



HAL
open science

Analyse de la variation inter-populationnelle de la croissance chez deux espèces végétales de milieux perturbés : Intérêt pour la revégétalisation en région méditerranéenne

Arnaud Martin, Jalal El Oualidi, Suzette Puech

► **To cite this version:**

Arnaud Martin, Jalal El Oualidi, Suzette Puech. Analyse de la variation inter-populationnelle de la croissance chez deux espèces végétales de milieux perturbés : Intérêt pour la revégétalisation en région méditerranéenne. *Revue d'Écologie*, 2001, 56 (1), pp.21-35. hal-03530008

HAL Id: hal-03530008

<https://hal.science/hal-03530008>

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.

ANALYSE DE LA VARIATION INTER-POPULATIONNELLE
DE LA CROISSANCE CHEZ DEUX ESPÈCES VÉGÉTALES
DE MILIEUX PERTURBÉS : INTÉRÊT POUR LA REVÉGÉTALISATION
EN RÉGION MÉDITERRANÉENNE

Arnaud MARTIN*, Jalal EL OUALIDI** & Suzette PUECH*

SUMMARY

The revegetation of lands degraded by human activities appeals to the use of wild species. Seeds are collected then multiplied for use on several sites to revegetation. This study combines data obtained on natural populations and in experimental conditions. It shows that one of two studied species (*Helichrysum stoechas*) varies in growth within a restricted geographic area, contrary to the other (*Helianthemum apenninum*). These results reveal the importance of the sites when collecting seeds for revegetation. It seems then convenient to have several sites of collection to preserve genetic variability or to envisage a selection of seeds to make effective the operations of revegetation.

RÉSUMÉ

La revégétalisation des espaces dégradés par les activités humaines fait appel à l'utilisation d'espèces sauvages. Les graines sont collectées puis multipliées pour une utilisation sur plusieurs sites à revégétaliser. Cette étude combine des données obtenues sur des populations naturelles et en conditions expérimentales. Elle montre qu'une des deux espèces étudiées (*Helichrysum stoechas*) présente une variation de la croissance à l'intérieur d'une aire géographique restreinte alors que ce n'est pas le cas pour *Helianthemum apenninum*. Ces résultats révèlent l'importance du choix du site dans la collecte des graines qui servent à revégétaliser. Il semble alors opportun d'avoir plusieurs sites de collecte pour garder la variabilité génétique ou d'envisager une sélection des semences pour rendre efficace les opérations de revégétalisation.

INTRODUCTION

La variation intraspécifique est un phénomène très répandu chez les plantes (Henning, 1966 ; Sporne, 1980 ; Bradshaw, 1984 ; Cronquist, 1988). Elle affecte

* Université de Montpellier II, Institut de Botanique, 163 rue Auguste Broussonet, 34090 Montpellier. amartin@crit.univ-montp2.fr ; puech@isem.univ-montp2.fr

** Université Mohammed V, Institut Scientifique, Avenue Ibn Battota, BP 703, Rabat, Maroc. eloualidi@israbat.ac.ma

aussi bien les caractères morphologiques et anatomiques apparents que les caractères chimiques, cytologiques ou nucléotidiques (Davis & Heywood, 1963 ; Bradshaw, 1965 ; Favarger, 1967 ; Stebbins, 1977, 1980). En fait la variation morphologique existe presque toujours chez les végétaux supérieurs (Turresson, 1922 ; Briggs & Walters, 1984), où elle peut être d'ordre génotypique ou environnemental. L'analyse de la relation entre le phénotype et le milieu est l'approche la plus intéressante mais aussi la plus difficile à conduire ; elle peut permettre d'expliquer la structuration des espèces en populations, ainsi que leur mise en place.

Pour faire la part entre ces deux composantes (génotypique et environnementale) et de leur covariance (voir Schmid, 1992), il faut recourir à des procédures appropriées. Un mode expérimental très utilisé est la transplantation réciproque à partir de clones de différentes stations, obtenus par fragmentation de pieds mères (Antonovics & Primack, 1982 ; Schmid, 1985 ; Van Tienderen, 1990 ; Van Tienderen & Van Der Toorn, 1991). Cette technique permet d'analyser les bases de la variation intra- et inter-populationnelle et en particulier la variation de la plasticité phénotypique (Thompson *et al.*, 1991).

Une autre façon d'analyser la différenciation des populations consiste à examiner la variation et la covariation des traits phénotypiques à différents niveaux d'intégration : individu, population, espèce (Riska, 1989 ; Armbruster, 1991). En effet, les pressions sélectives sur certains caractères peuvent être révélées par l'analyse de la structure de corrélation des caractères phénotypiques quantitatifs (Mc Naughton, 1975 ; Venable & Burquez, 1990). Cependant, cette approche n'est utilisable que si les corrélations phénotypiques correspondent à des corrélations génétiques. Ces analyses demandent des travaux combinant les données sur la structure des populations, les forces sélectives et les contraintes de la structure génétique, c'est pourquoi elles sont difficiles à réaliser et sont relativement peu nombreuses (Van Tienderen, 1990).

Cette étude présente une analyse de la variation phénotypique des caractères de croissance de populations à la fois en milieux naturels et en conditions contrôlées ; elle a pour objet d'appréhender la différenciation des populations. Les plantes ont été cultivées dans des conditions homogènes (température, éclaircissement, humidité), ce qui permet de comparer la variation due à la différence génétique entre les différentes populations, en faisant abstraction du fait que certaines composantes des phénotypes des individus étudiés pourraient provenir d'effets maternels. En effet, ceux-ci sont généralement importants au stade de la germination, mais plus faibles dans les stades suivants (Roach & Wulff, 1987 ; Mazer, 1989).

