



**HAL**  
open science

## Sur l'organisation biochimique es phytocénoses en milieu dulçaquicole médio- européen

Philippe Lebreton, Christiane Gallet

### ► To cite this version:

Philippe Lebreton, Christiane Gallet. Sur l'organisation biochimique es phytocénoses en milieu  
dulçaquicole médio- européen. Revue d'Écologie, 2001, 56 (2), pp.101-117. hal-03530010

**HAL Id: hal-03530010**

**<https://hal.science/hal-03530010v1>**

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 L'ORGANISATION BIOCHIMIQUE DES PHYTOCÉNOSES EN MILIEU DULÇAQUICOLE MÉDIO-EUROPEÛEN

Philippe LEBRETON<sup>1</sup> & Christiane GALLET<sup>2</sup>

## SUMMARY

In an overall study of the biochemical organization of phytocenoses, an analysis of the organic components (carbohydrates, tanins, lignin) and mineral components (biogenic metals and metalloids) of 36 land and aquatic vegetal species was conducted in the Dombes (Ain, France), a region of fresh-water ponds in the deciduous biome. The multivariate analysis of the phytochemical data collected showed a tripolar organization based on phenolic pool / mineral pool opposition (land plants *versus* aquatic plants) and cellulose / lignin opposition (emerging aquatic plants *versus* floating plants).

Although links were detected between the biochemical profiles of the plants and phytosociological divisions or land-encroachment process, the discussion of the results is complicated by the fact that most of the land plants considered are lignous dicotyledons whereas the emerging aquatic species are primarily herbaceous monocotyledons. However, it may be stated that the parietal macromolecules of the floating species (dicotyledons or monocotyledons) are more dependent upon the environment than on the systematics and that lignin dominates cellulose in all the species, as for land plants.

As far as the mineral components are concerned, the aquatic plants generally show more abundant minerals than species on the land (1.5 to 2 fold difference). Potassium content is generally 2.9 % in floating aquatic plants compared with 2.2 % in emerging plants and only 1.2 % in land plants. This element is therefore considerably concentrated with respect to the ambient water (by a factor of more than 1000) whereas calcium is only weakly concentrated (by a factor of less than 100). Floating plants contain more biogenic metalloids than both emerging aquatic species and land species: 3.7 % compared with  $2.4 \pm 0.4$  % for nitrogen, 0.46 ‰ compared to 0.24 ‰ for phosphorus.

These results confirm the presence of a biochemical organization of plant communities based on phenols, parietal macromolecules and biogenic elements. However, since the fresh-water medium studied is highly heterogeneous (from floating aquatic associations to meso-hydrophylic climacic oak forest), each of the three sub-groups needs to be taken into consideration to gain a full understanding of this plant community. A discussion is initiated to extend these observations and confirm the existence of a phytochemical organization of phytocenoses, in relation with the notion of "phytochemical tactics" and the allocation of trophic resources.

## RÉSUMÉ

Dans le cadre d'une étude de l'organisation biochimique des phytocénoses, une analyse des constituants organiques (glucides, tanins, lignine) et minéraux (métaux et métalloïdes

---

<sup>1</sup> Laboratoire de Biochimie Végétale, Université Claude Bernard, Lyon-1, F-69622 Villeurbanne cedex ; Fax : 33 (0)4 78 55 36 66.

<sup>2</sup> Laboratoire de Dynamique des Écosystèmes d'Altitude, Université de Savoie, F-73376 Le Bourget-du-Lac cedex. Tél : 33 (0)4 79 75 86 01 ; Fax : 33 (0)4 79 75 88 80 ; Courrier électronique : gallet@univ-savoie.fr

biogènes) a été conduite sur 36 espèces végétales terrestres et aquatiques de la Dombes (Ain, France), région d'étangs d'eau douce relevant du biome caducifolié. L'analyse multivariable de ces données phytochimiques révèle une organisation tripolaire du peuplement, basée sur l'opposition pool phénolique / pool minéral (plantes terrestres *versus* plantes aquatiques) d'une part, cellulose / lignine (plantes aquatiques émergées *versus* plantes flottantes) d'autre part.

Des recouvrements sont observés entre profils biochimiques et sectionnement phytosociologique ou processus d'atterrissement. Mais la discussion des résultats se complique du fait que la plupart des végétaux terrestres présents sont des dicotylédones ligneuses, alors que les espèces aquatiques émergées sont majoritairement des monocotylédones herbacées. Cependant, chez les espèces flottantes (dicotylédones ou monocotylédones), les macromolécules pariétales dépendent plus de l'écologie que de la systématique : quelle que soit l'espèce, la lignine l'emporte sur la cellulose, comme chez les plantes terrestres.

En ce qui concerne les constituants minéraux, les végétaux aquatiques se montrent généralement plus riches (de 1,5 à 2 fois) que les végétaux terrestres. La teneur en potassium atteint en moyenne 2,9 % chez les végétaux aquatiques flottants, contre 2,2 % chez les végétaux aquatiques émergés et seulement 1,2 % chez les végétaux terrestres ; cet élément est considérablement enrichi par rapport à l'eau ambiante (d'un facteur supérieur à 1 000), alors que le calcium ne l'est que faiblement (d'un facteur inférieur à 100). Pour les métalloïdes biogènes, les espèces aquatiques flottantes sont plus riches que les espèces émergées et que les espèces terrestres : 3,7 % contre 2,4 ± 0,4 % pour l'azote ; 0,46 ‰ contre 0,24 ‰ pour le phosphore.

Ces résultats confirment l'existence d'une organisation biochimique des communautés végétales basée sur les phénols, les macromolécules pariétales et les éléments biogènes ; mais l'hétérogénéité du milieu dulçaquicole étudié (des associations flottantes à la chênaie méso-hygrophile climacique) amène à considérer pour lui-même chacun des trois sous-ensembles ainsi délimités. Une discussion est amorcée, permettant de généraliser ces constats en confirmant l'existence d'une organisation phytochimique des communautés végétales, en relation avec les notions de « tactiques phytochimiques » et d'allocation des ressources trophiques.

## INTRODUCTION

L'analyse de deux phytocénoses exprimées en milieu climatiquement contraignant (lande subalpine : Gallet & Lebreton, 1989 ; matorral méditerranéen : Lebreton *et al.*, 1997) a mis en évidence une organisation biochimique des peuplements végétaux : au premier chef, une bipolarité lignine / éléments biogènes (dont l'azote) est observée ; au second ordre, un pool glucidique s'oppose aux composés phénoliques (dont les tanins).

TABLEAU I

*Organisation biochimique de deux phytocénoses ligneuses sempervirentes.*

Phytocénose	Axe 1 d'une ACP	Axe 2 d'une ACP
Landes subalpines	Lignine et C/N vs Minéraux (dont N)	Glucides vs Phénols
Matorral méditerranéen	Lignine et C/N (+ Phénols) vs Minéraux (dont N)	Glucides vs P/Ca (et Phénols totaux)

De tels résultats témoignent de l'existence d'aiguillages métaboliques et/ou énergétiques, systématiquement déterminés (plantes ligneuses vs herbacées) bien que modulables au second degré par les conditions ambiantes (lumière, substrat ; voir Barbéro *et al.*, 1991) ; ils donnent également un fondement au constat de « tactiques phytochimiques de dissuasion des herbivores » (Lebreton, 1982a), basé sur la dualité tanins vs micromolécules azotées (dont les alcaloïdes). Afin d'éprouver la validité et la généralité du modèle phytochimique ainsi constitué, une nouvelle étude a porté sur une phytocénose peu contrainte en période active, constituée par la série de végétation conduisant, en milieu médio-européen d'eau douce, des espèces aquatiques flottantes à la chênaie climacique. Corrélativement, et contrairement aux deux cas précédemment étudiés, cette communauté végétale comprend une majorité d'espèces herbacées et / ou caducifoliées. Le tableau II résume l'ensemble des paramètres et caractères des trois phytocénoses comparées.

