



HAL
open science

De l'Hortus au Larzac héraultais

Jean-Frederic Terral, Serge D. Muller

► **To cite this version:**

Jean-Frederic Terral, Serge D. Muller. De l'Hortus au Larzac héraultais. 13 (2), https://biologie-ecologie.com/wp-content/uploads/2020/11/Orpalm-Synthesis-2020_13-2.pdf, 2020. hal-04894594

HAL Id: hal-04894594

<https://hal.science/hal-04894594v1>

Submitted on 24 Jan 2025

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.

Public Domain

Orpalm

Synthesis

2020
No 13 (2)

Hortus-Larzac





ORPALM Synthesis

Revue bisannuelle
de Paléoécologie
n°13 (2) - Année 2020

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

Editeurs associés
Vincent GIRARD^{1,2}
Sarah IVORRA^{1,4}
Bertrand LIMIER^{1,4}
Christophe VASCHALDE^{1,5}

¹ISEM,
²UM2, ³EPHE, ⁴CNRS
⁵LabEx Archimède UPV

Auteurs

Duncan BALDACCI, Chloé
BARTOLOTT, Maxime CARTIER-
MILLION, Baptiste CLERC, Pierre
CREUSOT, Clara DEPRIESTER,
Noémie DURON, Eoghane
GOURMELON, Natan HUBERSON,
Romain PELLARIN, Marin
PORTALEZ, Martin POURTAU, Marie
RIFFIS, Eva SIMONUTTI, Méliné
SUKIASYAN, Garance WEPPE

Travail éditorial
Serge MULLER

Publication
4^e trimestre 2020
Université de Montpellier

ORPAL 2020 : de l'Hortus au Larzac héraultais

2020, une année singulière et compliquée, débutée sous des mauvais auspices : des défections en chaîne du côté de certains « historiques » de l'équipe pédagogique, suivies par une école de terrain (22 et 23 janvier) perturbée par des épisodes pluvieux et achevée par la fin prématurée des stages en laboratoire. La pandémie Covid-19 avait fait son œuvre, mais les étudiants, sérieux lors de chaque session de travail en laboratoire, ont pu finalement, depuis leur lieu de confinement et à distance les uns des autres, terminer leurs investigations et produire des articles publiables.

2019-2020 est marquée également par une réduction drastique des crédits enseignements et une diminution significative des volumes horaires des unités d'enseignement, qui ont impacté les « coûteuses » séances de travaux pratiques et surtout, les excursions et les écoles de terrain. Les enseignants devant assurer le même volume horaire, multiplient leurs interventions dans diverses unités d'enseignement et se voient obligés de délaissé les formations peu rentables en termes d'heures. La pédagogie de terrain, approche indispensable à nos formations naturalistes, en Biologie-Ecologie ou en Géosciences, est bel et bien menacée d'extinction. Il s'agissait donc de résister et de prendre du plaisir tant qu'il en était encore temps, avec cette année 2019-2020, un transect sinueux entre l'Hortus, voisin du Pic Saint Loup, connu par l'Homme depuis au moins 60.000 ans et le Larzac héraultais. Les Néandertaliens furent à priori les premiers à pérégriner sur les pentes de l'Hortus, à l'époque non colonisées par la garrigue de chêne vert et étudiée cette année à travers une approche anthracologique du charbonnage historique. Tout au long du transect, des feuilles de ligneux ont été collectées, essentiellement dans les litières, pour une étude reposant sur le lien entre la morphologie foliaire et le climat (méthode CLAMP – *Leaf Analysis Multivariate Program*). Des échantillons de bois de ligneux caractéristiques des stations visitées ont été également prélevés pour une approche de diversité anatomique. Les traits anatomiques du bois sont-ils de bons critères systématiques ? Sont-ils des marqueurs des relations phylogénétiques entre espèces ou sont-ils plutôt à déterminisme écologique ou éco-fonctionnel ?

