES DONNÉES

Les 15 paramètres biochimiques obtenus pour les 37 espèces ont permis le calcul de 5 autres paramètres « indirects » présentant un intérêt physiologique et/ou écologique : prodelphinidine, teneur absolue (proanthocyanidines totales × prodelphinidine %); rapport Tanins/Azote; rapport C/N; rapport P/Ca; rapport K/(Ca + Mg). Une échelle empirique de sclérophylle graduée de 0 (pour *Psoralea bituminosa*) à 3 (pour *Quercus ilex*) a permis de rendre compte de ce caractère anatomique déterminant au niveau synécologique.

La matrice brute de données 37 lignes (= espèces) × 20 colonnes (= caractères) a été soumise à traitement statistique (recherche de corrélations linéaires entre caractères) et analyse multivariée (Analyse en Composantes Principales, A.C.P. normée, logiciel Statitcf). Dans un second temps, 10 des 20 caractères ont été retenus pour leur efficacité et commodité (voir ci-dessous); corrélativement, ont été éliminées les variables redondantes, peu significatives et/ou d'acquisition coûteuse.

TABLEAU I
Paramètres biochimiques (directs et indirects) du matorral méditerranéen.

LA : Proanthocyanidines totales, mg/g. LD % = Prodelphinidine relative, en % du total. LD = Prodelphinidine absolue, en mg/g. Tan = Tanins, en classes de teneur mg/g équiv. acide tannique réf. SIGMA, 1 = 6-18 mg/g ; 2 = 18-35 mg/g ; 3 = 35-60 mg/g ; 4 > 60 mg/g). Phe = Phénols totaux, mg/g équiv. acide gallique selon FOLIN. T/N = Tanins/Azote, en classes de teneurs. Sso = Sucres solubles, en mg/g équiv. Glucose. Lig = Lignine, en g/100 g selon SOEST. Car = Carbone, en g/100 g. Azo = Azote, en g/100 g. C/N = rapport Carbone/Azote. Cal, Mag, Pot = Calcium, Magnésium, Potassium en g/100 g. Pho = Phosphore en mg/100 g. Cen = Cendres, en g/100 g. TO3 = Indice de Phényl-tri-hydroxylation. Cel = Cellulose, en g/100 g. ScI = Indice de sclérophylle. Inu = Indice nutritionnel.

	LA p.m.	LD %	LD p.m.	Tan p.m.	Phe p.m.	T/N	Sso p.ct.	Lig p.ct.	Car p.ct.	Azo p.ct.	C/N	Cal p.ct.	Mag p.ct.	Pot p.ct.	K/Ca +Mg x100	Pho p.m.	P/Ca x 1000	Cen p.ct.	TO3	Cel p.ct.	ScI x 10	INu
<i>Arbutus unedo</i>	4,5	57	26	3	83	4	7,7	11,8	48,2	0,76	63	1,51	0,22	0,87	50	0,57	38	6,0	2	15,8	20	40
<i>Asparagus acutifolius</i>	0	0	0	0	25	0	11,7	25,0	47,9	2,11	23	0,83	0,18	0,79	78	1,28	154	5,9	0	9,1	20	37
<i>Bupleurum fruticosum</i>	0	0	0	0	77	0	4,2	6,4	42,7	1,22	35	2,33	0,34	1,07	40	0,96	41	9,4	0	14,0	20	44
<i>Buxus sempervirens</i>	0	0	0	0	19	0	14,0	18,6	46,1	1,51	31	1,93	0,26	0,97	44	0,89	46	7,5	0	10,9	20	47
<i>Calycotome spinosa</i>	0	0	0	0	39	0	10,0	6,8	45,8	4,23	11	1,24	0,16	1,12	80	1,25	101	5,8	0	5,8	10	63
<i>Cistus albidus</i>	7,9	95	75	1	86	1	4,4	14,0	43,4	1,99	22	3,28	0,20	0,65	19	1,31	40	10,8	3	18,3	0	42
<i>Cistus monspeliensis</i>	14,0	95	133	4	117	4	4,6	5,7	46,6	1,85	25	1,29	0,18	1,06	72	1,94	150	6,6	2	12,1	10	33
<i>Clematis flammula</i>	0	0	0	0	49	0	2,6	8,0	42,0	2,32	18	1,29	0,19	1,38	93	3,83	297	7,8	0	5,5	0	32
<i>Coronilla glauca</i>	13,9	81	113	4	86	4	8,4	4,9	42,3	1,77	24	4,57	0,27	0,61	13	0,69	15	13,7	1	8,2	10	31
<i>Cytisus triflorus</i>	0	0	0	0	58	0	2,3	7,7	47,8	3,59	13	0,90	0,26	0,97	84	1,12	124	5,1	0	16,3	20	62
<i>Daphne gnidium</i>	0	0	0	0	50	0	14,1	16,3	46,6	1,32	35	1,69	0,09	0,41	23	0,84	50	6,6	0	2,0	10	28
<i>Daphne laureola</i>	0	0	0	0	64	0	20,3	5,5	42,2	1,78	24	1,20	0,42	1,28	79	1,51	126	6,7	0	13,6	20	82
<i>Erica arborea</i>	12,8	92	118	4	92	4	10,0	20,1	51,9	0,84	62	0,57	0,29	0,41	48	0,38	67	3,0	3	11,8	30	19
<i>Erica multiflora</i>	11,5	90	104	2	92	3	12,4	25,2	53,5	0,62	86	0,68	0,10	0,39	50	0,27	40	2,5	3	7,8	30	10
<i>Erica scoparia</i>	11,6	97	113	4	96	4	8,5	28,5	54,4	1,13	48	0,68	0,20	0,40	45	0,32	47	3,2	3	7,5	30	3
<i>Euphorbia characias</i>	7,0	3	2	4	130	4	7,9	7,6	43,4	2,10	21	1,90	0,28	1,52	70	2,37	125	8,7	0	13,7	10	51
<i>Hedera helix</i>	0	0	0	0	58	0	10,1	11,1	44,1	1,24	36	2,25	0,25	1,46	58	1,11	49	9,4	0	10,0	10	45
<i>Jasminum fruticans</i>	0	0	0	0	65	0	9,5	9,4	44,1	1,37	32	1,73	0,53	2,64	117	2,20	127	10,8	0	7,0	0	45