TABLEAU II

*Comparaison écologique et biologique de trois phytocénoses étudiées pour leur composition biochimique foliaire.*

		Lande subalpine	Matorral méditerranéen	Hydroxérosère médio-européenne
Paramètres écologiques	<i>Température</i>	Limitante par défaut	Limitante par excès	Peu limitante
	<i>Humidité</i>	Peu limitante	Limitante par défaut	Peu limitante (ou par excès)
Caractères biologiques	<i>Sempervirence</i>	Majoritaire	Majoritaire	Minoritaire
	<i>Lignosité</i>	Dominante	Dominante	Moyenne

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

### PARTIE BOTANIQUE

#### *Milieu d'étude*

Situé peu au nord-est de Lyon, à quelque 300 mètres d'altitude, le plateau argilo-glaciaire de la Dombes, riche en étangs de pisciculture semi-naturels, peut être regardé comme représentatif des écosystèmes d'eau douce d'Europe occidentale moyenne (Lebreton *et al.*, 1991). On connaît bien les jalons phytosociologiques de l'hydroxérosère conduisant de la potamaie, formation pionnière, à la chênaie à bouleau, climacique (Reynaud-Beauverie, 1935 ; Lebreton, 1982b) :

— associations flottantes : *Potamogeto-Ranunculetum* et *Trapo-Nymphoidetum* ;

- phragmitaie prise au sens large : *Scirpeto-Phragmitetum* ;
- groupement intermédiaire à *Sparganium*, *Alisma*, *Sagittaria* ;
- jonchaie, formation herbacée d'atterrissement : *Juncus effusus*, *Ranunculus flammula*, *Eleocharis palustris*, etc. ;
- saulaie, formation ligneuse d'atterrissement à *Salix* sp. pl. ;
- groupement boisé hygrophile : *Alneto-Fraxinetum* ;
- chênaie climacique méso-hygrophile : *Querceto-Betuletum*.

Un schéma simplifié peut être présenté, qui ordonne les relations dynamiques de ces divers groupements ou formations végétales, de la potamaie à la chênaie (Fig. 1).

#### ÉCHANTILLONNAGE BOTANIQUE

L'étude porte sur 36 espèces (32 genres, 25 familles), dont 14 Monocotylédones (toutes herbacées) et 22 Dicotylédones (dont 8 ligneuses), récoltées en belle saison (juin-juillet) ; la plupart des espèces sont annuelles ou caducifoliées.

#### ANALYSES BIOCHIMIQUES

Tous les résultats sont exprimés par rapport au « poids sec apparent » (= teneur en eau résiduelle à l'ambiante :  $7 \pm 1$  %) des feuilles (et tiges photosynthétisantes : *Juncus*, *Scirpus*, etc.) 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 (= ADF - Lignine Van Soest *sensu*) par le Laboratoire d'Analyses Végétales INRA de Villenave d'Ornon (Gironde).

##### Composés phénoliques :

Les phénols totaux ont été dosés colorimétriquement par la méthode de Folin et exprimés comme acide gallique. Le pouvoir tannant a été mesuré colorimétriquement par la méthode à l'hémoglobine de Bate-Smith modifiée par Porter & Woodruffe (1984) et exprimé sur une échelle graduée de 0 à 4. Les proanthocyanidines totales ont été dosées colorimétriquement après traitement chlorhydrique 2 N à chaud ; la proportion de prodelphinidine a été déterminée par CLHP. La détection chromatographique (CP, CLHP) de la myricétine, de la (pro)delphinidine et de l'acide ellagique a conduit à l'indice de phényl-trihydroxylation, gradué de 0 à 3. La lignine a été déterminée par gravimétrie, après processus extractifs (lignine dite sulfurique), par le Laboratoire d'Analyses Végétales INRA de Villenave d'Ornon (cf. cellulose).

#### *Substances minérales*

##### Métalloïdes :

Le carbone et l'azote ont été dosés par le Centre de Microanalyse élémentaire CNRS de Solaize (F, Rhône), le premier par combustion sous O<sub>2</sub> à 850 °C suivie

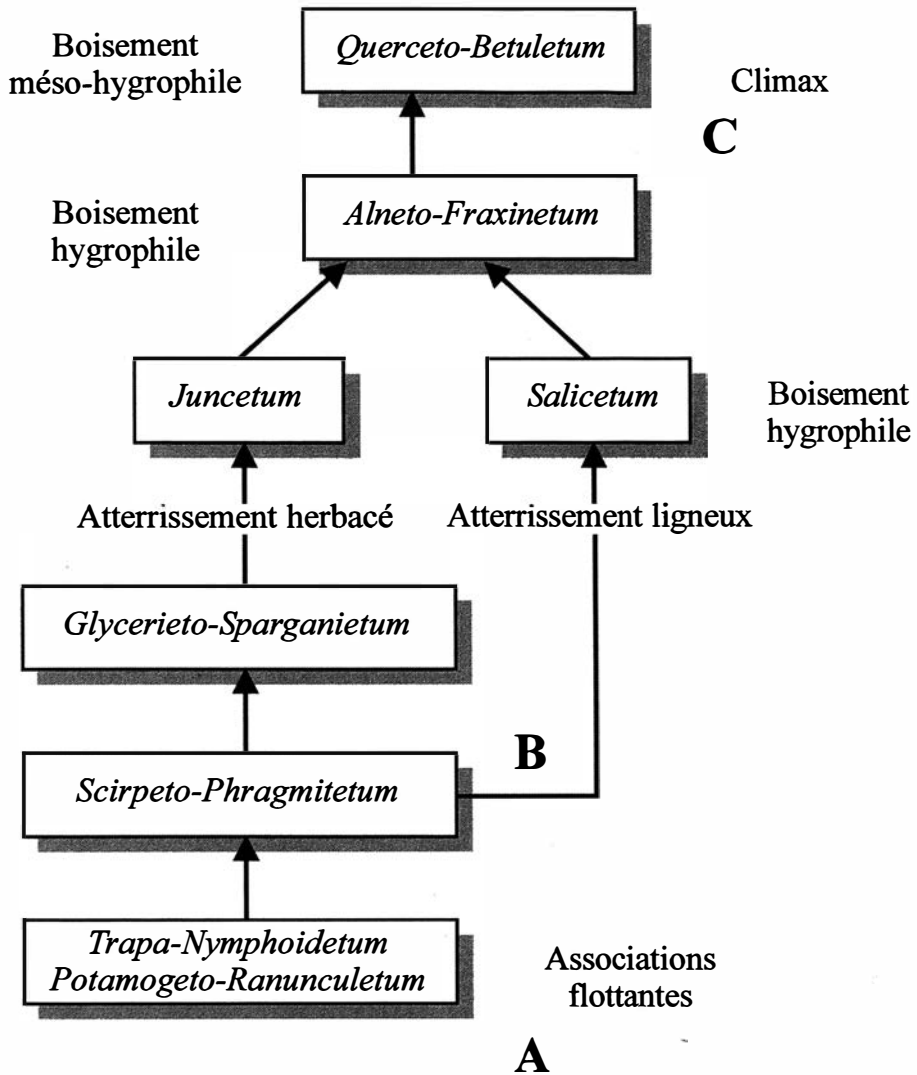


Figure 1. — Schéma relationnel des principaux groupements végétaux au sein de l'hydro-xérosère dombiste.

de détection IR du  $\text{CO}_2$  formé, le second par combustion sous  $\text{He}/\text{O}_2$  puis réduction suivie de catharométrie de l'azote obtenu. Le phosphore a été déterminé par spectrométrie d'émission de plasma ICP après minéralisation nitro-perchlorique.