Depuis l'Hortus, direction forêt de la Boissière, havre de paix de boisements denses de chêne blanc, unique dans la région montpelliéraine. Sous ses frondaisons, poussent la bruyère arborescente et le houx, deux espèces indicatrices de sols acides et de végétations matures ou en bonne voie de fermeture, respectivement. Sus à Arboras et aux premières pentes du Larzac méridional jusqu'au col du Vent à partir duquel, le paysage

change totalement. Passés les peuplements de pin noir (d'Autriche et de Salzmann) de la forêt domaniale, apparaît la buxaie, formation typique des Grands Causses et héritière d'un pastoralisme millénaire. Dans cette zone, le buis domine et forme des peuplements denses et difficilement pénétrables, comparés aux autres stations visitées où il est seulement un élément secondaire ou minoritaire du cortège végétal et peut former une mosaïque d'îlots, en sous-bois ou dans les zones perturbées. Cette édition d'ORPAL traite du buis, de la variabilité anatomique de son bois et de caractères impliqués dans la conduction de la sève brute.

Enfin, direction Le Coulet après un petit arrêt à la grande lavogne de la Trivalle (mare temporaire dallée servant à abreuver les troupeaux, essentiellement de brebis) et aux dolmens de Ferrussac (édifices mégalithiques servant de sépultures collectives – ceux de la Trivalle, probablement néolithiques, seraient datés entre le 4^e et le 3^e millénaires avant notre ère), pour enfin admirer « le grand chêne », arbre monumental emblématique de la zone la plus boisée (en espèces autochtones !) du Larzac.

« *De l'écologie et de la pédagogie avec de l'humain dedans !* ». Au niveau de connaissances, de compétences et de savoir-faire d'étudiants de 3^{ème} année de Licence Sciences de la Vie / Ecologie Biologie des Organismes, les travaux d'ORPAL restent évidemment perfectibles. Toutefois, cette perfectibilité s'efface largement devant le bilan méthodologique, scientifique et humain de cette école de terrain et du stage en laboratoire qui a suivi. La conduite d'ORPAL a su intégrer les multiples facettes du processus de la recherche fondamentale sans en perdre de vue la dimension humaine et tout en apportant une réelle plus-value pédagogique.

Un grand merci au département Biologie-Ecologie (Faculté des Sciences, Université de Montpellier) pour son soutien technique et logistique, notamment la mise à disposition des véhicules, et à l'Institut des Sciences de l'Evolution-Montpellier (ISEM, UMR 5554), laboratoire de recherche leader en France, soutien de l'innovation pédagogique et qui nous permet de développer depuis des années, grâce à la mise à disposition de plateaux techniques, cet apprentissage par la recherche et pour la recherche.

L'équipe pédagogique était cette année constituée de Sarah Ivorra (IE CNRS, ISEM), Bertrand Limier (TR INRA-CNRS, ISEM), Christophe Vaschalde (chercheur, docteur en archéologie et spécialiste en anthracologie), Vincent Girard et de Jean-Frédéric Terral.

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



L'Hortus et le Pic Saint-Loup depuis la limite méridionale du Causse du Larzac (vue depuis le chemin du Pas de Laret, au sud du Coulet, commune de St Maurice-de-Navacelles – alt. 680 m). Buis en sous-bois de chêne pubescent (photo : J.-F. Terral).

ORPAL & ORPAM : modules d'enseignement-recherche avec de vrais morceaux d'humain dedans

ORPAL & ORPAM en bref

ORPAL et ORPAM sont des unités d'enseignement (UE) respectivement proposées en L3 Sciences de la Vie (SV) et en M1 Biodiversité-Ecologie-Evolution parcours Cepage, UFR Fac des Sciences, Département d'enseignement Biologie-Ecologie, Université de Montpellier.

Contenu pédagogique

Sur la thématique de la reconstruction des environnements passés, ces UE sont quasi-exclusivement dévolues à la pratique et à l'expérimentation. Toute la chaîne opératoire des recherches est considérée : le questionnement, la problématique, la recherche bibliographique, le terrain, le travail en laboratoire, le traitement des résultats, leur interprétation et la diffusion (écrite et orale) de l'information scientifique.

Apport pour les étudiants

ORPAL et ORPAM sont des UE originales et novatrices. Elles permettent aux étudiants de : découvrir le monde secret de la recherche, se former par la recherche à travers un stage conventionné dans un établissement de l'enseignement supérieur, valider un acquis de l'expérience, ajouter une ligne concrète dans leur CV, découvrir la vie trépidante et tumultueuse d'un laboratoire, etc.