Cette étude est réalisée sur *Helichrysum stoechas* (L.) Moench (*Asteraceae*) et *Helianthemum apenninum* (L.) Miller (*Cistaceae*). Ces deux espèces colonisent les milieux perturbés de la région méditerranéenne. On les trouve généralement dans des stations sèches, sur des sols squelettiques et sableux (dunes du littoral, sables dolomitiques, berges sableuses des cours d'eau et talus routiers), mais aussi dans des successions post-culturelles sur des sols argilo-sableux. Les espèces des milieux perturbés font l'objet de nombreuses recherches sur la variabilité (White, 1979) car les perturbations sont des agents de la sélection naturelle agissant sur l'évolution des stratégies adaptatives (Bazzaz, 1983 ; Sousa, 1984 ; Rice & Jain, 1985 ; Petraitis *et al.*, 1989).

Cette étude sur la variabilité de la croissance doit aussi fournir des informations utiles à la réussite d'une opération de revégétalisation et notamment

définir les localités et les conditions de collecte des graines. En effet, bien souvent la collecte des graines est très localisée dans l'espace (à l'échelle d'une station) tandis que les opérations de revégétalisation peuvent intervenir sur des zones bien plus grandes (à l'échelle d'une région ou d'un pays) et donc dans des contextes écologiquement différents.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

CHOIX ET PRÉSENTATION DES ESPÈCES ÉTUDIÉES

Le choix de *Helichrysum stoechas* et de *Helianthemum apenninum* est justifié par le fait (1) qu'il s'agit d'espèces typiques des milieux perturbés ou récemment remaniés et (2) qu'elles font partie d'une liste d'un programme de recherche sur la revégétalisation par semis, à partir d'espèces locales et sauvages. Ces dernières donnent de meilleurs résultats que les graminées à gazon habituellement utilisées (Schiechtl, 1980 ; Wilson, 1989 ; Pickart, 1988 ; Putwain & Gilham, 1990 ; Samuel, 1991).

Helichrysum stoechas est une chaméphyte à feuillage tomenteux, de 20-50 cm de hauteur. Les axes florifères, dressés, portent à leur extrémité des ensembles de petits capitules jaune doré, agrégés en corymbes. Les fleurs sont tubulées et les akènes présentent un pappus caduc (Tutin *et al.*, 1976). *Helianthemum apenninum* est également une chaméphyte de 30 cm de hauteur. Les axes florifères, terminés en cymes, portent des fleurs blanches (Raynaud, 1990 ; Tutin *et al.*, 1968).

ZONE D'ÉTUDE

La zone d'étude se situe en Languedoc, dans le sud de la France. Les plantes ont été échantillonnées dans 7 stations. Le tableau I présente la localisation précise et le type de végétation des différentes stations.

PARAMÈTRES MESURÉS EN CONDITIONS NATURELLES OU EN CONDITIONS EXPÉRIMENTALES

Dix paramètres ont été utilisés : les paramètres 1 à 5 ont été mesurés ou dégagés à partir de plantes issues de populations ayant poussé en milieu naturel et les paramètres 6 et 7 concernent la germination, en conditions expérimentales, des diaspores collectées en populations naturelles. Les paramètres 8 à 10 ont été obtenus à partir de plantes cultivées en conditions expérimentales.

Les paramètres sont les suivants :

1 - *le volume de la plante*, exprimé par le produit de la surface et de la hauteur. La surface est obtenue par le produit de deux diamètres mesurés perpendiculairement ; 2 - *le nombre d'axes inflorescentiels* ; 3 - *le nombre moyen de capitules par axe*, obtenu à partir d'un comptage sur dix axes par plante, pris au hasard, chez

TABLEAU I

Localisation et caractéristiques des différentes stations échantillonnées.

Stations	Localités	Altitude (m)	Habitat	Végétation (selon Braun-Blanquet, 1952)	Espèces et numéro de population échantillonnée
Carnon	43° 34' N, 4° 20' E	0	Sables du littoral, dune côtière, dépressions interdunaires	<i>Crucianelletum maritimae</i> , ord. <i>Ammophiletalia</i>	<i>Helichrysum stoechas</i> « 1 »
Marseillan	43° 20' N, 3° 34' E	0	Sables du littoral, dune côtière, dépressions interdunaires	<i>Crucianelletum maritimae</i> , ord. <i>Ammophiletalia</i>	<i>Helichrysum stoechas</i> « 2 »
Montarnaud	43° 38' N, 3° 44' E	150	Friche, vigne abandonnée	<i>Rosmarineto-Lithospermetum</i> , sous association <i>Ericetosum</i> , ord. <i>Rosmarinetalia</i>	<i>Helichrysum stoechas</i> « 3 »
Aniane	43° 41' N, 3° 36' E	250	Friche, talus routier	Chênaie à <i>Quercus ilex</i>	<i>Helichrysum stoechas</i> « 4 »
Les Camps	43° 49' N, 3° 49' E	150	Garrigue ouverte de chênes verts sur calcaire	<i>Brachypodietum ramosi</i> , ord. <i>Thero-Brachypodietalia</i>	<i>Helianthemum apenninum</i> « 1' »
Mourèze	43° 39' N, 3° 21' E	230	Garrigue ouverte sur sables dolomitiques	<i>Phleeto-Sedetum anopetalae</i> , s- ass. <i>Alkannetosum</i> , ord. <i>Thero-Brachypodietalia</i>	<i>Helichrysum stoechas</i> « 5 » <i>Helianthemum apenninum</i> « 2' »
Les Lavagnes	43° 45' N, 3° 30' E	500	Garrigue ouverte sur sables dolomitiques	<i>Phleeto-Sedetum anopetalae</i> , s- ass. <i>Alkannetosum</i> , ord. <i>Thero-Brachypodietalia</i>	<i>Helichrysum stoechas</i> « 6 » <i>Helianthemum apenninum</i> « 3' »
Larzac	44° 45' N, 3° 12' E	750	Pâturage	<i>Armerietum junceae</i> , ord. <i>Thero-Brachypodietalia</i>	<i>Helichrysum stoechas</i> « 7 » <i>Helianthemum apenninum</i> « 4' »