Métaux :

Outre les cendres (gravimétrie), le potassium, le calcium et le magnésium ont été dosés comme le phosphore ci-dessus (CNRS, Solaize).

## TRAITEMENT DE DONNÉES

Les 15 paramètres biochimiques obtenus pour les 36 espèces ont permis le calcul d'autres paramètres « indirects » présentant un intérêt physiologique ou écologique : rapport C/N, rapport P/Ca, rapport K/(Ca + Mg), d'où la sélection de 17 variables actives auxquelles s'ajoutent d'autres variables biochimiques ou écologiques traitées en « variables supplémentaires » (voir ci-dessous), telles que « Cell. + Lign. » (cellulose + lignine), Glucides totaux (sucres solubles + cellulose), ainsi que Sclérophyllie (échelle empirique graduée de 0 à 3), Sempervirence et Systématique (Monocotylédones vs Dicotylédones).

La matrice de données 36 lignes (= espèces végétales) × (17 + 6) colonnes (= caractères biochimiques ou biologiques) a été soumise à traitement statistique (corrélations linéaires, test de Student) et analyse multivariante (Analyse en Composantes Principales, ACP normée, logiciel Statitcf).

## RÉSULTATS ET DISCUSSION

Les tableaux IIIa,b,c rassemblent les données phytochimiques, directes ou dérivées.

### ORGANISATION GÉNÉRALE

Une analyse multivariante (Analyse en Composantes Principales normée) conduite sur l'ensemble des individus, sans distinction écologique ou systématique, et sur la plupart (17) des variables, laisse apparaître une première dichotomie essentiellement fondée sur une opposition entre *pool phénolique* (dont les tanins) et *pool minéral* (métaux : azote, phosphore, et métaux : potassium et cendres) (Fig. 2a). Sur le même axe, les espèces balancent entre *dicotylédones ligneuses* (et terrestres) et plantes aquatiques *herbacées*, en majorité *monocotylédones* (Fig. 2b). Mais le second axe, s'il n'intéresse plus les dicotylédones terrestres, départage très nettement les espèces aquatiques, sur la base d'une nette opposition lignine / cellulose : les espèces émergées (hélrophytes), majoritairement monocotylédones, sont riches en cellulose et pauvres en lignine, les espèces flottantes (partagées entre mono- et dicotylédones) présentant le profil inverse.

Les divers paramètres phénoliques (actifs sur le premier axe de l'ACP) sont très fortement ( $r > 0,526$ , d.d.l. = 34,  $p < 0,001$ ) corrélés positivement entre eux, par exemple la teneur proanthocyanique totale et la teneur relative en prodelphinidine ( $r = + 0,68$ ), l'indice de phényl-tri-hydroxylation et les phénols totaux ou le pouvoir tannant ( $r = + 0,63$ ), les phénols totaux et le pouvoir tannant ( $r = + 0,53$ ). Comme en milieu méditerranéen, on assiste donc à une « redondance polyphénolique », d'ailleurs intéressante d'un point de vue analytique, puisque certains paramètres — comme le pouvoir tannant — sont d'acquisition délicate ou coûteuse. Ainsi, une analyse conduite sur 8 paramètres seulement (proanthocyanidines totales et pouvoir tannant, azote et rapport C/N, potassium et rapport P/Ca, lignine et cellulose) fournit une séparation aussi efficace des trois sous-ensembles que celle basée sur la matrice totale initiale.

TABLEAU IIIa

Composition chimique de 36 espèces végétales de Dombes (début) A = plantes flottantes. B = plantes aquatiques émergées. C = plantes terrestres L.A.tot. = proanthocyanidines totales. LD % = pourcentage de la prodéphinidine. LDabs. = prodéphinidine, teneur absolue. Phén. = Phénols totaux. Sucres sol. = sucres solubles.

Espèce	L.A.tot. mg/g	LD% %	LDabs. mg/g	Phén. mg/g	Tanins (0-4)	Sucres sol %.	N %	C %	C/N	Phosph. ‰
A										
<i>Ranunculus aquatilis</i>	0,0	0	0,0	49	0	11,5	3,97	42,5	10,7	0,56
<i>Nymphoides peltata</i>	0,1	0	0,0	53	0	13,3	3,23	40,1	12,4	0,30
<i>Trapa natans</i>	0,0	0	0,0	98	2	9,7	3,55	42,3	11,9	0,57
<i>Polygonum amphibium</i>	2,7	54	1,4	88	1	6,4	3,58	43,7	12,2	0,27
<i>Elatine alsinastrum</i>	2,8	89	2,5	74	2	5,0	3,76	43,6	11,6	0,52
<i>Hydrocharis morsus-ranae</i>	0,1	0	0,0	26	2	5,7	4,24	39,4	9,3	0,63
<i>Lemna trisulca</i>	0,0	0	0,0	17	0	9,6	2,08	37,2	17,9	0,27
<i>Potamogeton natans</i>	0,0	0	0,0	49	0	3,4	4,25	42,5	10,0	0,52
<i>Alisma plantago</i>	0,0	0	0,0	34	2	7,3	3,75	40,1	10,7	0,49
<i>Lemna polyrrhiza</i>	5,1	1	0,1	37	1	4,0	3,64	39,3	10,8	0,36
<i>Sagittaria sagittaeifolia</i>	0,0	0	0,0	26	0	11,6	4,89	43,0	8,8	0,61
B										
<i>Ranunculus flammula</i>	0,0	0	0,0	31	2	16,8	1,96	40,6	20,7	0,19
<i>Sparganium ramosum</i>	1,8	16	0,3	58	1	7,3	1,21	40,7	33,6	0,21
<i>Scirpus lacustris</i>	1,2	44	0,5	41	1	5,9	1,53	43,3	28,3	0,18
<i>Phragmites communis</i>	0,0	0	0,0	20	0	6,5	3,77	43,7	11,6	0,20
<i>Juncus effusus</i>	0,0	0	0,0	28	0	9,4	0,86	44,0	51,1	0,12
<i>Typha latifolia</i>	0,0	0	0,0	25	1	7,0	2,22	43,3	19,5	0,22
<i>Iris pseudacorus</i>	3,2	90	2,9	18	3	3,7	1,97	39,0	19,8	0,33
<i>Glyceria aquatica</i>	0,0	0	0,0	13	0	11,4	1,38	42,9	31,1	0,23
<i>Eleocharis palustris</i>	1,7	77	1,3	17	2	7,9	2,71	40,4	14,9	0,44
C										
<i>Betula alba</i>	2,7	78	2,1	59	1	9,6	3,10	47,1	15,2	0,33
<i>Salix caprea</i>	7,6	83	6,3	104	2	5,7	3,17	47,9	15,1	0,23
<i>Alnus glutinosa</i>	0,8	61	0,5	169	4	9,7	3,17	46,9	14,8	0,13
<i>Quercus pedunculata</i>	4,1	43	1,8	129	4	8,4	2,89	48,0	16,6	0,16
<i>Carpinus betulus</i>	3,8	42	1,6	155	4	10,9	2,21	46,0	20,8	0,13
<i>Salix alba</i>	4,5	37	1,7	91	2	8,3	2,37	45,0	19,0	0,20
<i>Cytisus scoparius</i>	0,0	0	0,0	49	0	3,4	4,82	47,2	9,8	0,22
<i>Ranunculus ficaria</i>	0,0	0	0,0	20	0	20,1	3,96	44,8	11,3	0,34
<i>Lysimachia vulgaris</i>	16,3	85	13,8	114	4	11,7	1,31	45,2	34,5	0,16
<i>Hypericum vulgare</i>	6,8	30	2,1	80	3	15,3	2,01	44,6	22,2	0,38
<i>Bidens tripartitus</i>	0,0	0	0,0	137	2	7,3	2,41	44,6	18,5	0,25
<i>Lotus uliginosus</i>	11,4	90	10,3	55	2	4,6	3,93	44,8	11,4	0,31
<i>Achillea ptarmica</i>	0,0	0	0,0	89	1	4,6	2,30	41,9	18,2	0,35
<i>Fraxinus excelsior</i>	0,0	0	0,0	35	0	6,5	3,21	45,6	14,2	0,20
<i>Lythrum salicaria</i>	0,0	0	0,0	163	0	4,3	2,36	42,7	18,1	0,24
<i>Lycopus europaeus</i>	0,0	0	0,0	89	0	6,0	2,23	43,9	19,7	0,27