Organisation des modules

Les étudiants, répartis en binômes ou trinômes, choisissent un sujet sous la direction d'un enseignant-chercheur ou d'un chercheur de l'équipe pédagogique. Ce dernier sera leur référent chargé de suivre et d'évaluer leur progression tout au long de leur parcours.

Déroulement d'ORPAL-ORPAM

Etape 1/5 : Briefing méthodologique

La reconstruction des paléoenvironnements : pourquoi et comment ? Organisation des modules, objectifs pédagogiques, méthodes.

Etape 2/5 : Stage de terrain

24 heures de terrain, réparties sur trois jours consécutifs, permettent aux groupes d'appliquer diverses méthodes paléoenvironnementales. Ces stages ont lieu dans des zones bien circonscrites d'un point de vue géographique et écologique : région du Pic St-Loup et littoral languedocien pour ORPAL ; sites d'étude modifiés chaque année pour ORPAM.

Etape 3/5 : Stage en laboratoire

Sous la responsabilité d'un encadrant, travail de laboratoire, analyse des données, travail bibliographique. Une journée par semaine.

Etape 4/5 : Rédaction et présentation orale

Rédaction d'un mémoire synthétique sous la forme d'un article scientifique et intégration des corrections faites par un rapporteur. Le module se clôt par une présentation orale.

Etape 5/5 : Evaluation et publication

Evaluation des articles par le comité de rédaction de la revue (note initiale réévaluée à l'issue du processus de *reviewing*) et publication des meilleures contributions (critères portant à la fois sur le fond et la forme).

Mise en garde : Les articles présentés dans cette revue, bien que corrigés par les équipes pédagogiques, sont des travaux réalisés par des étudiants de 3^e et 4^e années. Ce sont des exercices d'initiation à la rédaction scientifique, avec une visée plus méthodologique que factuelle.

ORPAL : *n.m.* Acronyme d' « Outils et méthodes de la Reconstruction des PALéoenvironnements – Licence ». UE de l'Université de Montpellier, lancée en 2006-2007.

ORPAM : *n.m.* Acronyme d' « Outils et méthodes de la Reconstruction des PALéoenvironnements – Master ». UE de l'Université de Montpellier, lancée en 2015-2016.

ORPALM Synthesis. Revue bisannuelle, créée en 2008 sous le nom *ORPAL Synthesis* pour publier les travaux réalisés dans le cadre de l'UE ORPAL, et rebaptisée en prévision de l'intégration, en 2015-2016, des travaux de l'UE ORPAM.

ORPAL 2019-2020

Hortus – Larzac

- Creusot P., Depriester C., Pellarin R. & Weppe G. : *Diversité anatomique du bois de ligneux méditerranéens : signatures phylogénétiques ou stratégies éco-fonctionnelles ?* 9
- Bartolo C., Duron N., Pourtau M. & Riffis M. : *Evaluation de l'efficacité de la méthode CLAMP (Climate Leaf Analysis Multivariate Program) en domaine méditerranéen : Reconstruction climatique à partir de cortèges floristiques héraultais*..... 25
- Cartier-Million M., Huberson N., Simonutti E. & Sukiasyan M. : *Influence du charbonnage sur la dynamique de végétation de l'Hortus (Valflaunès, Hérault, France) : analyse anthracologique et approche de répétabilité* 37
- Baldacci D., Clerc B., Gourmelon E. & Portalez M. : *Analyse éco-anatomique quantitative du bois de buis (Buxus sempervirens, Buxaceae) : variations de traits anatomiques impliqués dans la conduction de la sève en relation avec les conditions écologiques stationnelles*..... 49



Le grand dolmen de Ferrussac, route entre La Trivalle et Le Coulet, Hérault (photo : J.-F. Terral)

DIVERSITE ANATOMIQUE DU BOIS DE LIGNEUX MEDITERRANEENS : SIGNATURES PHYLOGENETIQUES OU STRATEGIES ECO-FONCTIONNELLES ?

Pierre Creusot ¹, Clara Depriester ², Romain Pellarin ³, Garance Weppe ⁴

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

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

¹ pierre.creusot@protonmail.com, ² clara.depriester@gmail.com, ³ romain.pellarin74@gmail.com,
⁴ garancewd@gmail.com

Encadrement : Jean-Frédéric Terral, Sarah Ivorra et Bertrand Limier

Citation : Creusot P., Depriester C., Pellarin R. & Weppe G. (2020). Diversité anatomique du bois de ligneux méditerranéens : signatures phylogénétiques ou stratégies éco-fonctionnelles ? *Orpalm Synthesis* 13 (2) : 9-24.