Helichrysum stoechas ; 3' - le nombre moyen de fleurs par axe, obtenu à partir d'un comptage sur dix axes par plante, pris au hasard, chez *Helianthemum apenninum* ; 4 - le nombre moyen d'akènes par capitule, obtenu à partir d'un comptage sur dix capitules par plante, pris au hasard, chez *Helichrysum stoechas* ; 4' - le nombre moyen de graines par fruit, obtenu à partir d'un comptage sur dix capsules par plante, prises au hasard, chez *Helianthemum apenninum* ; 5 - le poids des akènes ou des graines, obtenu à partir d'une seule pesée de 100 diaspores par plante ; 6 - le taux de germination, qui représente le nombre de germinations cumulées après 30 jours ; 7 - la réponse germinative médiane qui représente le temps nécessaire pour obtenir 50 % de germination ; 8 - le nombre total de feuilles des plantules ; 9 - le nombre de ramifications de celles-ci, ces décomptes étant effectués tous les mois pendant quatre mois et 10 - le coefficient de croissance, celui-ci étant calculé comme la pente exprimée par régression linéaire entre le nombre de feuilles (transformé en log) et le nombre de mois.

Pour toutes les populations, le taux de germination a été calculé à partir d'un échantillon de 100 graines. Les graines ont été placées dans des boîtes de Pétri, sur du papier filtre arrosé régulièrement, afin d'obtenir une humidité saturante de façon constante. Les boîtes ont ensuite été placées dans un incubateur à la température de 20 °C et à l'obscurité. L'intervalle de temps entre la récolte et la mise en germination est de 4 mois. Durant cet intervalle de temps, les graines ont été stockées à l'abri de la lumière et de l'humidité, à la température de 20 ± 2 °C.

La croissance a été mesurée sur des plantules dont les graines (ou les akènes) provenaient de 10 individus choisis au hasard parmi les 20 individus récoltés dans chacune des 7 stations. Les mesures de la croissance ont été effectuées sur 3 demi-frères issus de chacun des 10 pieds-mères. Les graines germées ont été transplantées sur un substrat composé de sable et de terreau, dans des pots en plastique (7 × 10 × 10 cm). Les pots ont ensuite été placés dans une chambre de culture (20 °C, éclairement 16 h/24 h, 2 500-2 700 lux, association d'un tube lumière rouge intercalé entre deux tubes de lumière blanc du jour). Tous les pots ont reçu une quantité approximativement équivalente d'eau tout au long de l'expérience.

ANALYSES STATISTIQUES

Les données concernant les mesures sur les plantes issues des populations naturelles ont été analysées à l'aide d'analyses de variance à un facteur à l'aide de la procédure GLM du logiciel SAS (1985). Les paramètres issus de l'étude de la croissance ont été analysés à l'aide de l'analyse de variance à 2 facteurs hiérarchiques. Le facteur famille, soit trois demi-frères par pied-mère, est hiérarchisé dans le facteur population ; les trois demi-frères étant considérés comme des répétitions. Les tests ont été effectués suivant un modèle mixte d'analyse de variance. Le facteur population est testé par rapport au facteur famille et le facteur famille par rapport à l'erreur. L'examen de la représentation graphique des résidus a suggéré d'effectuer une transformation par la racine carrée des variables « nombre de feuilles » et « nombre de ramifications » afin de stabiliser les variances (pour les rendre indépendantes des moyennes). Pour les deux espèces, les données mesurées en populations naturelles et de la germination (paramètres 1 à 7) ont fait l'objet d'une analyse discriminante à l'aide du logiciel PRAXIS (PRAXEME, 1995).

RÉSULTATS

CAS DE *HELICHRYSUM STOECHAS*

Matériel récolté en milieu naturel et étude de la germination

Le tableau II présente les résultats des mesures effectuées à partir d'échantillons récoltés dans les populations poussant en conditions naturelles. Chez *H. stoechas* toutes les variables mesurées présentent une différenciation inter-populationnelle significative. Cette différenciation inter-populationnelle n'est pas généralisée pour toutes les variables, c'est-à-dire que deux populations qui se différencient pour une variable ne se différencient pas forcément pour une autre.

Les tests de comparaison multiple de moyennes ont défini des groupes avec un certain degré de chevauchement. Seules les variables « réponse germinative médiane » et « nombre moyen de capitules par axe » montrent des groupes de populations bien différenciés. Les populations « 1 » et « 2 », de Carnon et de Marseillan, issues d'habitats très similaires, se différencient significativement par les variables « taux de germination » et « poids des akènes ». C'est le cas également des populations « 5 » et « 6 », de Mourèze et des Lavagnes.

La figure 1 donne la représentation graphique des individus sur les deux premiers axes de l'analyse discriminante effectuée sur les différentes populations d'*Helichrysum stoechas*. Les deux premiers axes contiennent 61 % de l'information totale (35 % sur l'axe 1 et 26 % sur l'axe 2). Cette figure montre que les populations « 1 » du littoral de Carnon et « 7 » du plateau du Larzac se différencient très nettement à la fois entre elles et des autres populations. La figure 1 montre aussi que, pour le même type d'habitat, les deux populations « 1 » et « 2 » du littoral, de Carnon et de Marseillan, sont assez bien différenciées l'une de l'autre, tandis que les populations « 5 » et « 6 » de garrigue, de Mourèze et des Lavagnes, ne le sont pas pour autant.