TABLEAU IIIb.

Composition chimique de 36 espèces végétales de Dombes (suite) A = plantes flottantes. B = plantes aquatiques émergées. C = plantes terrestres.

Espèce	Potassium %	Calcium %	Magnésium %	Cendres %	Lignine %	Cellulose %	Lign.+ Cellul.
A							
<i>Ranunculus aquatilis</i>	3,25	0,98	0,17	7,0	13,2	5,7	18,9
<i>Nymphoides peltata</i>	1,23	2,52	0,24	8,9	12,0	2,8	14,8
<i>Trapa natans</i>	2,87	0,55	0,25	9,0	10,1	4,7	14,8
<i>Polygonum amphibium</i>	1,54	1,46	0,24	5,6	12,2	5,6	17,8
<i>Elatine alsinastrum</i>	2,73	1,22	0,28	7,9	16,2	0,7	16,9
<i>Hydrocharis morsus-ranae</i>	1,20	0,81	0,86	10,2	11,3	4,7	16,0
<i>Lemna trisulca</i>	3,63	1,34	0,37	9,4	15,4	0,3	15,7
<i>Potamogeton natans</i>	3,73	0,93	0,15	7,3	21,0	4,0	25,0
<i>Alisma plantago</i>	4,78	1,00	0,24	10,2	20,7	4,9	25,6
<i>Lemna polyrhiza</i>	3,81	2,12	0,31	9,0	15,4	0,3	15,7
<i>Sagittaria sagittaefolia</i>	3,38	0,51	0,15	6,8	11,5	6,9	18,4
B							
<i>Ranunculus flammula</i>	1,11	1,35	0,19	6,6	3,6	17,6	21,2
<i>Sparganium ramosum</i>	2,52	1,22	0,15	5,0	4,6	34,0	38,6
<i>Scirpus lacustris</i>	2,18	0,29	0,05	3,1	8,4	39,2	47,6
<i>Phragmites communis</i>	1,59	0,45	0,18	3,7	4,6	30,3	34,9
<i>Juncus effusus</i>	1,26	0,18	0,05	1,8	3,8	37,6	41,4
<i>Typha latifolia</i>	2,07	1,22	0,07	4,6	4,8	34,0	38,8
<i>Iris pseudacorus</i>	4,30	1,61	0,19	7,7	5,5	39,4	44,9
<i>Glyceria aquatica</i>	1,41	0,63	0,05	4,8	2,0	32,4	34,4
<i>Eleocharis palustris</i>	2,96	0,47	0,13	4,4	2,9	29,2	32,1
C							
<i>Betula alba</i>	1,16	1,41	0,20	5,7	21,1	0,6	21,7
<i>Salix caprea</i>	1,21	0,78	0,14	6,4	12,7	16,7	29,4
<i>Alnus glutinosa</i>	0,41	1,02	0,29	2,4	15,6	0,4	16,0
<i>Quercus pedunculata</i>	0,67	0,75	0,17	3,3	12,4	14,5	26,9
<i>Carpinus betulus</i>	0,38	0,46	0,19	1,4	6,4	13,1	19,5
<i>Salix alba</i>	1,21	2,05	0,19	4,7	8,4	16,6	25,0
<i>Cytisus scoparius</i>	1,70	0,48	0,13	4,4	6,1	18,2	24,3
<i>Ranunculus ficaria</i>	1,43	0,57	0,20	5,3	3,6	17,6	21,2
<i>Lysimachia vulgaris</i>	1,03	1,19	0,23	3,8	18,5	2,7	21,2
<i>Hypericum vulgare</i>	0,95	0,82	0,21	4,0	9,3	4,8	14,1
<i>Bidens tripartitus</i>	2,41	1,75	0,22	7,6	12,1	3,0	15,1
<i>Lotus uliginosus</i>	1,46	1,37	0,27	4,7	15,0	2,9	17,9
<i>Achillea ptarmica</i>	1,87	1,27	0,27	5,6	14,1	7,0	21,1
<i>Fraxinus excelsior</i>	1,00	1,77	0,40	5,8	8,6	12,4	21,0
<i>Lythrum salicaria</i>	1,12	1,72	0,37	4,3	4,2	7,0	11,2
<i>Lycopus europaeus</i>	1,17	1,78	0,38	4,2	19,7	4,4	24,1

Du coup, une organisation tripolaire se fait jour et trois sous-ensembles à très faible recoupement peuvent être dessinés, qui se superposent au schéma phytosociologique précédent :

A - plantes aquatiques flottantes (11 espèces : *Sagittaria sagittaefolia*, ... *Polygonum amphibium*), relevant pour l'essentiel des deux associations *Potamogeto-Ranunculetum* et *Trapo-Nymphoidetum* ;

TABLEAU IIIc

Composition chimique de 36 espèces végétales de Dombes (fin) A = plantes flottantes.

B = plantes aquatiques émergées. C = plantes terrestres.

Sucres totaux = Sucres solubles + Cellulose.

Indice  $\varphi$ -3-OH = Indice de phényl-trihydroxylation des substances phénoliques.

P/Ca = rapport phospho-calciq. K/(Ca + Mg) = rapport alcalins/alcalino-terreux.

Indice Mono./Dicot. : 1 = monocotylédones, 2 = dicotylédones.