Résumé : L'objectif de cette étude est de comprendre si les caractères anatomiques des ligneux ont une signification phylogénétique ou s'ils correspondent à des traits fonctionnels dont le déterminisme est écologique. Sur la base des espèces ligneuses des quatre stations d'études situées au nord de Montpellier, nous avons construit une clé de détermination que nous avons comparée à la classification phylogénétique APG IV, puis nous avons défini les relations anatomiques-écologiques et les stratégies fonctionnelles des Angiospermes. Après analyses statistiques multivariées et inférences, nous montrons que les caractères anatomiques, assimilables à des traits d'histoire de vie, apparaissent davantage expliqués par l'écologie que la phylogénie.

Mots clés : charbon, stratégies anatomiques, convergence évolutive

Abstract: *Wood anatomical diversity of Mediterranean ligneous plants: phylogenetic signatures or eco-functional strategies?* The purpose of this study is to understand whether the anatomical characteristics of woody plants have a phylogenetic significance or whether they correspond to functional traits whose determinism is ecological. On the basis of woody species of four study stations located north of Montpellier, we constructed a determination key that we compared to the APG IV phylogenetic classification. Then we defined the anatomical-ecological relationships and functional strategies of Angiosperms. According to multivariate statistical analyses and inferences, we suggest that anatomical features, which may be assimilated to life history traits, are explained more by ecology than by phylogeny.

Keywords: charcoal, anatomical strategies, evolutionary convergence

L'anthracologie (du grec, *anthrax* : charbon et *logos* : science) ou anthraco-analyse est un domaine de la paléoécologie et de l'archéobotanique qui dérive de la xylologie, discipline qui étudie la structure et les propriétés physiques, mécaniques et chimiques du bois. L'anthracologie se fonde

sur l'identification de charbons de bois archéologiques ou de contextes sédimentaires naturels, sur la base de caractères anatomiques distinctifs. L'identification des charbons de bois formés par la carbonisation ou pyrolyse du bois (combustion incomplète) (Antal et al., 2010 ; Elyounssi et al., 2010), mis au jour en contextes archéologiques,

apporte des informations cruciales sur l'histoire de la végétation, l'histoire biogéographique et les conditions climatiques du passé, ainsi que sur la dynamique des interactions homme – milieu – ressources végétales (Chabal et al., 1999 ; Roiron et al., 2013 ; Baton et al., 2017 ; Dotte-Sarout & Kahn, 2017).

Le sujet d'étude initial du xylologue et de l'antracologue est donc l'anatomie du bois, tissu d'origine secondaire (issu du cambium), complexe et d'une grande variabilité selon les groupes systématiques et les taxons, dont les rôles sont le soutien de la plante, la conduction de la sève brute et le stockage de réserves. Aussi, l'anatomie du bois peut résulter soit de l'histoire évolutive, avec des caractéristiques partagées entre différents taxons, soit de contraintes écologiques, susceptibles d'induire des réponses identiques dans des groupes taxonomiques non apparentés. Les caractères anatomiques sont sujets à une certaine variabilité et cette plasticité phénotypique peut être plus ou moins exprimée en fonction des ressources disponibles dans le milieu (Marguerie et al., 2010). On parle de convergence pour des caractères identiques trouvés chez des espèces

pouvant être éloignées phylogénétiquement (Baas, 1982 ; Zhang, 1992).

Le présent travail porte sur l'étude de la diversité anatomique de plusieurs espèces ligneuses de la région méditerranéenne. Son objectif est la réalisation d'une clé de détermination de ces espèces, basée sur l'anatomie du bois. La comparaison de la clé obtenue avec la phylogénie APG IV (APG IV, 2016) devrait permettre d'identifier les divergences et convergences, qui pourront être mises en lien avec l'écologie des espèces. Ces résultats devraient permettre de préciser si l'anatomie du bois est plutôt influencée par l'écologie ou bien par des patrons génétiques expliquant des relations phylogénétiques.