<i>Juniperus oxycedrus</i>	5.1	7	4	1	78	2	8.4	11.5	46,5	0,76	61	1,97	0,13	0,33	16	0,83	42	6.6	1	22.9	30	53
<i>Juniperus phoenicea</i>	4,6	2	1	2	88	3	11.7	19.4	50,4	0,67	75	2,45	0,07	0,35	14	1.44	59	7.3	0	8.4	20	23
<i>Lonicera etrusca</i>	0	0	0	0	20	0	17,3	5.6	42,6	1,79	24	1,89	0,75	0,87	33	0,99	52	8.6	0	7.4	10	62
<i>Lonicera implexa</i>	0	0	0	0	63	0	15,1	6,0	44,4	1,40	32	1,83	0,28	1,71	81	1,14	62	8.4	0	8.5	20	59
<i>Myrtus communis</i>	6,3	98	62	2	128	4	9,2	7,5	43,9	0,64	69	1,00	0,09	0,77	71	0,70	70	4.2	3	12.7	20	38
<i>Olea europea</i>	0	0	0	0	74	0	22,1	19,2	48,3	1,66	29	0,98	0,11	0,66	61	0,77	79	4.1	0	8.3	20	58
<i>Osyris alba</i>	4.6	3	1	2	137	1	7.3	10,6	45,9	2,78	17	0,68	0,12	2,14	268	1,62	238	6.7	0	7.4	10	45
<i>Phillyrea angustifolia</i>	0	0	0	0	59	0	9,7	14,3	46,7	1,74	27	2,02	0,24	0,63	28	0,87	43	7.1	0	12,3	20	46
<i>Phillyrea media</i>	0	0	0	0	70	0	13,6	16,7	48,4	1,39	35	1,27	0,09	0,73	54	0,87	69	5.3	0	13.2	10	51
<i>Pistacia lentiscus</i>	10.2	92	94	2	139	3	3.4	14.9	47,2	0,90	52	1,90	0,21	0,70	33	0,62	33	6.6	2	9.2	20	10
<i>Pistacia terebinthus</i>	11.9	88	105	1	130	1	3.2	19.9	48,0	2,36	20	0,81	0,13	1,08	115	1,96	242	4.6	2	13.3	0	24
<i>Psoralea bituminosa</i>	0	0	0	0	33	0	6,8	3,6	43,7	3,48	13	2,50	0,36	2,08	73	1.45	58	11,3	0	8.2	0	63
<i>Quercus coccifera</i>	1,8	10	2	3	141	4	4.1	13,2	46,7	1,00	47	1,27	0,14	0,53	38	0,78	68	4.9	2	20,6	30	45
<i>Quercus ilex</i>	3.5	50	18	2	119	2	7.1	19.4	47.5	1,90	25	0,80	0,06	0,43	50	0,92	115	4.9	3	22.0	30	52
<i>Rhamnus alaternus</i>	0	0	0	0	80	0	19,0	6.9	43,8	1,62	27	2,70	0,18	1.11	39	0,78	29	9.2	0	5.8	30	60
<i>Rosmarinum officinale</i>	0	0	0	0	70	0	4,0	20,5	49,7	1,24	40	1,94	0,31	1,19	53	0,97	50	8.6	0	16,5	10	35
<i>Smilax aspera</i>	4.1	4	2	1	60	1	9,4	22,1	45,1	1,58	29	1,79	0,15	1,24	64	1,22	68	7.6	0	6.5	20	23
<i>Thymelea hirsuta</i>	6.0	70	42	3	55	4	11,6	21,7	47,8	1,05	46	1.03	0,18	0,90	74	0,58	56	5.8	1	15.0	10	37
<i>Viburnum tinus</i>	2.5	52	13	1	119	2	13.2	9,0	48,7	0,90	54	1.32	0,19	1,05	70	0,62	47	6.0	0	14,0	10	54

RÉSULTATS ET DISCUSSION

Le tableau I rapporte l'ensemble des résultats expérimentaux et calculés. Le tableau II rend compte des diverses corrélations linéaires entre variables prises deux à deux.

NIVEAU MÉTHODOLOGIQUE

La plupart des paramètres phénoliques sont très fortement ($r > 0,52$, d.d.l. = 35, $p < 0,001$) corrélés positivement entre eux, par exemple la teneur proanthocyanique totale et la teneur relative en prodelphinidine ($r = + 0,87$; cf. Lebreton *et al.*, 1980), la teneur proanthocyanique et le pouvoir tannant ($r = + 0,82$), la teneur proanthocyanique et les phénols totaux ($r = + 0,58$), la teneur en prodelphinidine et le pouvoir tannant ($r = + 0,68$), l'indice de phényl-tri-hydroxylation et le pouvoir tannant ($r = + 0,64$), etc. Des corrélations de même nature ont été signalées par Glyphis & Puttick (1988) : il y a manifestement « redondance polyphénolique », notamment celle du pouvoir tannant et des diverses expressions de la phényl-tri-hydroxylation.

En ce qui concerne les éléments minéraux dits fixes, cendres et calcium (élément majeur) sont très fortement ($r = + 0,87$) et logiquement corrélés ; le magnésium pèse peu dans ce contexte et le potassium n'est corrélé qu'au phosphore ($r = + 0,56$). L'autre métalloïde biogène, l'azote, mérite d'être exprimé comme reflet de la teneur protéique, mais aussi via le rapport C/N, d'autant que le carbone présente ici l'avantage d'une nette corrélation ($r = + 0,77$) avec la lignine, d'accès analytique difficile. On notera les corrélations négatives assez nettes ($r = - 0,53$, $- 0,49$ et $- 0,48$, $p < 0,01$) entre la teneur en carbone et les teneurs en calcium, potassium et phosphore. Une molécule comme la cellulose ne semble corrélée à aucun groupe chimique bien particulier, si ce n'est aux sucres solubles (négativement, et faiblement : $r = - 0,36$, $p = 0,04$).

En fin de compte, il semble donc possible de réduire l'analyse à 10 constituants (3 phénoliques : proanthocyanidines totales, prodelphinidine relative et indice de phényl-tri-hydroxylation ; 2 glucidiques : sucres solubles et cellulose ; 5 minéraux : 2 métaux - K et Ca - et 3 métalloïdes - C, N et P -), exprimés par 9 variables dans les traitements de données (L.A.tot., L.D. % et Phe-tri-OH ; sucres solubles et cellulose ; K, N, P/Ca et C/N). La comparaison des A.C.P. ; obtenues avec ces 20 et 9 paramètres illustre l'efficacité de la méthode simplifiée, qui emporte l'essentiel de l'information biochimique pour un coût expérimental nettement inférieur (économie des analyses de lignine, du pouvoir tannant et des phénols totaux notamment), ouvrant ainsi la voie à des études de routine.

NIVEAU BIOCHIMIQUE

Profil organique

Confirmant notre analyse antérieure (Lebreton & Touati, 1988), les végétaux tannifères sont ici en proportion ($19/37 = 51\%$) relativement faible pour des ligneux ; les deux sous-ensembles T+ et T- (respectivement pourvus et dépourvus de tanins) sont bien différents à divers titres biochimiques, non seulement

TABLEAU II

Table des corrélations des 22 variables prises 2 à 2 (n = 37). Pour 35 d.d.l., p = 0.01 pour r = 0.418 ; p = 0.001 pour r = 0.519.