Matériel issu de cultures en conditions contrôlées

Le tableau III présente les résultats de l'analyse de variance à deux facteurs hiérarchiques sur les 3 paramètres mesurés lors de la croissance des plantes en milieu contrôlé. Pour *Helichrysum stoechas*, les différentes variables présentent une différenciation inter-populationnelle très significative ; les variables « nombre de feuilles » et « nombre de ramifications » traduisent en effet une différenciation significative entre les familles.

Le tableau IV présente les moyennes des différentes populations pour les trois variables étudiées. La population 1, du littoral dunaire de Carnon, se distingue de toutes les autres par une croissance très rapide. La population « 2 », du littoral de Marseillan, se distingue de la première par une croissance nettement moins rapide. Le nombre de feuilles au 6^{ème} mois peut varier d'un facteur 1 à 3 entre la population « 1 » du littoral de Carnon et la population « 7 » du Larzac.

CAS DE *HELIANTHEMUM APENNINUM*

Matériel récolté en milieu naturel et étude de la germination

Le tableau V présente les résultats des mesures effectuées à partir d'échantillons récoltés dans les populations poussant en conditions naturelles. Toutes les variables mesurées présentent une différenciation inter-populationnelle significative sauf la réponse germinative médiane.

TABLEAU II

Moyennes, intervalles de confiance ($P = 0,95$) des paramètres mesurés sur les populations naturelles d'*Helichrysum stoechas* et résultats de l'analyse de variance à un facteur.

(CME = carré moyen des écarts, *** : $p < 0,001$; ** : $p < 0,01$), les barres représentent les groupes dans lesquels les moyennes ne sont pas significativement différentes (test de Tukey, $\alpha = 0,05$), les numéros des populations sont indiqués entre parenthèses.

	Volume de la plante dm ³	Nombre d'axes inflorescentiels	Nombre moyen de capitules par axe	Nombre moyen d'akènes par capitule	Poids des akènes 10 ⁻⁶ g	Taux de germination pourcentage	Réponse germinative médiane (jours)
	70,8 ± 6,2 (1)	95,2 ± 45,1 (1)	18,0 ± 1,7 (1)	39,7 ± 3,2 (4)	82,9 ± 5,4 (1)	97,1 ± 1,6 (3)	4,3 ± 0,5 (2)
	70,2 ± 10,4 (4)	93,2 ± 30,5 (4)	16,7 ± 1,7 (4)	37,7 ± 1,7 (3)	69,1 ± 4,7 (5)	95,4 ± 2,3 (5)	3,9 ± 0,6 (6)
	61,5 ± 6,0 (3)	67,8 ± 28,0 (2)	15,7 ± 1,0 (2)	37,2 ± 2 (6)	68,8 ± 2,9 (7)	93,9 ± 3,8 (4)	3,9 ± 0,7 (5)
	43,2 ± 5,0 (5)	49,7 ± 13,6 (3)	12,7 ± 1,2 (5)	34,3 ± 1,9 (5)	65,8 ± 3,8 (3)	92,9 ± 3,3 (1)	2,9 ± 0,3 (4)
	36,0 ± 6,4 (2)	40,4 ± 10,5 (6)	12,3 ± 1,2 (3)	32,4 ± 1,2 (2)	64,6 ± 4,3 (4)	90,4 ± 6,8 (7)	2,7 ± 0,2 (7)
	24,9 ± 3,6 (7)	23,3 ± 6,2 (7)	12,2 ± 0,8 (6)	29,8 ± 1,7 (1)	63,7 ± 2,1 (2)	79,5 ± 4,7 (2)	2,6 ± 0,2 (1)
	24,2 ± 6,2 (6)	21,2 ± 5,2 (5)	6,4 ± 0,5 (7)	26,2 ± 1,6 (7)	58,0 ± 6,6 (6)	69,3 ± 13,1 (6)	2,4 ± 0,1 (3)
CME facteur	8 194	1,8 10 ⁴	296	460	1 187	2 068	11,4
CME erreur	185	2,55 10 ³	7	20	99	189	0,8
F (6,133)	44,17**	7,37***	39,66***	23,39***	11,98***	10,96***	14,54***

TABLEAU III

Résultats de l'ANOVA hiérarchique sur les paramètres mesurés lors de la croissance des plantules.

ddl : degré de liberté, CME : carré moyen des écarts, F : valeur du F statistique, *** : $P < 0,001$, ** : $P < 0,01$, * : $P < 0,05$; pop = population, nb = nombre.

	Source de la variation	<i>Helichrysum stoechas</i>			<i>Helianthemum apenninum</i>		
		ddl	CME	F	ddl	CME	F
Nb de feuilles au 6 ^e mois	Pop	6	127,20	38,51***	3	0,87	0,569
	Famille	63	3,31	1,89***	37	1,54	2,195***
	Erreur	138	1,75		72	0,72	
Nb de ramifications	Pop	6	4,162	8,736***	3	0,016	1,333
	Famille	63	0,477	2,118***	37	0,012	0,907
	Erreur	138	0,225		72	0,013	
Taux de croissance	Pop	6	0,396	12,014***	3	0,001	0,042
	Famille	63	0,033	1,246	37	0,016	1,77*
	Erreur	138	0,026		72	0,009	

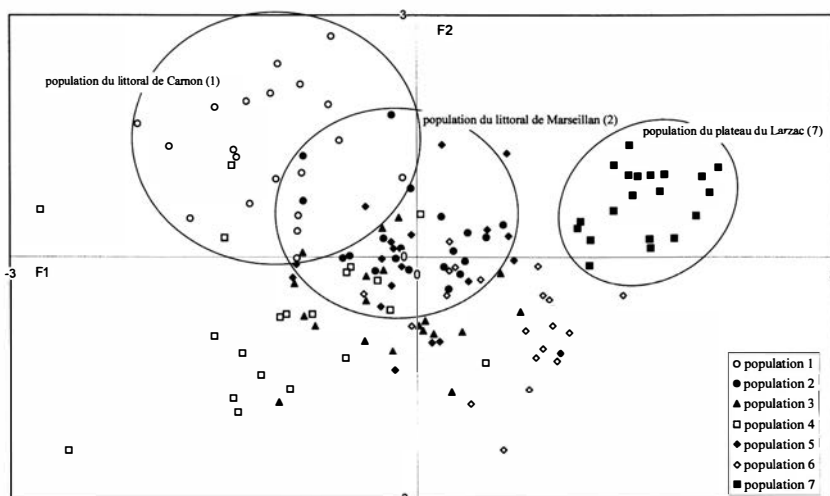


Figure 1. — Représentation graphique de l'analyse discriminante sur les populations de *Helichrysum stoechas*.