Espèce	Sucres totaux %	Indice $\varphi$ -3-OH	P/Ca $\times 100$	K/(Ca+Mg)	Indice sclérroph.	Indice Mono./Dicot.
<b>A</b>						
<i>Ranunculus aquatilis</i>	17,2	0	57	2,83	0	2
<i>Nymphoides peltata</i>	16,1	0	12	0,45	1	2
<i>Trapa natans</i>	14,4	0	104	3,59	2	2
<i>Polygonum amphibium</i>	12,0	2	19	0,91	1	2
<i>Elatine alsinastrum</i>	5,7	3	43	1,82	0	2
<i>Hydrocharis morsus-ranae</i>	10,4	0	78	0,72	0	1
<i>Lemna trisulca</i>	9,9	0	20	2,12	0	1
<i>Potamogeton natans</i>	7,4	0	56	3,45	1	1
<i>Alisma plantago</i>	12,2	0	49	3,85	1	1
<i>Lemna polyrhiza</i>	4,3	0	17	1,57	0	1
<i>Sagittaria sagittaeifolia</i>	18,5	0	120	5,12	1	1
<b>B</b>						
<i>Ranunculus flammula</i>	34,4	0	14	0,72	1	2
<i>Sparganium ramosum</i>	41,3	1	17	1,84	3	1
<i>Scirpus lacustris</i>	45,1	1	62	6,41	3	1
<i>Phragmites communis</i>	36,8	0	44	2,52	1	1
<i>Juncus effusus</i>	47,0	0	67	5,48	3	1
<i>Typha latifolia</i>	41,0	0	18	1,60	2	1
<i>Iris pseudacorus</i>	43,1	1	21	2,39	1	1
<i>Glyceria aquatica</i>	43,8	0	37	2,07	2	1
<i>Eleocharis palustris</i>	37,1	1	94	4,93	2	1
<b>C</b>						
<i>Betula alba</i>	10,2	1	23	0,72	2	2
<i>Salix caprea</i>	22,4	1	30	1,32	2	2
<i>Alnus glutinosa</i>	10,1	2	13	0,31	2	2
<i>Quercus pedunculata</i>	22,9	2	21	0,73	2	2
<i>Carpinus betulus</i>	24,0	3	28	0,58	2	2
<i>Salix alba</i>	24,9	1	10	0,54	2	2
<i>Cytisus scoparius</i>	21,6	0	46	2,79	2	2
<i>Ranunculus ficaria</i>	37,7	0	60	1,86	0	2
<i>Lysimachia vulgaris</i>	14,4	2	13	0,73	2	2
<i>Hypericum vulgare</i>	20,1	1	46	0,92	1	2
<i>Bidens tripartitus</i>	10,3	0	14	1,22	2	2
<i>Lotus uliginosus</i>	7,5	1	23	0,89	1	2
<i>Achillea ptarmica</i>	11,6	0	28	1,21	2	2
<i>Fraxinus excelsior</i>	18,9	0	11	0,48	1	2
<i>Lythrum salicaria</i>	11,3	2	14	0,54	2	2
<i>Lycopus europaeus</i>	10,4	0	18	0,63	2	2

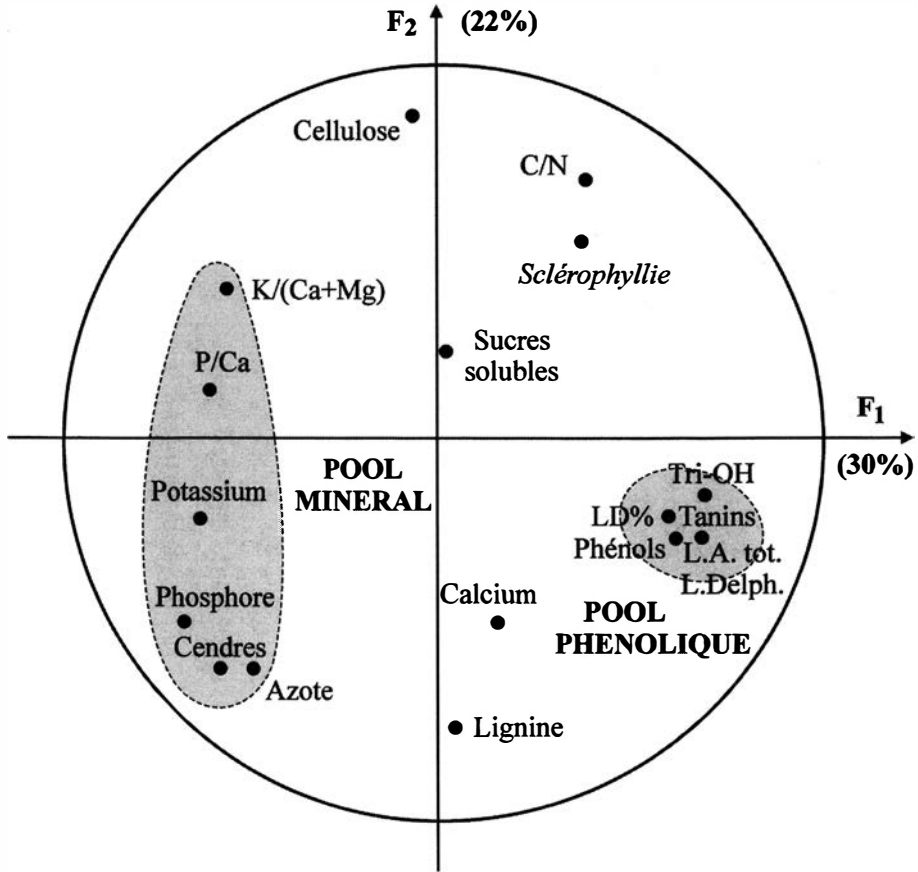


Figure 2a. — Répartition des points-paramètres biochimiques dans le plan  $F_1$ - $F_2$  d'une analyse en composantes principales.  
La sclérophyllie a été traitée en variable supplémentaire.

B - *plantes aquatiques émergées* (9 espèces : *Juncus effusus*, ... *Iris pseudacorus*), comportant tout le groupement du *Scirpeto-Phragmitetum* et une partie du *Juncetum* d'atterrissement ;

C - *plantes atterries et terrestres* (16 espèces : *Ranunculus ficaria*, ... *Lysimachia vulgaris*), constitué du reste du *Juncetum* (*Lycopus*, *Lythrum*, ...) et de l'ensemble des groupements ligneux, qu'ils soient atterri (*Salix* sp. pl.), intermédiaire (*Alnus* et *Fraxinus*) ou climacique (*Quercus* et *Betula*).

À noter que quatre spécimens récoltés au marais de Lavours (Ain ; contexte climatique voisin, mais milieu pédologique bien distinct), ajoutés à la matrice dombiste comme individus supplémentaires, se rangent bien dans les sous-ensembles attendus : *Carex* sp. et *Cladium mariscus* dans le sous-ensemble B, *Rhamnus frangula* et *Alnus glutinosa* dans le sous-ensemble C. Par ailleurs, une