MATERIEL ET METHODES

1- Site d'échantillonnage, collecte et traitement des échantillons

Quatre sites ont été sélectionnés dans des zones relativement homogènes et typiques du pourtour méditerranéen. Les caractéristiques géographiques, climatologiques et physiques (contexte géologique et édaphique) des stations sont présentées (Table 1).

Table 1. Caractéristiques des sites d'échantillonnage. Les données climatologiques sont issues de <https://odee.herault.fr/> et de <https://oreme.org/> (pour Le Coulet, poste météorologique de St Maurice-de-Navacelles et pour le col de Fambétou, St Mathieu-de-Trévières)

Caractéristiques Physiques / Sites	La Rouvière (Montarnaud)	Le Coulet – Ferrusac	La Plâtrière (Arboras)	Col de Fambétou
Latitude	43°39'22" N	43°47'20" N	43°43'41"N	43°47'16"N
Longitude	03°40'19" E	03°28'55" E	03°28'05"E	03°48'19"E
Etage bioclimatique (Ozenda, 1975)	méso-méditerranéen	supra-méditerranéen	méso-méditerranéen	méso-méditerranéen
Températures moyennes annuelles	13,6°C	11,4°C	13,1°C	13,4°C
Précipitations moyennes annuelles	727 mm	766 mm	721 mm	738,5 mm
Substratum	Calcaire à chaille / Marnes	Calcaire karstique	Calcaire marneux (marnes grises)	Calcaire
Caractéristiques du sol	Profond, acide (décarbonaté), drainant	Maigre, très drainant, basique	Compact, basique / neutre, peu drainant	Maigre, basique, drainant

Dans une zone de 400 m² de rayon (superficie choisie de manière arbitraire), l'abondance relative (classes d'abondance) des espèces ligneuses, arbustives et arborescentes, est évaluée ([Table 1](#)). Ces données sont préalablement analysées à l'aide d'une Analyse Factorielle des Correspondances (AFC), approche statistique multivariée descriptive et inférentielle réalisée à partir du tableau de contingence comprenant les stations (profils-lignes) et les espèces dont l'abondance / station est spécifiée (profils-colonnes) ([Annexe 1](#)). Cette analyse est destinée à mettre en évidence des groupes écologiques et l'identification des espèces ayant des exigences écologiques comparables. Les résultats obtenus serviront de support aux interprétations concernant les divergences et convergences anatomiques des espèces étudiées.

Des échantillons de branche d'une dizaine de cm ont été collectés, en prenant garde à ce que le prélèvement impacte le moins possible le développement de la plante. Ils ont été séchés pendant une semaine à 40°C dans une étuve, puis débités et carbonisés dans un four à moufle. Les échantillons séchés ont été emballés dans du papier d'aluminium, afin que la carbonisation soit optimale (milieu anoxique / conditions anaérobies). Ils ont été ensuite disposés sur une plaque de métal et enfouis sous du sable de Fontainebleau afin d'être carbonisés pendant 40 minutes, à 450°C. La température du four a été relevée toutes les 15 min pour vérifier que la température ne s'élève pas trop lors de la phase exothermique de la pyrolyse (production d'énergie sous forme de chaleur). Les échantillons ont été récupérés le lendemain après refroidissement à température ambiante ([Limier et al. 2018](#)).

2- Description de l'anatomie du bois des espèces étudiées et construction d'une clé d'identification

L'anatomie du bois des espèces étudiées a été décrite sur la base de critères présentés dans des ouvrages de référence ([Schweingruber, 1990](#) ; [Vernet, 2001](#)). Lorsque des caractères étaient manquants ou jugés trop imprécis, ils

ont été définis après observation des échantillons à l'aide d'un microscope à réflexion, équipé d'une caméra numérique. Ces photographies nous ont permis de travailler en post-capture, de définir et de comparer les espèces sur la base de leurs caractéristiques anatomiques présentées en [Annexe 2](#).

Les informations recueillies par l'analyse de l'anatomie des charbons de bois nous ont permis d'établir une clé d'identification. La partie de la clé comprenant les Angiospermes a été comparée à la classification APG IV ([APG IV, 2016](#)). La comparaison clé / APG IV nous a permis d'estimer la valeur systématique de notre approche et par extension, celle des clés présentées dans les atlas anatomiques.