	LA	LD%	LD	Tan	Phe	T/N	Sso	Lig	Car	Azo	C/N	Cal	Mag	Pot	K/Ca	Pho	P/Ca	Cen	TO3	Cel	Scl
LD%	0,872	1,000																			
LD	0,934	0,929	1,000																		
Tan	0,819	0,677	0,676	1,000																	
Phe	0,582	0,532	0,455	0,620	1,000																
T/N	0,774	0,711	0,643	0,951	0,630	1,000															
Sso	-0,333	-0,298	-0,293	-0,293	-0,366	-0,265	1,000														
Lig	0,246	0,256	0,241	0,174	0,024	0,176	0,030	1,000													
Car	0,361	0,367	0,372	0,337	0,210	0,360	-0,019	0,769	1,000												
Azo	-0,249	-0,314	-0,224	-0,305	-0,283	-0,451	-0,190	-0,354	-0,321	1,000											
C/N	0,345	0,408	0,301	0,373	0,311	0,570	0,075	0,381	0,564	-0,823	1,000										
Cal	-0,007	-0,102	-0,044	-0,068	-0,175	-0,082	-0,033	-0,403	-0,525	-0,020	-0,159	1,000									
Mag	-0,237	-0,237	-0,156	-0,224	-0,412	-0,278	0,139	-0,421	-0,412	0,114	-0,274	0,240	1,000								
Pot	-0,338	-0,390	-0,354	-0,303	-0,129	-0,395	-0,064	-0,475	-0,490	0,408	-0,479	0,052	0,426	1,000							
K/Ca	-0,068	-0,134	-0,128	-0,053	0,196	-0,174	-0,117	-0,127	-0,088	0,419	-0,341	0,452	-0,021	0,672	1,000						
Pho	-0,157	-0,302	-0,219	-0,182	-0,059	-0,271	-0,296	-0,343	-0,484	0,434	-0,508	0,007	0,139	0,556	0,409	1,000					
P/Ca	-0,008	-0,108	-0,046	-0,066	0,138	-0,178	-0,294	-0,078	-0,156	0,472	-0,447	-0,455	-0,095	0,403	0,711	0,793	1,000				
Cen	-0,205	-0,301	-0,236	-0,223	-0,287	-0,294	-0,087	-0,549	-0,718	0,199	-0,432	0,870	0,469	0,483	-0,098	0,319	-0,150	1,000			
TO3	0,733	0,870	0,778	0,638	0,549	0,681	-0,335	0,339	0,414	-0,339	0,462	-0,232	-0,298	-0,488	-0,192	-0,334	-0,110	-0,442	1,000		
Cel	0,086	0,172	0,013	0,207	0,348	0,277	-0,358	0,027	0,084	-0,182	0,158	-0,076	-0,130	-0,284	-0,188	-0,181	-0,108	-0,159	0,363	1,000	
Scl	0,103	0,084	0,073	0,248	0,183	0,311	0,233	0,338	0,443	-0,427	0,498	-0,259	-0,272	-0,564	-0,325	-0,607	-0,392	-0,521	0,331	0,237	1,000
Inu	-0,665	-0,595	-0,651	-0,509	-0,318	-0,511	0,383	-0,631	-0,556	0,440	-0,498	0,098	0,342	0,368	0,141	0,141	0,034	0,273	-0,523	0,213	-0,129

organiques mais minéraux (tableau III). Le pouvoir tannant des végétaux analysés étant essentiellement de nature proanthocyanique, ou « condensée » (malgré la présence complémentaire d'acide ellagique chez les Ericacées, les Cistacées, le Myrte), la forte redondance précédemment signalée entre les principaux paramètres phénoliques est pleinement justifiée. Mais la teneur phénolique totale (surtout basée sur les composés de faible poids moléculaire) et la teneur en lignine (macromolécule d'origine phénolique) sont également plus élevées (+ 93 % et + 31 % respectivement, $p < 0,01$ et N.S.) dans le sous-ensemble tannifère, en raison de précurseurs biogénétiques (voie du shikimate) communs à tous ces constituants phénoliques pris au sens large.

La teneur moyenne en phénols totaux est égale à 8,0 % (écart-type 3,4 % ; valeurs extrêmes : 1,9 %, *Buxus sempervirens*, et 14,1 %, *Quercus coccifera*), alors que la prodelphinidine (qui détermine pour l'essentiel le pouvoir tannant, *vide supra* et Lebreton & Touati, 1988) atteint en moyenne 2,8 mg/g (valeurs maximales pour *Cistus monspeliensis*, 13,3 mg/g, et pour *Erica arborea*, 11,8 mg/g). Le taux de lignine est en moyenne égal à 13,4 % (écart-type 6,7 %), avec *Coronilla glauca* (4,9 %) et *Erica scoparia* (28,5 %) comme valeurs extrêmes.

En ce qui concerne les glucides, la teneur moyenne en cellulose atteint 11,4 % (écart-type 4,8 %, valeurs extrêmes : 2,0 %, *Daphne gnidium*, et 22,9 %, *Juniperus oxycedrus*), alors que la teneur moyenne en sucres solubles est égale à 9,7 % (écart-type 4,9 %, valeurs extrêmes 2,3 %, *Cytisus triflorus*, et 22,1 %, *Olea europaea*). La teneur glucidique totale (cellulose + sucres solubles) est identique : 21 %, dans les deux sous-ensembles Tanins + et Tanins -, mais la cellulose est plus abondante dans le premier : 13,0 (5,1) % vs 9,7 (4,0) % ($t = 2,21$, $p = 0,04$), l'inverse pour les sucres solubles, évidemment. Par voie de conséquence, la teneur en macromolécules pariétales (cellulose + lignine), support de la sclérophylle, est plus élevée chez les végétaux tannifères que chez ceux dépourvus de tanins (28,1 vs 21,2 %).

La teneur en carbone est plus élevée chez ces mêmes végétaux Tanins + que chez les autres (47,4 vs 45,5 ; $p = 0,04$), ce qui corrobore le lien existant entre ce paramètre et la teneur en lignine (cf. *supra*) ; le fait est compréhensible, compte-tenu des teneurs carbonées respectives de la lignine (63 %) et de la prodelphinidine (56 %), comparées aux protides (52 %) et aux glucides (44 % pour la cellulose, et même 40 % pour le glucose).

La teneur moyenne en « protides bruts » ($= N \times 6,25$) est égale à 10,3 % (écart-type 5,1 %, valeurs extrêmes : 3,9 %, *Erica multiflora*, et 26,4 %, *Calycotome spinosa*), avec une infériorité significative chez les végétaux tannifères : 8,4 (4,1) vs 12,2 (5,6) % ($t = 2,29$, $p = 0,03$). Cette richesse protidique moyenne des végétaux du matorral s'inscrit entre celle signalée par Escudero *et al.* (1987) pour 6 ligneux sempervirents : 9,1 %, et celles mentionnées par Trémolières & Carbiener (1985) pour 10 ligneux médio-européens : 10,9 %, par Escudero *et al.* (*loc. cit.*) pour 13 ligneux décidus : 10,9 % et par Buchanan *et al.* (1978) pour 15 espèces xérophiles : 11,1 %. Le rapport C/N (valeur moyenne 36, écart-type 18) est très discriminant, puisqu'il n'atteint que 27 (écart-type 9 ; valeur extrême 11 chez *Calycotome spinosa*) pour le sous-groupe des plantes dépourvues de tanins, alors qu'il vaut 45 (écart-type 21, valeur extrême 86 chez *Erica multiflora*) dans le sous-ensemble tannifère ($t = 3,32$, $p = 0,002$).