Comme chez *Helichrysum stoechas*, des populations issues d'habitats comparables (les populations « 2' » et « 3' », de Mourèze et des Lavagnes) sont différenciées entre elles par le « taux de germination », le « nombre moyen de

fleurs par axe » et le « nombre d'axes inflorescentiels ». Ces deux facteurs différencient très bien la population « 3' » des Lavagnes du reste des populations de *Helianthemum apenninum*.

La figure 2 donne la représentation graphique des individus sur les deux premiers axes de l'analyse discriminante effectuée sur les différentes populations de *Helianthemum apenninum*. Les deux premiers axes contiennent 88 % de l'information totale (53 % sur l'axe 1 et 35 % sur l'axe 2). Les populations « 1' » et « 2' » des pelouses pâturées des Camps et de Mourèze ne sont pas différenciées. Contrairement à *Helichrysum stoechas* où la population « 7 » du plateau du Larzac se différenciait nettement des autres, chez *Helianthemum apenninum* la population « 4' », échantillonnée au même endroit, se différencie moins bien des autres populations ; seule la population « 3' » des Lavagnes est nettement isolée des trois autres. Elle se différencie également de la population « 2' » de Mourèze, alors que leurs habitats sont comparables.

TABLEAU IV

Moyennes, intervalles de confiance (P = 0,95) des paramètres mesurés sur les plantules de Helichrysum stoechas.

Les barres représentent les groupes dans lesquels les moyennes ne sont pas significativement différentes (test de Tukey, $\alpha = 0,05$), les numéros des populations sont indiqués entre parenthèses.

Nombre de feuilles au 6 ^e mois	Nombre de ramifications	Taux de croissance
218 ± 26 (1)	13,9 ± 1,6 (1)	1,37 ± 0,07 (1)
140 ± 19 (6)	13,1 ± 1,5 (3)	1,22 ± 0,07 (5)
124 ± 13 (3)	10,6 ± 1,9 (4)	1,22 ± 0,05 (6)
104 ± 13 (5)	10,5 ± 1,6 (6)	1,21 ± 0,06 (3)
103 ± 14 (4)	9,7 ± 1,8 (5)	1,15 ± 0,06 (4)
95 ± 20 (2)	8,1 ± 1,1 (7)	1,13 ± 0,12 (2)
69 ± 8 (7)	7,8 ± 2,1 (2)	0,99 ± 0,09 (7)

Matériel issu de cultures en conditions contrôlées

Chez *Helianthemum apenninum*, les variables étudiées ne présentent jamais de différenciation entre les populations (Tab. III). La différenciation n'est significative qu'au niveau du facteur famille, pour les variables « nombre de feuilles » (au seuil de 1 %) et « taux de croissance » (au seuil de 5 %).

DISCUSSION

Cette étude montre que, chez *Helichrysum stoechas* et *Helianthemum apenninum*, la différenciation inter-populationnelle observée, aussi bien en milieu

TABLEAU V

Moyennes, intervalles de confiance ($P = 0,95$) de paramètres mesurés sur les populations naturelles d'*Helianthemum apenninum* et résultats de l'analyse de variance à un facteur.

(CME = carré moyen des écarts, *** : $p < 0,001$; ns : $p > 0,05$), les barres représentent les groupes dans lesquels les moyennes ne sont pas significativement différentes (test de Tukey, $\alpha = 0,05$) ; les numéros des populations sont indiqués entre parenthèses.

	Volume de la plante dm ³	Nombre d'axes inflorescentiels	Nombre moyen de fleurs par axe	Nombre moyen de graines par fruit	Poids des graines 10 ⁻⁴ g	Taux de germination pourcentage	Réponse germinative médiane (jours)
	11,9 ± 6,2 (2')	62,15 ± 18,1 (3')	10,1 ± 1,2 (3')	12,8 ± 2,0 (4')	8,2 ± 0,4 (1')	30,0 ± 9,4 (2')	8,4 ± 2,5 (1')
	11,0 ± 3,5 (3')	24,7 ± 7,5 (2')	5,3 ± 0,8 (2')	8,3 ± 1,2 (1')	8,0 ± 0,6 (4')	12,4 ± 5,1 (3')	7,7 ± 1,7 (2')
	2,8 ± 1,1 (1')	12,7 ± 2,7 (4')	4,6 ± 0,4 (4')	7,8 ± 0,4 (2')	7,1 ± 0,3 (2')	10,6 ± 4,9 (1')	6,7 ± 2,5 (3')
	1,3 ± 0,4 (4')	9,5 ± 2,2 (1')	4,5 ± 0,5 (1')	6,6 ± 1,1 (3')	6,3 ± 0,4 (3')	6,1 ± 4,0 (4')	6,6 ± 2,3 (4')
CME facteur	603	1,17 10 ⁴	146	145	0,166	2 206	15,2
CME erreur	56	429	2,9	9	0,009	185,9	22,4
F (3,76)	10,71***	27,24***	50,13***	15,86***	16,88***	11,89***	0,68^{ns}