3- Relations entre les espèces appartenant aux Angiospermes et les caractères anatomiques

La matrice (tableau disjonctif complet) des données anatomiques recueillies comprend en ligne, les espèces échantillonnées, et en colonne, les caractéristiques anatomiques codées selon différentes modalités ([Annexe 3](#)). Une Analyse des Correspondances Multiple (ACM) a été réalisée dans l'objectif de mettre en évidence des groupes d'espèces ligneuses sur la base de modalités communes de leurs caractères anatomiques. La relation entre les modalités des caractères anatomiques renseigne sur la signification systématique de ces caractères et sur l'existence d'éventuelles stratégies anatomiques. Ces dernières peuvent être inférées en croisant les caractéristiques anatomiques et les paramètres écologiques de leur milieu de prédilection définies par la première AFC. D'autres traits écologiques des espèces étudiées (source : www.tela-botanica.fr) seront également utilisés pour interpréter les caractères anatomiques observés.

RESULTATS

1- Distinction des stations sur la base de cortèges floristiques

L'AFC (plan factoriel 1-2 ; 94 % d'inertie) réalisée à partir du tableau de contingence couplant les sites d'échantillonnage et l'abondance relative des espèces permet de définir trois ensembles correspondant à des cortèges floristiques distincts (Fig. 1). L'axe 1 discrimine les sites d'Arboras et le col de Fambetou, d'une part, du Coulet et de La Rouvière, d'autre part. L'axe 2 distingue Le Coulet de La Rouvière. Les 3 ensembles identifiés correspondent à :

- chênaie sclérophylle à chêne vert (Arboras, Fambetou), caractérisée par *Quercus ilex*, *Arbutus unedo*, *Pistacia lentiscus*, *Pistacia terebinthus*, *Quercus coccifera* et *Rhamnus alaternus*,
- lande à buis (Le Coulet), comprenant *Acer monspessulanum*, *Acer campestre*, *Amelanchier ovalis*, *Buxus sempervirens* et *Prunus spinosa* ;
- chênaie caducifoliée à chêne pubescent (La Rouvière), caractérisée par *Quercus pubescens*, *Crataegus monogyna*, *Erica arborea*, *Ilex aquifolium* et *Prunus avium*.