Profil minéral (hors azote)

Les cendres valent en moyenne 7,0 % du poids sec (écart-type 2,4 %, valeurs extrêmes : 2,5 %, *Erica multiflora*, et 13,7 %, *Coronilla glauca*). Le calcium est l'élément inorganique le plus abondant, suivi par le potassium, respectivement 1,62 et 0,99 % (écart-types : 0,81 et 0,52 % ; valeurs extrêmes : 0,57 %, *Erica arborea*, et 4,57 %, *Coronilla glauca*, pour le calcium ; 0,33 %, *Juniperus oxycedrus*, et 2,64 %, *Jasminum fruticans*, pour le potassium). Alors que les teneurs en calcium ne diffèrent pas significativement chez les végétaux T+ et T- (tableau III), la teneur en potassium des premiers : 0,81(0,47) %, est inférieure (de 30 % en valeur relative) à celle des seconds : 1,17(0,55) % (t = 2,14, p = 0,04) ; il en est de même pour le magnésium : 0,17 contre 0,28 % (t = 2,60, p = 0,01). L'élément phosphore vaut en moyenne 0,11 % (écart-type 0,07 %, avec comme valeurs extrêmes : 0,03 %, *Erica multiflora*, et 0,38 %, *Clematis flammula*), tandis que le rapport P/Ca s'inscrit en moyenne à 84.10^{-2} (écart-type 63.10^{-2}).

TABLEAU III

Comparaison des moyennes (et écart-types) des deux sous-ensembles T⁺ et T⁻.

Constituant	Moyenne générale n = 37	Sous-ensemble Tanins ⁺ n = 19	Sous-ensemble Tanins ⁻ n = 18	t (Student) et risque p associé
Tanins (0-4)	1,2 (1,5)	2,4 (1,2)	0	—
LA tot (mg/g)	3,9 (4,7)	7,6 (4,0)	0	—
LD %	29 (40)	57 (39)	0	—
LD (mg/g)	2,4 (4,4)	5,4 (5,0)	0	—
Indice tri-OH (0-3)	0,8 (1,2)	1,6 (1,2)	0	—
Phénols tot. (mg/g)	80 (34)	104 (27)	54 (19)	6,52 (p<0,001)
Lignine %	13,4 (6,7)	15,1 (6,9)	11,5 (6,4)	1,64 NS
Cellulose %	11,4 (4,8)	13,0 (5,1)	9,7 (4,0)	2,21 (p = 0,03)
Sucres sol. %	9,7 (4,9)	8,0 (3,0)	11,5 (6,0)	2,17 (p = 0,04)
Carbone %	46,4 (3,0)	47,4 (3,3)	45,4 (2,4)	2,17 (p = 0,04)
Azote %	1,64 (0,82)	1,35 (0,66)	1,95 (0,90)	2,29 (p = 0,03)
Potassium %	0,99 (0,52)	0,81 (0,47)	1,17 (0,55)	2,14 (p = 0,04)
Calcium %	1,62 (0,81)	1,55 (1,01)	1,70 (0,56)	0,53 NS
Magnésium %	0,22 (0,13)	0,17 (0,07)	0,28 (0,16)	2,60 (p = 0,01)
Phosphore (mg/g)	1,13 (0,66)	1,01 (0,61)	1,27 (0,73)	1,18 NS
Cendres %	7,0 (2,4)	6,3 (2,7)	7,6 (2,0)	1,73 NS
Tanins/N	1,5 (1,7)	2,9 (1,2)	0	—
C/N	36 (18)	45 (21)	27 (09)	3,32 (p = 0,002)
K/(Ca + Mg)	0,62 (0,43)	0,62 (0,56)	0,62 (0,25)	0,00 NS
P/Ca (× 10)	0,84 (0,63)	0,82 (0,65)	0,87 (0,64)	0,21 NS
Sclérophyllie (0-3)	1,6 (1,0)	1,8 (1,0)	1,3 (9)	1,42 NS
Valeur alimentaire	46 (14)	33 (16)	51 (14)	3,71 (p<0,001)

Comparaison phytocénétique

Le tableau IV dresse une comparaison sommaire avec les résultats obtenus par les mêmes méthodes pour deux autres milieux éco-géographiques, l'un contraignant, la lande subalpine (13 espèces ligneuses, Gallet et Lebreton, 1988), l'autre peu contraignant, la Dombes, en milieu médio-européen caducifolié (32 espèces ligneuses et herbacées, résultats inédits). Rien de significatif n'est observé pour les constituants organiques, si ce n'est pour les protéines, via l'azote, nettement mieux représenté en milieu caducifolié, où le phosphore est également plus abondant. Le calcium est par contre significativement plus riche en milieu méditerranéen, l'influence du substrat pouvant être invoquée à cet égard. Le paramètre le plus déterminant est sans doute le rapport C/N, comparable dans les deux milieux contraignants à phytocénoses surtout sempervirentes, où sa valeur atteint sensiblement le double de celle relevée en milieu médio-européen caducifolié. On devine aisément les conséquences de telles valeurs foliaires sur l'évolution des litières, puis sur la pédogenèse (voir plus bas le niveau écologique).

TABLEAU IV

Comparaison pour les neuf constituants essentiels : moyenne (écart-type), du milieu méditerranéen et de deux autres phytocénoses ligneuses.

Constituant	Milieu méditerranéen n = 37	Milieu subalpin n = 13	Milieu médio-européen n = 8
Phénols totaux (mg/g)	80 (34)	117 (54)	96 (50)
Lignine %	13,4 (6,7)	13,2 (5,4)	11,0 (5,2)
Cellulose %	11,4 (4,8)	12,6 (4,0)	10,1 (7,1)
Sucres solubles %	9,7 (4,9)	11,0 (3,5)	9,0 (3,4)
Azote %	1,64 (0,82)	1,80 (0,80)	2,97 (0,88)
C/N	36 (18)	32 (14)	17 (04)
Calcium %	1,62 (0,82)	0,80 (0,32)	1,10 (0,59)
Potassium %	0,99 (0,52)	0,76 (0,21)	0,94 (0,44)
Phosphore (mg/g)	0,11 (0,07)	0,15 (0,05)	0,22 (0,09)

NIVEAU PHYSIOLOGIQUE

L'analyse multivariée (A.C.P. normée, plan F₁-F₂ des 20 variables phytochimiques générales) ne s'oppose évidemment pas aux précédentes conclusions (cf. pp. 228-229) mais les ordonne de manière dynamique en leur conférant signification physiologique (Figure 1). Sur le premier axe (37 % de l'information), la totalité des paramètres phénoliques (au premier chef la prodelphinidine, le rapport Tanins/Azote et l'indice de phényl-tri-hydroxylation) s'oppose au pool minéral, dont le potassium et l'azote. Sur le deuxième axe (17 % de l'information), les sucres solubles s'opposent au rapport phospho-calcique ; le calcium structure le

troisième axe (14 % de l'information), la cellulose de même pour l'axe 4 (7 % de l'information). L'analyse conduite à l'aide des 9 paramètres sélectionnés autorise le même constat.