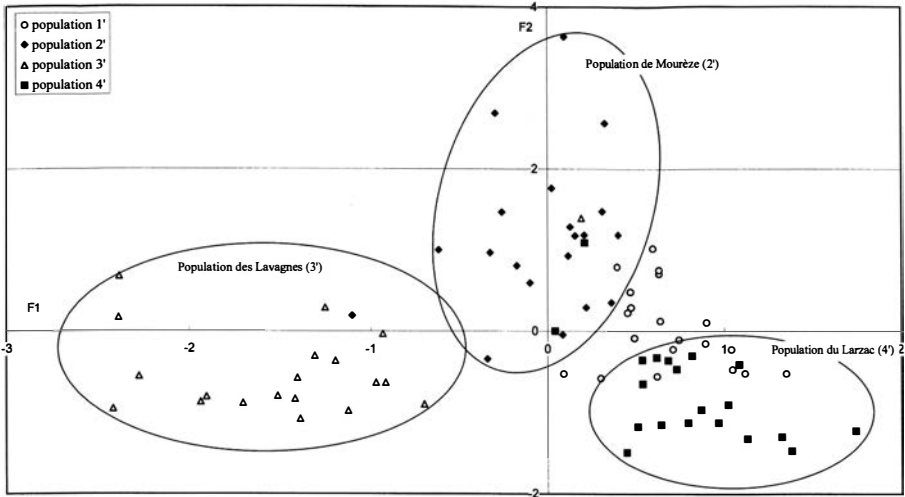


Figure 2. — Représentation graphique de l'analyse discriminante sur les populations de *Helianthemum apenninum*.

naturel qu'en conditions contrôlées, est l'expression d'une différenciation entre les populations. Toutefois l'étude de la croissance en milieu contrôlé, chez *Helianthemum apenninum*, ne montre pas de différences très significatives entre les populations, contrairement à l'autre espèce.

L'examen des résultats des analyses montre une structuration inter-populations chez les deux espèces. Cependant *Helianthemum apenninum* montre une plus forte liaison entre les populations au niveau des caractères choisis, due à une plus forte différenciation intra-population. La population des Lavagnes est celle qui se différencie le plus des trois autres populations, grâce à sa plus forte production de fleurs et de graines. En fait, cette population occupe un milieu récemment perturbé par des incendies. L'installation récente de cette espèce favoriserait plus la reproduction et la dispersion, conformément à certains modèles de plantes pionnières (Behassen, 1989 ; Olivieri *et al.*, 1990).

Les expérimentations telles qu'elles ont été menées sur ces deux espèces permettent difficilement de rattacher la structuration phénotypique à une structuration génétique. Néanmoins l'analyse de la croissance en conditions contrôlées et homogènes peut révéler une différenciation génétique, sous l'hypothèse, bien entendu, que les effets maternels sur la croissance soient négligeables. Ces derniers sont plus faibles dans les stades postgerminatifs suivants (Roach & Wulff, 1987 ; Mazer, 1989).

Chez *Helichrysum stoechas*, les deux populations de Carnon et du Larzac, qui sont les plus éloignées géographiquement, présentent des différenciations très nettes par rapport aux autres populations : croissance rapide pour la population du littoral et lente pour celle du plateau du Larzac. Pour une plantule de milieu instable tel le littoral, la croissance végétative est soumise à une forte sélection et présente donc l'une des composantes majeures de la variabilité et notamment de la diversité des formes de développement (Venable & Burquez, 1989 ; Geber,

1990). Dans ce contexte, une croissance plus rapide peut être interprétée comme une adaptation à l'ensablement, plus important sur les dunes du littoral.

L'analyse des traits phénotypiques semble montrer une variation clinale au niveau de la vigueur végétative et reproductive entre les populations du littoral et du Larzac : les plus grandes plantes, ayant les plus grandes inflorescences, sont situées près du littoral, par contre les plantes les plus petites, ayant les plus petites inflorescences, sont situées sur le plateau du Larzac. À ce propos, les 13 variétés mentionnées dans la flore de France de Rouy (1903), illustrent bien cette importante variation clinale entre les populations. Cette dernière s'inscrit dans les modèles classiques de différenciation et de spéciation chez les plantes vasculaires (Endler, 1977).

Si on considère la totalité des caractères étudiés, aussi bien en milieu naturel qu'en milieu contrôlé, on notera l'originalité de la population du Larzac, vraisemblablement due à un isolement en milieu montagnard et à une rupture consécutive de flux géniques (Slatkin & Wade, 1978 ; Slatkin, 1987). Cette analyse montre aussi une forte similitude entre les deux populations de la garrigue sur sol dolomitique, ce qui tend à montrer l'importance de la composante environnementale dans le déterminisme génétique des caractères chez *Helichrysum stoechas*.

Cependant, les deux populations du littoral dunaire, de Carnon et de Marseillan, divergent aussi bien par les caractères mesurés en populations naturelles que par ceux mesurés en conditions contrôlées. Dans ces conditions, il est difficile de relier les conditions écologiques des stations à la différenciation entre ces populations. Chez cette même espèce, il a été montré que les caractères de la germination pouvaient être très différents entre deux populations issues d'habitats similaires (Martin *et al.*, 1995). Par ailleurs, *Helichrysum stoechas* n'étant pas une espèce spécifique de ce milieu, il est possible qu'elle ait colonisé le littoral sableux à partir de populations différentes. Dans la mesure où la structuration phénotypique traduit une structuration génétique, on peut penser que les deux stations du littoral ont été colonisées indépendamment (et récemment) par des populations distinctes.