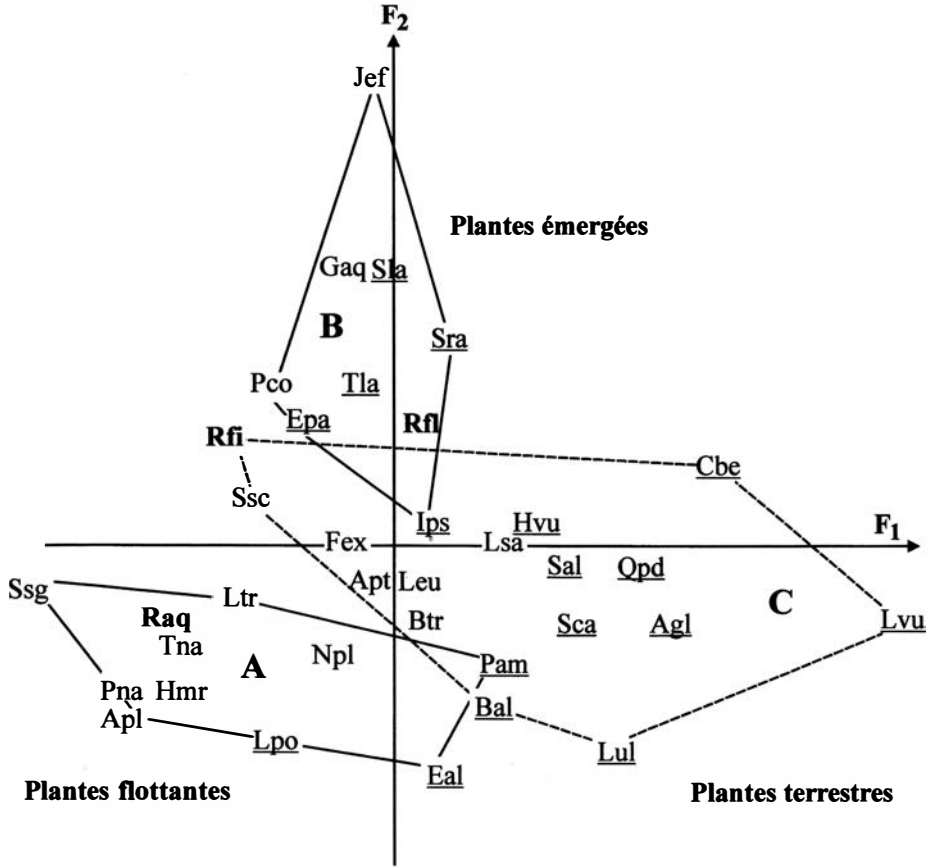


Figure 2b. — Répartition des points-espèces dans le plan  $F_1$ - $F_2$  d'une analyse en composantes principales.  
 Les espèces sont représentées par l'initiale du nom de genre et les deux premières lettres du nom d'espèce. Pam = *Polygonum amphibium*.  
 Le nom des espèces pourvues de tanins est souligné.  
 Le nom des trois renonculacées est porté en gras.

AFD (Analyse Factorielle Discriminante) conduite sur les trois sous-ensembles ainsi reconnus accentue la trichotomie tout en soulignant les paramètres biochimiques les plus distinctifs.

En d'autres termes, plus qu'aux aspects strictement systématiques, c'est à la dimension morpho-écologique que répond le chimisme végétal, en relation avec l'intensité du facteur hydrique, selon le gradient climacique immersion / émergence / exondation. Quoi qu'il en soit, le peuplement végétal dombiste apparaît suffisamment hétérogène pour que chaque sous-ensemble désormais reconnu mérite d'être traité *per se* (Tab. IV).

TABLEAU IV

*Composition biochimique moyenne des phytocénoses terrestre et aquatiques.  
(entre parenthèses, écarts types)*

Variable biochimique m( $\sigma$ )	1. Plantes terrestres (16)	2. Plantes = aquatiques (20)	2.1. Plantes + émergées (9)	2.2. Plantes flottantes (11)
L.A. tot. (mg/g)	3,6 (4,8)	0,9 (1,5)	0,9 (1,2)	1,0 (1,7)
L.D. %	34 (36)	19 (33)	25 (36)	13 (30)
L.D. abs. (mg/g)	2,5 (4,1)	0,5 (0,9)	0,6 (1,0)	0,4 (0,8)
Indice Tanins	1,8 (1,6)	1,0 (1,0)	1,1 (1,1)	0,9 (0,9)
Indice $\varphi$ -3-OH	1,0 (1,0)	0,5 (0,8)	0,4 (0,5)	0,5 (1,0)
Phénols (‰)	96 (46)	40 (24)	28 (14)	50 (26)
Azote (%)	2,84 (0,88)	2,93 (1,18)	1,96 (0,88)	3,72 (0,71)
Carbone (%)	45,4 (1,8)	41,6 (2,0)	42,0 (1,8)	41,2 (2,1)
C/N	17,5 (5,7)	17,8 (10,8)	25,6 (12,0)	11,5 (2,4)
Phosphore (‰)	0,24 (0,08)	0,36 (0,17)	0,24 (0,09)	0,46 (0,14)
Calcium (%)	1,18 (0,50)	1,04 (0,60)	0,82 (0,53)	1,22 (0,62)
Magnésium (%)	0,24 (0,08)	0,22 (0,18)	0,12 (0,06)	0,30 (0,20)
Potassium (%)	1,20 (0,52)	2,58 (1,14)	2,16 (1,01)	2,92 (1,16)
K/(Ca+Mg)	0,97 (0,62)	2,72 (1,72)	3,11 (1,98)	2,40 (1,49)
P/Ca $\times$ 100	25 (14)	46 (30)	41 (28)	52 (36)
Cendres (%)	4,6 (1,5)	6,7 (2,4)	4,6 (1,8)	8,3 (1,5)
Sucres sol. (%)	8,5 (4,4)	8,2 (3,5)	8,4 (3,8)	8,0 (3,4)
Cellulose (%)	8,9 (6,5)	16,7 (15,5)	32,6 (6,7)	3,7 (2,3)
Sucres tot. (%)	17,4 (8,1)	24,9 (15,6)	41,1 (4,2)	11,6 (4,7)
Lignine (%)	11,7 (5,4)	10,0 (5,9)	4,5 (1,8)	14,5 (3,7)
Cell. + Lign. (%)	20,2 (4,8)	26,7 (11,3)	37,1 (7,8)	18,1 (3,8)
Indice Scléroph.	1,7 (0,6)	1,3 (1,0)	2,0 (0,9)	0,6 (0,7)

#### OPPOSITION PLANTES TERRESTRES / PLANTES AQUATIQUES

Tout en rappelant que l'ensemble aquatique est en fait hétérogène (sinon écologiquement, du moins des points de vue systématique, anatomique et biochimique), une première comparaison s'impose entre végétaux terrestres et aquatiques.

Conformément au premier axe des analyses multivariées, les végétaux terrestres sont plus riches en *phénols solubles* totaux ( $t = 4,42$ ,  $p < 0,001$ ) que les végétaux aquatiques, et tendent à l'être en ce qui concerne les valeurs tannantes (L.A.tot :  $t = 2,15$ ,  $p = 0,04$  ; Indice tanins :  $t = 1,78$ ,  $p = 0,08$ ). Surtout à cause de la cellulose (16,7 vs 8,9 % ;  $t = 2,05$ ,  $p = 0,05$ ), la teneur en *macromolécules pariétales* est supérieure chez les végétaux aquatiques (26,7 vs 20,2 % ;  $t = 2,31$ ,  $p = 0,03$ ). Malgré cela, la teneur en carbone est significativement supérieure chez les végétaux terrestres (45,4 vs 41,6 % ;  $t = 6,13$ ,  $p < 0,001$ ), sans doute en relation avec la plus grande *richesse minérale* des végétaux aquatiques : cendres (6,7 vs 4,6 % ;  $t = 3,08$ ,  $p < 0,01$ ), potassium (2,58 vs 1,20 % ;  $t = 4,84$ ,  $p < 0,001$ ), phosphore (0,36 vs 0,24 ‰ ;  $t = 2,79$ ,  $p < 0,01$ ).

À ce dernier propos — et dans la mesure où végétaux aquatiques émergés et flottants sont peu différents de ce point de vue — il est possible d'estimer le

coefficient d'enrichissement minéral de la végétation par rapport à la teneur moyenne dans l'eau ambiante (valeurs aquatiques d'après Tournier, *in* Lebreton, 1982b) (Tab. V).

TABLEAU V

*Enrichissement biochimique moyen des végétaux par rapport à l'eau ambiante.*

	Teneur dans l'eau mg/litre	Teneur dans le végétal poids sec mg/g	Teneur dans le végétal poids frais mg/kg	Coefficient de concentration
Calcium	35,3 (11,5)	10,4	2 600	75*
Magnésium	1,09 (0,68)	2,2	550	500*
Potassium	4,99 (3,24)	25,8	6 450	1 300*

\* Valeurs extrêmes :

Calcium : 13, *Juncus effusus* et 180, *Nymphoides peltata*

Magnésium : 115, *Juncus effusus* et 1970, *Hydrocharis morsus-ranae*

Potassium : 550, *Ranunculus flammula* et 2 400, *Alisma plantago*

Ainsi le potassium est-il concentré en moyenne plus de 1 000 fois par rapport à l'eau ambiante, alors que les alcalino-terreux sont moins bien assimilés, le calcium surtout (la teneur aquatique relativement élevée en calcium provient probablement de la pratique du chaulage, et non de l'argile originelle). Un tel comportement éco-physiologique correspond d'ailleurs bien aux affinités de la flore dombiste, silicicole (= acidophile), et non pas calcicole (= neutro-basophile).