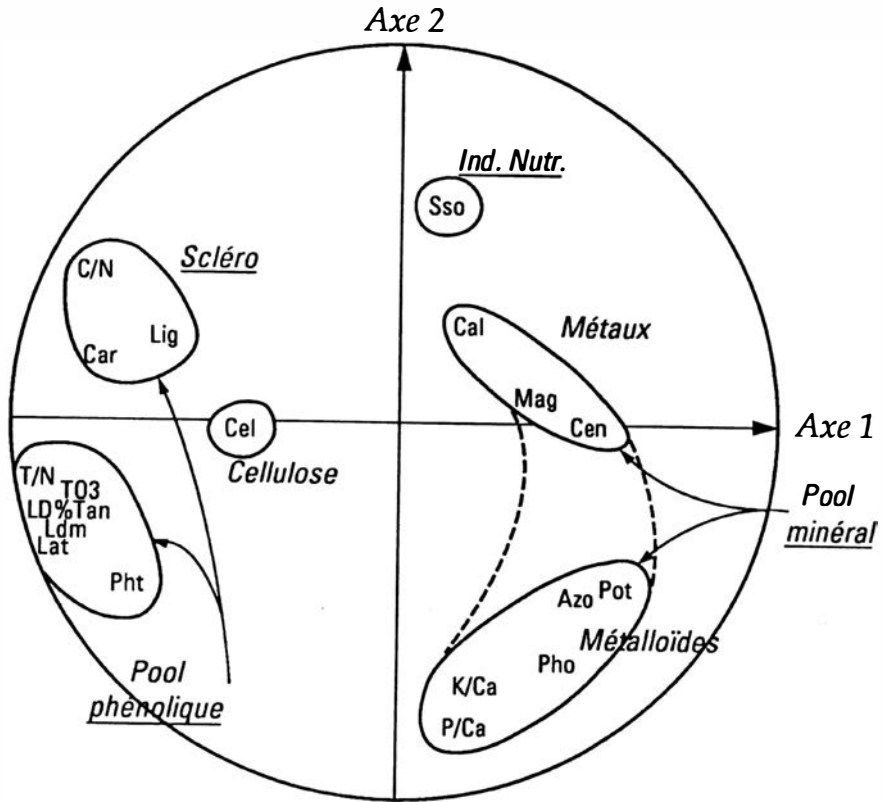


Figure 1. — Cercle des corrélations (ACP) des variables biochimiques.

De tels résultats peuvent être généralisés : analysant 8 espèces arbustives « méditerranéennes » de Californie, Genin (1990) oppose de même (sur le deuxième axe d'une A.C.P.) composés phénoliques (tanins et lignine) et minéraux (dont l'azote) ; sur le premier axe, l'opposition se fait plutôt entre tanins « condensés » (= proanthocyanes) et constituants pariétaux (dont la cellulose « brute »). Il en est de même pour deux autres phytocénoses analysées dans notre laboratoire :

— la lande subalpine, où le premier axe de l'analyse oppose les Ericacées, riches en lignine et au rapport C/N élevé, à l'Aulne vert, riche en azote, et à la Globulaire, riche en calcium ; le deuxième axe oppose pools glucidique et phénolique, dont les phénols totaux et le pouvoir tannant.

— l'hydro-xérosère de Dombes, où l'axe F1 de l'analyse multivariée oppose plantes (terrestres) riches en tanins, à plantes (aquatiques) riches en potassium, tandis que sucres et lignine départagent sur le deuxième axe hydrophytes flottantes et émergées.

Cette typologie générale ne peut manquer de suggérer, par référence aux données métaboliques classiques, l'existence de « balances » biogénétiques à partir des glucides, source énergétique et matérielle issue de l'activité photosynthétique. Chez les taxons tannifères et/ou « ligninifiés », les sucres sont majoritairement engagés dans la voie du shikimate conduisant précocément à la phényl-tri-hydroxylation (prodelphinidine, acides ellagique et gallique). Chez les taxons pauvres en tanins et/ou lignine, l'énergie glucidique disponible peut être soit stockée (momentanément : sucres solubles, subdéfinitivement : cellulose), soit catabolisée avec apparition de petits vecteurs anaboliques : N.A.D.(P)H, A.T.P., utilisés par exemple pour la réduction des nitrates en protides et l'absorption active d'éléments biogènes.

L'antagonisme statistique observé entre pools organique et minéral, tanins et azote, provient donc d'un « choix » fondamental (cf. notion de tactiques T et a, à relier à celle de stratégies K et r, Lebreton, 1982) relevant plus du génome des espèces que des conditions ambiantes. On rappellera à ce propos que la comparaison phytochimique d'individus des mêmes espèces poussant ou non à découvert, sur sol calcaire ou siliceux, ne révèle que des glissements de second ordre : accentuation de l'opposition Tanins/Azote entre lumière et ombre, et entre substrats siliceux et calcaires (Barbéro *et al.*, 1991).

NIVEAU SYSTÉMATIQUE

Que l'expression de l'information génétique soit déterminante trouve un autre appui dans la proximité phytochimique (plan F1-F2 de l'A.C.P. normée, Fig. 2) de la plupart des taxons apparentés. On constate en effet l'étroite proximité des 3 *Erica*, des 2 *Quercus*, des 2 *Juniperus*, ainsi que des 2 Liliacées *Asparagus* et *Smilax*. Chez les Oléacées, 3 des 4 espèces sont phytochimiquement très affines : *Phillyrea* et *Olea*, mais la quatrième diverge : *Jasminum* ; de même chez les Papilionacées, où la richesse en prodelphinidine de *Coronilla glauca* l'éloigne assez nettement des 3 autres membres de la famille : *Cytisus*, *Calycotome*, *Psolarea*. Quant aux représentants des 4 couples *Pistacia*, *Cistus*, *Daphne* et *Lonicera*, s'ils sont assez proches pris deux à deux sur le premier axe (tanins vs azote), ils divergent nettement sur le second axe (sucres solubles vs P/Ca).

NIVEAU ÉCOLOGIQUE

La précédente allusion (niveau biochimique) à la notion de « tactique phytochimique » de dissuasion des Herbivores renvoie de toute évidence au niveau écologique, et même synécologique. De « gauche » (= richesse en azote) à « droite » (= richesse en tanins) du premier axe de l'analyse multivariée s'étale donc tout un continuum de végétaux ayant pour pôles respectifs Papilionacées et Ericacées.