Chez *Helianthemum apenninum*, les résultats ont également montré une différenciation entre les populations naturelles. Il y a des différences significatives entre les populations « 2' » et « 3' » qui sont sur des milieux identiques (sables dolomitiques) alors qu'il n'y avait pas de différenciation entre les deux populations de *Helichrysum stoechas* échantillonnées dans les mêmes stations. Mais en culture dans les conditions homogènes et contrôlées, la différenciation entre les populations de *Helianthemum apenninum* est inférieure à la différence intra- et interfamille. Ces résultats ne permettent donc pas de faire l'hypothèse d'une différenciation génétique entre ces populations.

Chez les deux espèces, des populations occupant des milieux similaires (dunes du littoral pour *Helichrysum stoechas* et sables dolomitiques pour *Helianthemum apenninum*) sont différenciées pour un certain nombre de caractères étudiés. Chez *Helichrysum stoechas*, la différenciation entre les populations s'observe à la fois en conditions naturelles et en conditions contrôlées. Dans ce cas on ne peut pas parler de différenciation écotypique, mais plutôt de différenciation génétique liée à un effet de fondation. Bien qu'il ne s'agisse pas de différenciation écotypique, les plantes issues de ces deux populations ont des caractéristiques de croissance différentes. Or, les caractéristiques de croissance des plantes sont des paramètres importants pour la revégétalisation au même titre que la qualité « écotypique » des semences utilisées.

APPLICATIONS ET CONCLUSION

Cette étude réalisée à partir d'un échantillonnage effectué dans une aire géographique réduite mais associant des données obtenues en populations naturelles à des données obtenues en conditions contrôlées, ne permet pas, pour *Helianthemum apenninum*, de faire l'hypothèse d'une différenciation génétique entre les populations. Au contraire, les résultats ont montré, pour *Helichrysum stoechas* une différenciation importante des populations qui permet de faire l'hypothèse d'une différenciation génétique touchant les paramètres de croissance. Or cette espèce est largement répandue au delà de la région méditerranéenne ; la différenciation entre les populations doit être plus importante encore à l'échelle de l'aire de répartition globale. De plus, deux populations issues de milieux identiques sont différenciées par notre analyse. Ainsi, il ne paraît pas évident d'organiser une collecte de semences pour la revégétalisation en fonction du milieu ni même en fonction de la provenance géographique. En effet, nous avons montré que les populations du Larzac étaient différenciées chez les deux espèces. Or, le Larzac est un plateau de moyenne montagne largement soumis à l'influence climatique méditerranéenne comme toutes les autres stations étudiées.

Ces résultats ne peuvent pas préjuger de l'échec d'une opération de revégétalisation qui ne tiendrait pas compte des différences entre les populations. Cependant, le risque devient important à partir du moment où l'on collecte des graines de pieds-mères sauvages et où on les multiplie pour obtenir les quantités suffisantes pour la revégétalisation.

En théorie, il faudrait donc effectuer des récoltes de semence en tenant compte de l'origine géographique afin de conserver une adéquation entre l'origine des semences utilisées et les conditions environnementales du site à réhabiliter. Ainsi, pour tenir compte de la différenciation des populations d'origine, il faudrait récolter des semences sur plusieurs sites d'une région afin de garder le maximum de diversité génétique et rendre efficace les opérations de revégétalisation. Ensuite, pour optimiser la réussite de ces opérations en minimisant la mortalité, les producteurs de graines pourront toujours envisager des démarches de sélection comme pour les plantes cultivées.

RÉFÉRENCES

- ANTONOVICS, J. & PRIMACK, R.B. (1982). — Experimental ecological genetics in *Plantago* VI. The demography of seedling transplants of *P. lanceolata*. *Journal of Ecology*, 70 : 55-75.
- ARMBRUSTER, W.S. (1991). — Multilevel analysis of morphometric data from natural plant populations : insights into ontogenetic, genetic and selective correlations in *Dalechampia scandens*. *Evolution*, 45 : 1229-1244.
- BAZZAZ, F.A. (1983). — Characteristics of population in relation to disturbance in natural and man-modified ecosystems. Pp. 259-277, in : H.A. Moony and M. Godron (eds). *Disturbance and Ecosystems*. Springer Verlag, Berlin and New York.
- BEHASSEN, E. (1989). — *Étude évolutive du système reproductif de Thymus vulgaris L. : analyse écologique, génétique et moléculaire de la stérilité mâle*. Thèse de doctorat, USTL, Montpellier, 198 p.
- BRADSHAW, A.D. (1965). — Evolutionary significance of phenotype plasticity in plants. *Advances in Genetics*, 13 : 115-155.
- BRADSHAW, A.D. (1984). — Ecological significance of genetic variation between populations. Pp. 213-228, in : R. Dirzo & J. Sarakhán (eds). *Perspectives on Plant Population Ecology*. Sinauer Associates, Sunderland, USA (Ma.).