#### OPPOSITION PLANTES AQUATIQUES ÉMERGÉES / FLOTTANTES

Correspondant au deuxième axe des analyses multivariées, la différence biochimique entre hydrophytes émergées et flottantes est surtout fondée sur les macromolécules pariétales : alors que la lignine — paradoxalement — est ici l'apanage des plantes flottantes (14,5 vs 4,5 % ;  $t = 7,87$ ,  $p << 0,001$  ; coefficient voisin de 3), c'est l'inverse pour la cellulose (3,7 vs 32,6 % ;  $t = 12,34$ ,  $p << 0,001$  ; coefficient égal à 9), de même pour la somme pariétale (18,1 vs 37,1 % ;  $t = 6,69$ ,  $p << 0,001$  ; coefficient proche de 2). En d'autres termes, non seulement les hydrophytes émergées (= hélrophytes) sont plus sclérifiées (ce qui n'a rien de surprenant, et ce que confirment les indices respectifs de sclérophylie : 2,0 vs 0,6 ;  $t = 3,86$ ,  $p < 0,001$ ), mais cette sclérophylie est essentiellement due à la cellulose, ce qui les distingue également des plantes terrestres.

Les végétaux émergés sont environ deux fois moins riches en phénols totaux que les plantes flottantes (50 vs 28 % ;  $t = 2,40$ ,  $p = 0,03$ ) mais leur rapport C/N est plus élevé (26 vs 12 ;  $t = 3,47$ ,  $p < 0,01$ ), supérieur même à celui des plantes terrestres (26 vs 18 ;  $t = 1,92$ ,  $p = 0,07$ ). Enfin, plantes émergées et flottantes diffèrent également par leur métabolisme minéral, métalloïdes notamment ; ainsi,

la végétation flottante est-elle significativement plus riche en azote (3,72 vs 1,96 % ;  $t = 4,87$ ,  $p << 0,001$ ) et en phosphore (0,46 vs 0,24 ‰ ;  $t = 4,38$ ,  $p < 0,001$ ).

#### COMPARAISON ENTRE DICOTYLÉDONES ET MONOCOTYLÉDONES

Toutes les plantes terrestres ici étudiées ressortissant aux Dicotylédones, et les Monocotylédones constituant la majorité des plantes aquatiques (la quasi totalité des végétaux émergés, la moitié des espèces flottantes), les précédentes comparaisons peuvent être suspectées d'un biais systématique. Ainsi observe-t-on un « chassé-croisé » hautement significatif ( $p < 0,001$ ) entre lignine (chez les premières) et cellulose (chez les secondes) : 11,7 vs 4,5 % pour la lignine ; 8,9 vs 32,6 % pour la cellulose ; il en est de même d'autres paramètres (Tabl. VI).

TABLEAU VI

*Comparaison biochimique des Dicotylédones (terrestres) et des Monocotylédones (aquatiques).*

	Plantes terrestres (16 Dicotylédones)	vs	Plantes aquatiques émergées (8 Monocotylédones, 1 Dicotylédone)	
L.A.tot. (mg/g)	3,6 (4,8)	vs	0,9 (1,2)	$t = 2,17$ , $p = 0,02$
Phénols (mg/g)	96 (46)	vs	28 (14)	$t = 5,50$ , $p < 0,001$
Azote (g/100 g)	2,84 (0,88)	vs	1,96 (0,88)	$t = 2,41$ , $p = 0,01$
C/N	17,5 (5,7)	vs	25,6 (12,0)	$t = 1,92$ , $p = 0,03$
Calcium (g/100 g)	1,18 (0,50)	vs	0,82 (0,53)	$t = 1,65$ , $p = 0,05$

Avec 5 Dicotylédones et 6 Monocotylédones, les plantes flottantes permettent une comparaison dégagée du paramètre écologique : non seulement les différences significatives se limitent aux seuls phénols totaux (72 (21) vs 32 (11) ‰ ;  $t = 3,87$ ,  $p < 0,01$ ), mais les monocotylédones flottantes présentent une composition ligno-cellulosique identique à celle des dicotylédones flottantes (et même terrestres), et non à celle de leurs homologues émergées (Tab. VII) ! Il en est de même de la teneur en calcium alors que celle en potassium est plus élevée chez les végétaux aquatiques quels qu'ils soient, comparés aux végétaux terrestres.

En ce qui concerne les deux métalloïdes biogènes, azote et phosphore, les plantes flottantes, di- ou mono-cotylédones, ont une composition uniforme, la teneur étant supérieure à celle des végétaux terrestres et émergés, respectivement di- et mono-cotylédones ; par le fait le rapport C/N est plus faible chez les plantes flottantes : 12, que chez les plantes émergées : 26, et que chez les plantes terrestres : 18. Mais toutes ces valeurs restent inférieures à celles notées dans le matorral : 36, et la lande subalpine : 32, milieux écologiquement plus contraignants des points de vue thermique ou hydrique.

Ce constat d'une grande importance du milieu pour les métabolismes minéral et macromoléculaire semble aller à l'encontre du « dogme chimiotauxinomique » selon lequel la composition chimique d'une espèce végétale dépend surtout de sa

TABLEAU VII

Comparaison biochimique entre Dicotylédones, terrestres et aquatiques, et entre Monocotylédones aquatiques, flottantes et émergées.

	Dicotylédones terrestres (16)	Dicotylédones flottantes (5)	Monocotylédones flottantes (6)	Monocotylédones émergées (8)
Lignine (%)	11,7 (5,4)	12,7 (2,2)	15,9 (4,2)	4,6 (1,9)
Cellulose (%)	8,9 (6,5)	3,9 (2,1)	3,5 (2,7)	34,5 (3,9)
Lign. + Cell. (%)	20,2 (4,8)	16,6 (1,8)	19,4 (4,7)	39,1 (5,3)
Phénols (‰)	96 (46)	72 (21)	32 (11)	28 (15)
Azote (%)	2,84 (0,88)	3,62 (0,27)	3,81 (0,96)	1,96 (0,94)
Carbone (%)	45,4 (1,8)	42,4 (1,5)	40,3 (2,2)	42,2 (1,9)
C/N	17,5 (5,7)	11,8 (0,7)	11,3 (3,3)	26,2 (12,7)
Calcium (%)	1,18 (0,50)	1,35 (0,74)	1,12 (0,56)	0,76 (0,52)
Potassium (%)	1,20 (0,52)	2,32 (0,88)	3,42 (1,19)	2,29 (0,99)
Phosphore (‰)	0,24 (0,08)	0,44 (0,15)	0,48 (0,14)	0,24 (0,10)

situation systématique (et de son habitus). Mais, justement, il s'agit ici de métabolites primaires, alors que les phénols, métabolites secondaires, gardent bien leur signification taxinomique. L'exemple des trois Renonculacées analysées illustre le phénomène ; ces trois espèces (herbacées) sont certes proches dans le plan factoriel  $F_1$ - $F_2$ , mais chacune se place bien dans son polygone écologique : *Ranunculus aquatilis* dans le sous-ensemble flottant A, *R. flammula* dans le sous-ensemble émergé B, *R. ficaria* dans le sous-ensemble terrestre C (cf. Fig. 2a).