On soulignera cependant l'originalité des phytocénoses méditerranéennes dans le schéma général « T » vs « a », originalité déjà évoquée (Lebreton & Touati, 1988) et maintenant bien confirmée : si la proportion des espèces tannifères est ici plus faible qu'au niveau botanique général (51 vs 64 %), les tanins y sont le plus souvent présents sous forme phényl-tri-hydroxylée (prodelphinidine condensée, tanins galliques et ellagiques), si bien que la fréquence de ces substances, même ramenée à l'ensemble des espèces, dépasse encore celle mentionnée par exemple par Bate-Smith (1962) pour l'ensemble des Dicotylédones : 38 vs 31 %. En d'autres termes, si un peu moins d'une espèce tannifère sur 2 contient en général des tanins tri-hydroxylés, la proportion monte à près de 4 sur 5 en milieu méditerranéen. Si l'on rappelle la plus grande efficacité tannante de ce type de substitution, on peut alors interpréter une telle distribution en termes d'efficacité anti-herbivore : une arme « quantitative » comme les tanins (par opposition aux armes « qualitatives » que sont par exemple les alcaloïdes) est en milieu contraignant (sécheresse estivale en milieu méditerranéen) un « luxe métabolique » que ne peuvent assumer que peu d'espèces ; par contre, lorsqu'un tel choix (génétique) est fait, cette logique défensive est poussée à son terme par la synthèse de molécules aussi efficaces que possible. La situation est en quelque sorte inverse de celle observée dans le milieu riche de la forêt pluviale, qui cumule tanins et alcaloïdes (Gartlan *et al.*, 1980).

Afin de préciser cette fonction défensive, nous avons défini un « indice de valeur nutritionnelle », prenant en compte aussi bien les molécules et éléments attractifs et/ou utiles que les constituants répulsifs, exprimé par la formule

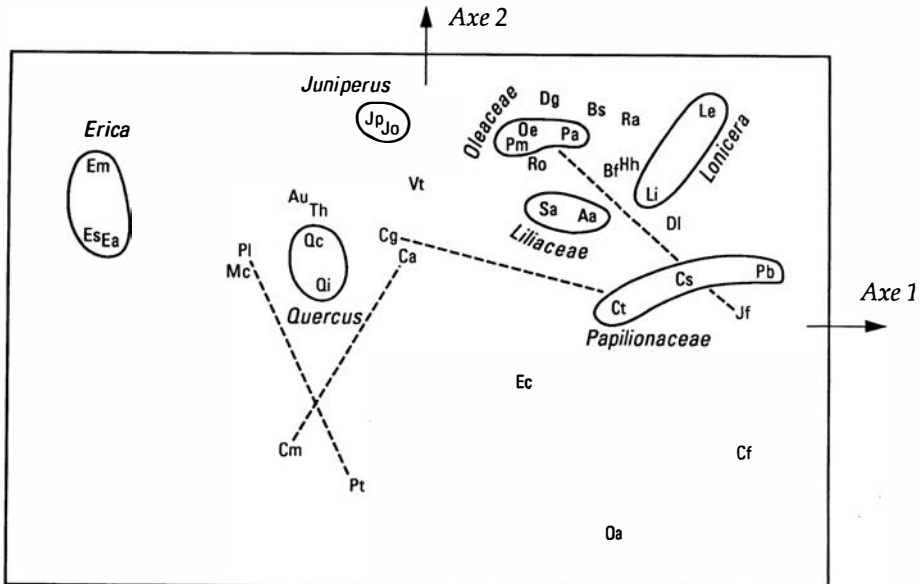


Figure 2. — Carte factorielle (ACP) des espèces végétales (désignées par les initiales des noms de genre et d'espèce).

empirique suivante : $I(\text{nutrit.}) = 2 (\text{Sucres solubles} + \text{Cellulose}) + 4(2\text{ N} + \text{K}) - (\text{Lignine} + 10 \text{ L.A.tot.})$, chaque substance étant exprimée en % du poids sec. La régression linéaire (négative) hautement significative ($r = -0,659$, $p = 0,001$) mise en évidence entre cet indice et l'ordonnée des taxons sur l'axe F1 de l'A.C.P. (Fig. 3) appuie définitivement cette interprétation, et prouve par le fait qu'un facteur essentiel de l'organisation biochimique des phytocénoses est bien d'ordre synécologique. Le même indice nutritionnel est fortement corrélé ($r = -0,498$, $p = 0,005$) au rapport C/N, relation compréhensible a posteriori, vu la teneur du premier élément dans les divers constituants organiques de la phytomasse (voir plus haut, profil organique).

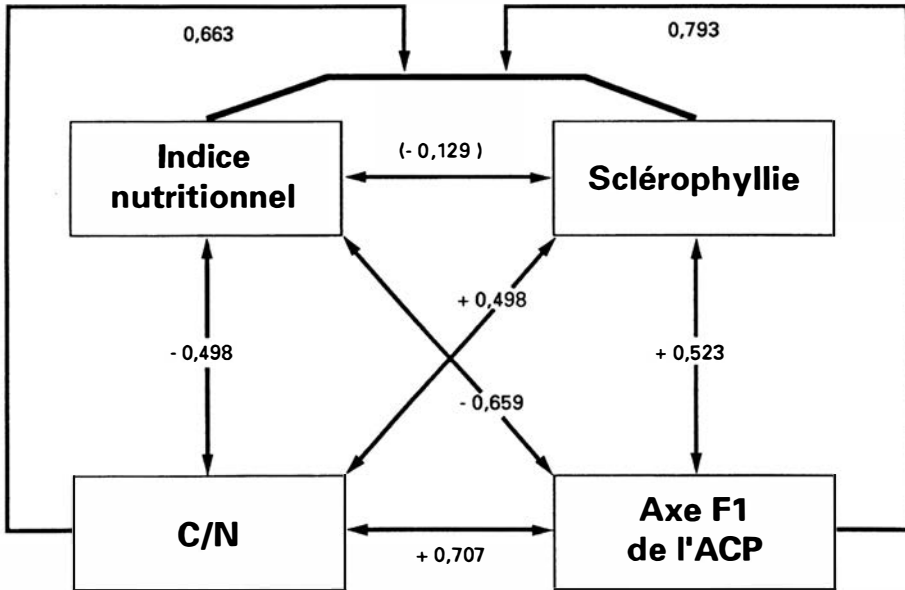


Figure 3. — Corrélations binaires simples et doubles entre paramètres écophysiochimiques et premier axe de l'analyse multivariée phytochimique.

A un autre niveau d'organisation, la sclérophyllie (qui s'appuie pour l'essentiel sur le niveau macromoléculaire) doit être également prise en compte dans ce contexte. A partir d'une échelle empirique (à 4 degrés) de sclérophyllie foliaire, nous avons éprouvé diverses corrélations entre ce caractère anatomique défensif et la composition biochimique des végétaux méditerranéens considérés. De manière peut-être surprenante, la sclérophyllie ne présente qu'une corrélation (positive) relativement faible avec chacune des deux macromolécules prises isolément : $0,338$ ($p = 0,05$) avec la lignine, et seulement $0,237$ ($p = 0,12$) avec la cellulose, mais le coefficient monte à $0,407$ ($p = 0,02$) en combinant (linéairement) les deux molécules, chacune ayant sensiblement le même poids dans la corrélation

double. La proximité, dans le plan F1-F2 de l'A.C.P. du point Sclérophyllie (traité en variable supplémentaire) et des points Lignine et Cellulose, illustre cette relation (voir Fig. 1).