- BRIGGS, D. & WALTERS, S.M. (1984). — *Plant variation and evolution*. Cambridge University Press, Cambridge, 412 p.
- CRONQUIST, A. (1988). — *The evolutionary classification of flowering plants*. New York, 1261 p.
- DAVIS, P.H. & HEYWOOD, V.H. (1963). — *Principles of Angiosperm Taxonomy*. Oliver and Boyd, Edinburgh, 556 p.
- ENDLER, J.A. (1977). — *Geographic variation, speciation and clines*. Princeton University Press, Princeton, 246 p.
- FAVARGER, C. (1967). — Cytologie et distribution des plantes. *Biological Review*, 42 : 163-206.
- GEBER, M.A. (1990). — The cost of meristem limitation in *Polygonum arenastrum* : negative genetic correlations between fecundity and growth. *Evolution*, 44 : 799-819.
- HENNING, W. (1966). — Phylogenetic systematics. *Heredity*, 3 : 211-350.
- MARTIN, A., GRZESKOWIAK, V. & PUECH, S. (1995). — Germination in disturbed mediterranean environments. *Acta Oecologica*, 16 : 479-490.
- MAZER, S.J. (1989). — Family mean correlations among fitness components in wild radish : controlling for maternal effects on seed weight. *Can. J. Bot.*, 67 : 1890-1902.
- MC NAUGHTON, S.J. (1975). — r and K selection in *Typha*. *Am. Nat.*, 109 : 251-261.
- OLIVIERI, I., COUVET, D. & GOUYON, P.H. (1990). — The genetics of transient populations : research at the metapopulation level. *Tree*, 5 : 207-210.
- PETRAITIS, P.S., LATHAM, R.E. & NIESENBAUM, R.A. (1989). — The maintenance of species diversity by disturbance. *The Quarterly Review of Biology*, 64 : 393-418.
- PICKART, A.J. (1988). — Dune revegetation at Buhne Point, King Salomon, California. Pp. 38-49, in : J.J. Berger (ed.). *Environnemental restoration, science and strategies for restoring the earth*. Island Press, Washington D.C.
- PRAXEME R. & D. (1995). — *PRAXIS, Logiciel d'analyse statistiques multidimensionnelles à 1 et 2 tableaux*, PRAXEME R & D, Montpellier.
- PUTWAIN, P.D. & GILLHAM, D.A. (1990). — The significance of the dormant viable seed bank in the restoration of heathlands. *Biological Conservation*, 52 : 1-16.
- RICE, K. & JAIN, S. (1985). — Plant population genetics and evolution in disturbed environments. Pp. 287-303, in : S.T.A. Pickett & P.S. White (Eds). *The Ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, London.
- RISKA, B. (1989). — Composite traits, selection response and evolution. *Evolution*, 43 : 1172-1191.
- ROACH, D.A. & WULFF, R.D. (1987). — Maternal effect in plants. *Annual Review of Systematics and Ecology*, 18 : 209-235.
- ROUY, G. (1903). — *Flore de France*. Tome 8, Soc. Sc. Nat. Charente Inférieure, La Rochelle, 406 p.
- SAMUEL, P. (1991). — Revegetation of reclaimed land. In M.C. Davies (ed.). *Land reclamation, an end to dereliction*. Elsevier, London, New York.
- SAS Institute Inc. (1987). — *SAS/STAT Guide for Personal Computers, version 6*. SAS Institute Incorporated, Cary, NC, USA.
- SCHIECHTL, H.M. (1980). — *Bioengineering for land reclamation and conservation*. University of Alberta Press, 404 p.
- SCHMID, B. (1985). — Clonal growth in grassland perennials, III. Genetic variation and plasticity between and within populations of *Bellis perennis* and *Prunella vulgaris*. *Journal of Ecology*, 73 : 819-830.
- SCHMID, B. (1992). — Phenotypic variation in plants. *Evolutionary Trends in Plants*, 6 : 45-59.
- SLATKIN, M.K. (1987). — Gene flow and the geographic structure of natural populations. *Science*, 236 : 787-792.
- SLATKIN, M.K. & WADE, M.J. (1978). — Group selection on a quantitative character. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 75 : 3531-3534.
- SOUSA, W.P. (1984). — The role of disturbance in natural communities. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 15 : 353-391.
- SPORNE, K.R. (1980). — A reinvestigation of character correlations among dicotyledons. *New Phytologist*, 85 : 419-449.
- STEBBINS, G.L. (1977). — *Flowering plants above the species level*. Belknap Press, Harvard University Press, Cambridge, 397 p.
- STEBBINS, G.L. (1980). — Polyploidy in plants : unsolved problems and prospects. Pp. 495-520, in : W.H. Lewis (ed.). *Polyploidy, biological relevance*. Plenum Press, New York.
- THOMPSON, J.D., MC NEILLY, T. & GRAY, A.J. (1991). — Population variation in *Spartina anglica* C.E. Hubbard II. Reciprocal transplants among three successional populations. *New Phytologist*, 117 : 129-139.
- TURESSON, G. (1922a). — The genotypical response of plant species to the habitat. *Hereditas*, 3 : 211-350.
- TURESSON, G. (1922b). — The species and variety as ecological units. *Hereditas*, 3 : 100-113.

- TURESSON, G. (1925). — The plant species in relation to habitat and climate. *Hereditas*, 6 : 147- 236.
- TUTIN, T.G., HEYWOOD, V.H., BURGESS, N.A., MOORE, D.M., VALENTINE, D.H., WALTERS, S.M. & WEBB, D.A. (1968). — *Flora Europea*, 2, *Rosaceae to Umbelliferae*. Cambridge University Press.
- TUTIN, T.G., HEYWOOD, V.H., BURGESS, N.A., MOORE, D.M., VALENTINE, D.H., WALTERS, S.M. & WEBB, D.A. (1976). — *Flora Europea*, 4, *Plantaginaceae to Compositae (and Rubiaceae)*. Cambridge University Press.
- VAN TIENDEREN, P.H. & VAN DER TOORN, J. (1991). — Genetic differentiation between populations of *Plantago lanceolata*. II. Phenotypic selection in a transplant experiment in three contrasting habitats. *Ecology*, 79 : 43-59.
- VAN TIENDEREN, P.H. (1990). — Morphological variation in *Plantago lanceolata* : limits of plasticity. *Evolutionary Trends in Plants*, 4 : 35-43.
- VENABLE, D.L. & BURQUEZ, A. (1989). — Quantitative genetics of size, shape, life-history, and fruit characteristics of the seed-heteromorphic composite *Heterosperma pinnatum*. I. Variation within and among populations. *Evolution*, 43, 113-124.
- WILSON, S.D. (1987). — The suppression of native prairie by alien species introduced for revegetation. *Land Urban Planning*, 17 : 113-119.
- WHITE, P.S. (1979). — Pattern, process and natural disturbance in vegetation. *Botanical Review*, 45 : 229-299.