#### RECONNAISSANCE DE SOUS-ENSEMBLES CHIMIO-ÉCOLOGIQUES

Malgré la dominance du paramètre hydrique, même sur sol exondé, le milieu dombiste présente une plus grande complexité que chacun des milieux précédemment étudiés dans la même perspective phytochimique ; dans ceux-ci, les Dicotylédones tenaient en outre une place prépondérante. Aussi convient-il de scinder la phytocénose dombiste en trois sous-ensembles plus homogènes du triple point de vue de l'écologie, de la systématique et de la biochimie, ne serait-ce que pour les comparer aux autres peuplements végétaux disponibles. À ce titre une analyse multivariée a été conduite sur chacune de ces entités, pour dégager les paramètres actifs et leurs éventuelles similitudes (Tab. VIII).

#### Phytocénose terrestre exondée (C)

Les deux premiers axes de l'analyse portent un peu plus de la moitié de l'information matricielle (36 et 19 %), le troisième axe ajoutant 15 %. Sur l'axe  $F_1$ , le pool phénolique (phényl-tri-hydroxylation et tanins :  $p < 0,001$  ; phénols totaux, L.D. %, L.A.tot. :  $p < 0,01$ ) s'oppose classiquement à un pool minéral comportant l'azote et le potassium ( $p < 0,01$ ) ; de même le rapport C/N est-il coextensif de l'axe  $F_1$  ( $p = 0,005$ ), à proximité du pool phénolique. Sur ce premier axe, la Lysimaque *Lysimachia vulgaris* (et le Charme *Carpinus betulus*) s'oppose(nt) à la Ficaire *Ranunculus ficaria* et au Genêt à balai *Cytisus* (= *Sarothamnus*) *scoparius*.



TABLEAU VIII

*Organisation des trois sous-ensembles phytocénotiques biochimiquement reconnus en Dombes.*

Phytocénose	Axe 1 d'une ACP	Axe 2 d'une ACP
Terrestre exondée C	Pool phénolique et C/N vs Azote et Potassium	Calcium vs rapport P/Ca
Aquatique émergée B	Pool phénolique et K vs Carbone (supplém.)	Calcium et cendres vs rapport Alcalins/Alcalino- terreux, et Cellulose
Aquatique flottante A	Pool phénolique et Calcium vs Azote, Phosphore et Cellulose	Proanthocyanes

L'axe F<sub>2</sub> oppose de manière un peu redondante le calcium ( $p < 0,001$ ) au rapport phospho-calcique ( $p = 0,01$ ), tandis que le troisième axe appelle à nouveau les proanthocyanidines ( $p = 0,002$ ).

#### *Phytocénose aquatique émergée (B)*

Les mêmes paramètres phénoliques que ci-dessus, associés au potassium, organisent ( $p < 0,01$ ) le premier axe de l'analyse (poids 40 %), tandis que le deuxième axe (poids 25 %) est essentiellement minéral, opposant le rapport alcalins/alcalino-terreux ( $p < 0,001$ ) et la cellulose aux cendres et calcium ( $p = 0,02$ ). Sur le premier axe, l'Iris faux-acore *Iris pseudacorus* (et le Scirpe palustre *Eleocharis palustris*) est opposé au Jonc épars *Juncus effusus* et à la Glycérie aquatique *Glyceria aquatica*.

#### *Phytocénose aquatique flottante (A)*

Le schéma rejoint celui des plantes terrestres car non seulement le premier axe (poids 32 %) est à nouveau organisé par les valeurs proanthocyaniques ( $p < 0,05$ ), mais celles-ci s'opposent à un pool minéral constitué du phosphore ( $p < 0,01$ ) et de l'azote ( $p = 0,04$ ) ; cependant, le calcium ( $p = 0,02$ ) se range ici à l'opposé des métalloïdes, à proximité des proanthocyanes, et la cellulose ( $p = 0,02$ ) rejoint azote et phosphore. Sur ce premier axe, l'Élatine *Elatine alsinastrum* et la Renouée amphibie *Polygonum amphibium* s'opposent à la Sagittaire *Sagittaria sagittaefolia*. L'axe F<sub>2</sub> (poids 23 %) est lui aussi organisé par les proanthocyanidines (dont la prodelphinidine ;  $p = 0,02$ ) tandis que l'axe F<sub>3</sub> (poids 15 %) oppose lignine ( $p = 0,002$ ) et potassium ( $p = 0,02$ ) aux sucres solubles ( $p < 0,01$ ).

## CONCLUSION

On retrouve donc dans tous les cas une opposition majeure entre un pool polyphénolique et un pool minéral, même si ce dernier n'est pas uniforme. Car le

déterminisme de la composition chimique des communautés végétales aquatiques se complique du fait que les mêmes valeurs — faibles — en cellulose se retrouvent chez toutes les plantes flottantes, indépendamment de leur composition systématique, les opposant ainsi à la fois aux plantes terrestres (dicotylédones) et aquatiques émergées (monocotylédones). Mais on a pu constater que les entités phytosociologiques des botanistes classiques trouvent également quelque appui dans la typologie d'ordre biochimique ici proposée.

Sans pouvoir préjuger ici des conclusions d'un travail de synthèse (Gallet & Lebreton, *in prep.*) s'appuyant sur les diverses phytocénoses désormais disponibles (voir aussi Lebreton *et al.*, sous presse), nous confirmons ainsi l'existence d'une même dualité organique/minérale dans la composition biochimique des communautés végétales étudiées. Ce constat débouche sur l'idée d'un schéma commun d'aiguillage des ressources trophiques et métaboliques, modulé selon le contexte écologique, abiotique et biotique ; il appuie également les notions de communauté végétale et de série de végétation, remises en cause par certains courants de pensée « anti-structuralistes » : de la plante flottante à l'arbre climacique, la phytochimie reconnaît en effet le concept de dynamisme végétal, notamment par le biais de l'habitus, influencé ou non par la systématique.

## 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. R 266, 8 p.
- GALLET, Ch. & LEBRETON, Ph. (1988). — Profils biochimiques au sein d'une pessière d'altitude. *Acta biol. mont.* IX : 143-153.
- LEBRETON, Ph. (1982a). — Tanins ou alcaloïdes : deux tactiques phytochimiques de dissuasion des Herbivores. *Rev. Écol. (Terre Vie)*, 36 : 539-572.
- LEBRETON, Ph. (1982b). — Étude comparative de la végétation des étangs du Forez et de la Dombes. *Bull. mens. Soc. Linn. Lyon*, 51 : 182-203.
- LEBRETON, Ph., BERNARD, A. & DUPUPET, M. (1991). — *Guide du Naturaliste en Dombes*. Delachaux et Niestlé Edit., Neuchâtel et Paris, 432 p.
- LEBRETON, Ph., NADER, S., BARBERO, M., GALLET, Ch. & HUBERT, B. (1997). — Sur la structuration biochimique des formations végétales secondaires méditerranéennes. *Rev. Écol. (Terre Vie)*, 52 : 221-238.
- LEBRETON, Ph., JEANGROS, B., GALLET, Ch. & SCEHOVIC, J. — Sur l'organisation biochimique des phytocénoses prairiales. *Can. J. Bot.* (sous presse).
- PORTER, L.J. & WOODRUFFE, J. (1984). — Haemanalysis : the relative astringency of proanthocyanidin polymers. *Phytochem.*, 25 : 223-230.
- REYNAUD-BEAUVERIE, M.-A. (1935). — Différents modes d'atterrissement des étangs de la Dombes. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 82 : 359-375.