Une approche plus fine est obtenue en comparant pour les divers paramètres phytochimiques les deux sous-ensembles constitués par les végétaux à faible sclérophyllie (degrés 0 et 1 de l'échelle, n = 17) à ceux de forte sclérophyllie (degrés 2 et 3, n = 20). Des résultats (Tab. 5) se dégagent quelques différences de nature essentiellement minérale : au risque p = 0,01, phosphore, potassium et cendres sont significativement plus abondants (respectivement + 67 %, + 58 % et + 35 %) chez les végétaux les moins sclérophylles. Inversement, alors que la lignine (plus riche chez les végétaux scléreux) et l'azote (plus pauvre chez les mêmes) sont à la limite de la signification statistique (p = 0,07), le rapport C/N est significativement plus élevé chez les végétaux les plus sclérophylles : 43 (20) vs 28 (12) (t = 2,79, p < 0,01).

TABLEAU V

*Comparaison des moyennes (et écart-types) des deux sous-ensembles
« peu sclérophylle » et « sclérophylle ».*

Constituant	Moyenne n = 37	Sous-ensemble peu sclérophylle (0-1) n = 17	Sous-ensemble sclérophylle (2-3) n = 20	t (Student) et risque p associé
Tanins (0-4)	1,2 (1,5)	1,2 (1,6)	1,3 (1,4)	0,24 NS
LA tot (mg/g)	3,9 (4,7)	4,0 (5,2)	3,8 (4,5)	0,12 NS
LD %	29 (40)	29 (40)	30 (41)	0,10 NS
LD (mg/g)	2,4 (4,4)	2,8 (4,7)	2,7 (4,4)	0,08 NS
Indice tri-OH (0-3)	0,8 (1,2)	0,5 (0,9)	1,1 (1,3)	1,52 NS
Phénols tot. (mg/g)	80 (34)	77 (37)	82 (33)	0,38 NS
Lignine %	13,4 (6,7)	11,3 (5,8)	15,2 (7,2)	1,82 p = 0,07
Cellulose %	11,4 (4,8)	10,4 (4,5)	12,2 (5,1)	1,11 NS
Sucres sol. %	9,7 (4,9)	8,7 (4,3)	10,5 (5,5)	1,10 NS
Carbone %	46,4 (3,0)	45,5 (2,5)	47,3 (3,3)	1,87 p = 0,07
Azote %	1,64 (0,82)	1,95 (0,89)	1,37 (0,70)	2,18 p = 0,03
Potassium %	0,99 (0,52)	1,23 (0,60)	0,78 (0,37)	2,69 p = 0,01
Calcium %	1,62 (0,81)	1,80 (0,96)	1,47 (0,66)	1,23 NS
Magnésium %	0,22 (0,13)	0,25 (0,17)	0,20 (0,09)	1,20 NS
Phosphore (mg/g)	1,13 (0,66)	1,45 (0,83)	0,87 (0,35)	2,69 p = 0,01
Cendres %	7,0 (2,4)	8,1 (2,5)	6,0 (2,0)	2,73 p = 0,01
Tanins/N	1,5 (1,7)	1,2 (1,7)	1,7 (1,8)	0,82 NS
C/N	36 (18)	28 (12)	43 (20)	2,79 p < 0,01
K/(Ca + Mg)	0,62 (0,43)	0,76 (0,58)	0,51 (0,21)	1,69 NS
P/Ca (× 10)	0,84 (0,63)	1,04 (0,83)	0,68 (0,35)	1,68 NS
Sclérophyllie	1,6 (1,0)	0,7 (0,5)	2,4 (0,5)	10,52 p < 0,001
Valeur alimentaire	42 (17)	44 (12)	41 (20)	0,60 NS

De même existe-t-il une corrélation hautement significative, positive cette fois ($r = + 0,523$; $p = 0,001$) entre la sclérophyllie et l'abscisse des végétaux sur l'axe F1 de l'A.C.P. (bien qu'il n'y ait pas de corrélation directe entre indice de valeur alimentaire et sclérophyllie : $r = - 0,129$, $p \gg 0,10$) ; le bipôle Ericacées vs Papilionacées illustre encore bien la situation d'un point de vue botanique. Mais la corrélation passe à $+ 0,793$ ($p \ll 0,001$) en combinant les deux paramètres Indice nutritionnel et Sclérophyllie : en d'autres termes, l'organisation biochimique des phytocénoses, telle que la révèle le premier axe d'une analyse multivariée, procède à la fois, et au premier chef, de l'attractivité (biochimique) et des défenses (anatomo-morphologiques mais aussi chimiques) du végétal, le premier paramètre décroissant statistiquement des valeurs négatives aux valeurs positives de l'axe F1, l'inverse pour la sclérophyllie. Le rapport C/N est lui-même corrélé à la fois aux paramètres Indice nutritionnel et Sclérophyllie : $r = 0,663$ ($p < 0,001$) en corrélation double, contre $r = - 0,498$ et $r = + 0,498$ ($p = 0,05$) respectivement en corrélation simple ; il peut donc ici servir « d'indice défensif global » des Végétaux contre les Herbivores. La position, dans le plan F1-F2 de l'A.C.P. du point Indice nutritionnel (traité en variable supplémentaire) à proximité des sucres solubles et à l'opposé du pool phénolique, illustre ces relations.

On note ainsi la fécondité du rapport C/N, coextensif de l'axe F1 (la corrélation est très élevée : $r = 0,707$; $p \ll 0,001$, avec l'abscisse des taxons), sur lequel sont ainsi doublement « gradués » végétaux tannifères et non tannifères (cf. plus haut, comparaison phytocénotique) d'une part, végétaux sclérophylles et peu sclérophylles d'autre part. Le raisonnement peut d'ailleurs être prolongé jusqu'au niveau des litières et des sols, et de leurs décomposeurs microbiens associés (Gallet, 1992) : au pôle phénolique correspondent des végétaux générant des litières difficilement dégradables, puis des humus acides et peu actifs, alors que le pôle minéral se caractérise par des végétaux producteurs de litières rapidement minéralisées, et donc d'humus actifs et biogènes (azote et potassium notamment) ; Ericacées et Papilionacées sont derechef bien représentatives de ce double point de vue.

CONCLUSION

Il ne saurait être question pour l'instant de généraliser les constats et interprétations ici obtenus pour les phytocénoses méditerranéennes. La brève allusion à des documents antérieurs (lande subalpine) ou inédits (hydro-xérosère dulçaquicole) laisse néanmoins entrevoir une même opposition fondamentale entre végétaux riches en polyphénols, et végétaux riches en constituants minéraux dont l'azote. Coextensives du même axe structurant (révélé par l'analyse multivariée), valeur alimentaire et sclérophyllie participent nettement à l'organisation de la phytocénose ici étudiée. Validation est ainsi apportée de la notion de tactiques « T » et « a » antérieurement avancée sur des bases plus générales et théoriques. En prélude à un travail plus modélisateur (fondé sur le concept d'allocations bioénergétiques), on doit en outre souligner la fécondité pour le propos du classique rapport C/N, qui fait ainsi le lien entre la partie épigée et « active » de la phytocénose, et le substrat pédologique avec lequel elle entretient d'autres relations également synécologiques.

RÉSUMÉ

L'analyse chimique (une vingtaine de paramètres organiques et minéraux) du feuillage de 37 végétaux représentatifs du matorral méditerranéen laisse apparaître

une nette structuration biochimique et écologique. Cette organisation phytochimique semble bien relever des relations synécologiques liant Végétaux et Herbivores (notions de tactiques « T » et « a »). Même si la fréquence des plantes à tanins est ici relativement faible (la moitié des espèces environ), ces molécules défensives sont particulièrement efficaces grâce au développement de la phényl-trihydroxylation. Les végétaux tannifères sont significativement plus riches en phénols totaux et en cellulose, plus pauvres par contre en protéines, sucres solubles, potassium et magnésium. A un autre niveau défensif, les végétaux les plus sclérophylles sont significativement plus pauvres en protéines, potassium et phosphore, et tendent à être plus riches en lignine.

L'analyse multivariée oppose au premier chef les végétaux riches en substances phénoliques (Ericacées) à ceux riches en azote et potassium (Papilionacées). Sur le même axe structurant s'inscrivent non seulement la sclérophylie mais — en sens opposé — la valeur alimentaire, confirmant s'il en était besoin le déterminisme synécologique de l'organisation constatée. En outre, le classique rapport C/N apparaît comme un trait commun de ce gradient phytochimique, et relie cette partie de l'écosystème à son substrat pédologique. Une brève comparaison est faite avec d'autres phytocénoses, fonctionnant en milieu contraignant (lande subalpine) ou non (hydro-xérosère dulçaquicole), préjudant ainsi à une approche plus générale et modélisatrice de la structuration et du fonctionnement des phytocénoses, dans le cadre des allocations bioénergétiques.

Mots-clés : Composés phénoliques et minéraux. Tactiques phytochimiques. Milieu méditerranéen.

SUMMARY

Chemical analysis (about 20 parameters) of the leaves of 37 plants representative of the Mediterranean matorral reveals a clear biochemical and ecological structuration. This phytochemical organization could be dependent on the synecological relationships between plants and herbivores (« T » and « a » tactics). Even if the tannin plant frequency is here relatively low (about half of the species), these defensive molecules are particularly effective owing to the development of the phenyl-trihydroxylation. Tanniferous plants are significantly richer in total phenols and cellulose, but reversely poorer in proteins, soluble sugars, potassium and magnesium. On an other defensive level, the most sclerophyllous plants are significantly poorer in proteins, potassium and phosphore and somewhat richer in lignin.

Multivariate analysis firstly opposes the plants rich in phenolic substances (Ericaceae) to those rich in nitrogen and potassium (Papilionaceae). Both sclerophylly and — with opposite signs — alimentary value are found on the same structuring axis, which confirms the synecological determinism of the recorded organization. Moreover, the classic C/N ratio appears as a common feature of this phytochemical gradient and links this part of the ecosystem to its pedological substrate. A short comparison is made with other phytocenosis, located in severe or not severe environments, initiating a more general approach of the structuration of the phytocenosis in the frame of the bioenergetic allocations.

Key words : Phenolic and inorganic compounds. Phytochemical tactics. Mediterranean habitat.

RÉFÉRENCES

- BARBERO, M., HUBERT, B., LEBRETON, Ph., NADER, S. & QUEZEL, P. (1991). — Phenological and ecological variations in the biochemical composition of some Mediterranean woody species. *C. R. IVth Intern. Rangeland Congr.*, Montpellier, April 22-26 1991. Symposium 09, Selection and intake of plants by herbivores, R266, 8 p.
- BATE-SMITH, E.C. (1962) - The phenolic constituents of plants and their taxonomic significance. I. Dicotyledons. *J. Linn. Soc. London (Bot.)*, 58 : 95-173.
- BUCHANAN, R.A., OTEY, F.H., RUSSEL, C.R. & CULL, I.M. (1978). — Whole Plants Oils, potential new industrial raw materials. *J. Am. Oil Chem. Soc.*, 55 : 657-662.
- ESCUDERO, A., MANZANO, J.J. & DEL ARCO, J.M. (1987). — Nitrogen concentration in the leaves of different Mediterranean woody species. *Ecologia mediterr.*, XIII : 11-17.
- GALLET, Ch. (1992). — *Apports de la biochimie à la connaissance du fonctionnement des écosystèmes forestiers. Rôle des composés phénoliques dans une pessière à Myrtille*. Thèse Doct. Univ. Lyon-1, 278 p. + annexes.
- GALLET, Ch. & LEBRETON, Ph. (1988). — Profils phytochimiques au sein d'une pessière d'altitude. *Acta biol. mont.*, IX : 143-153.
- GARTLAN, J.S., MCKEY, D.B., WATERMAN, P.G., MBI, C.N. & STRUHSACKER, T.T. (1980). — A comparative study of the phytochemistry of two African rain forests. *Biochem. System. Ecol.*, 8 : 401-422.
- GENIN, D. (1990). — Composition chimique des plantes ingérées et régime saisonnier de caprins sur un parcours aride. *Fourrages*, 124 : 385-397.
- GLYPHIS, J.P. & PUTTICK, J.M. (1988). — Phenolics in some Southern African mediterranean shrubland plants. *Phytochem.*, 27 : 743-751.
- JUNG, H.J.G., BATZLI, G.O. & SEIGLER, D.S. (1979). — Patterns in the phytochemistry of Arctic plants. *Biochem. System. Ecol.*, 7 : 203-209.
- LEBRETON, Ph. (1982) - Tanins ou Alcaloïdes : deux tactiques phytochimiques de dissuasion des Herbivores. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 36 : 539-572.
- LEBRETON, Ph., THIVEND, S. & BOUTARD, B. (1980). — Distribution des proanthocyanidines chez les Gymnospermes. *Plant. médicin. Phytothér.*, 14 : 131-167.
- LEBRETON, Ph. & TOUATI, D. (1988). — Profils biochimiques de végétaux frutescents méditerranéens : essai d'interprétation écologique. *Acta Oecol. Gener.*, 9 : 197-209.
- NADER, S. (1990). — *Contribution à l'étude structurale des phytocénoses ligneuses méditerranéennes : aspects écologiques et biochimiques*. Thèse Doct. Univ. Aix-Marseille III, 194 p. + annexes.
- PORTER, L.J. & WOODRUFFE, J. (1984). — Haemanalysis : the relative astringency of proanthocyanidin polymers. *Phytochem.*, 25 : 223-230.
- TRÉMOLIÈRES, M. & CARBIENER, R. (1985). — Quelques aspects des interactions entre litières forestières et écosystèmes aquatiques ou terrestres. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 40 : 435-449.