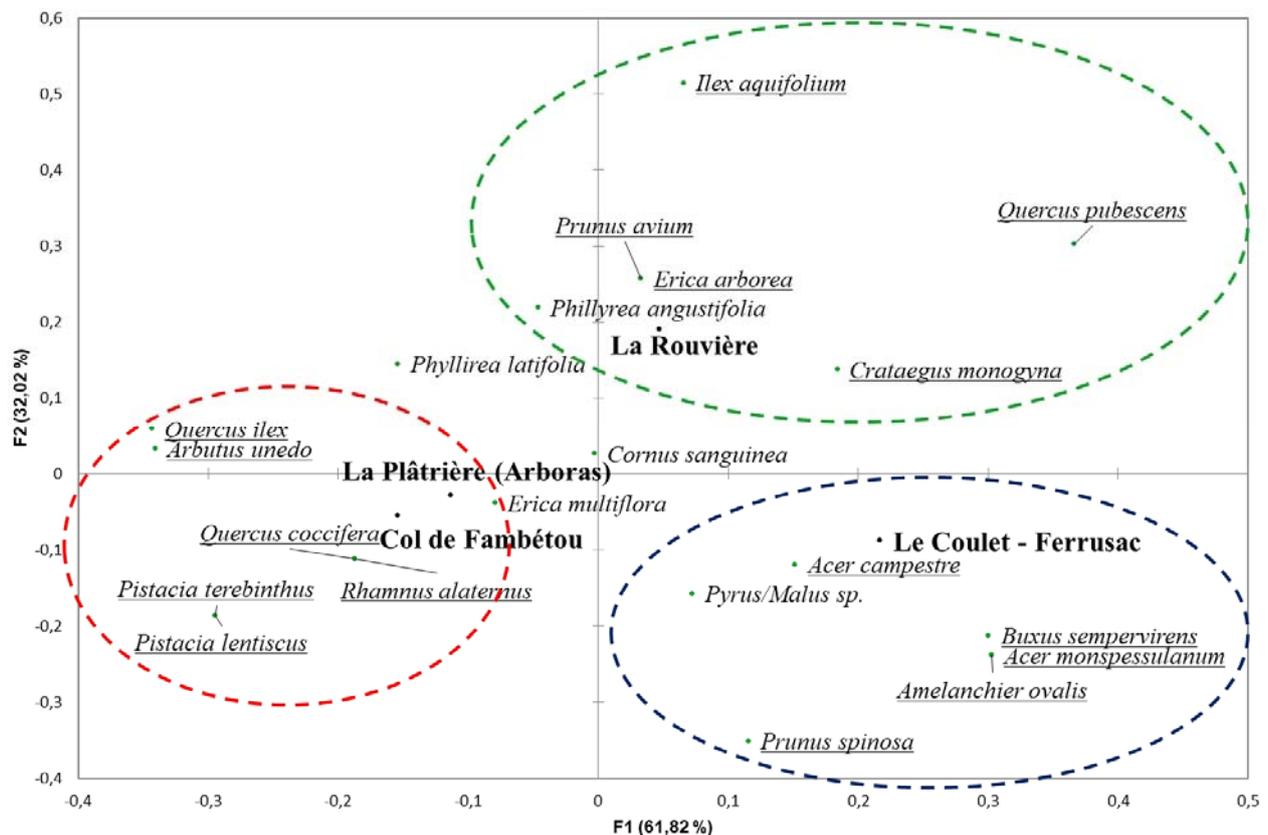


Figure 1. Résultat de l'Analyse Factorielle des Correspondances (AFC – plan factoriel 1-2) réalisée sur le tableau de contingence comprenant les sites et les espèces présentes, catégorisée par classe d'abondance.

2- Construction d'une clé d'identification

La clé de détermination présentée Figure 2 a été choisie, parmi plusieurs combinaisons possibles, pour sa simplicité d'utilisation.

Cependant, plusieurs espèces ne se distinguent pas les unes des autres : *Acer campestre* et *Acer monspessulanum*, *Phillyrea angustifolia* et *Phillyrea latifolia*, *Quercus coccifera* et *Quercus ilex*. Ces binômes d'espèces, qui correspondent à des types

morphologiques, représentent 30,76 % de l'effectif total (26 espèces). La partie de la clé correspondant aux Angiospermes a été

comparée à la phylogénie [APG IV \(2016\)](#) (Annexe 4) sur laquelle sont replacées les familles des espèces étudiées.

En coupe transversale	
1a. Bois d'apparence uniforme ; sans fibre de soutiens, uniquement composé de trachéides	2
1b. Bois avec des structures différenciées ; présence de fibres et de vaisseaux conducteurs bien apparents	5
Clé des bois homoxylés	
2a. Canaux résinifères présents.....	<i>Pinus halepensis</i>
2b. Canaux résinifères absents.....	3
3a. Paroi des cellules des trachéides du bois initial épaisses	<i>Juniperus oxycedrus</i>
3b. Paroi des cellules des trachéides du bois initial fines	4
4a. Forme centrale des ponctuations ronde.....	<i>Juniperus phoenicea</i>
4b. Forme centrale des ponctuations en amande.....	<i>Juniperus communis</i>
Clé des bois hétéroxylés (départ en coupe transversale)	
5a. Distinction des cernes facile	6
5b. Distinction des cernes difficile	15
6a. Distinction identique des vaisseaux les uns par rapport aux autres en début et fin de cerne	7
6b. Distinction différente des vaisseaux les uns par rapport aux autres en début et fin de cerne.....	11
7a. Disposition solitaire des vaisseaux les uns par rapport aux autres en début de cerne (type mixte possible, ex. <i>Acer</i>)	8
7b. Disposition flammée des vaisseaux les uns par rapport aux autres en début de cerne.....	12
7c. Disposition groupée en grappe des vaisseaux les uns par rapport aux autres en début de cerne.....	<i>Ilex aquifolium</i>
7d. Disposition accolée en file radiale des vaisseaux les uns par rapport aux autres en début de cerne.....	<i>Prunus avium</i>
8a. Disposition diffuse des vaisseaux dans le cerne.....	9
8b. Disposition diffuse à semi-poreuse des vaisseaux dans le cerne	13
9a. Petite taille des vaisseaux en début de cerne (20 à 50 µm de diamètre)	<i>Malus sylvestris-Pyrus spinosa</i>
9a. Taille intermédiaire des vaisseaux en début de cerne (50-100 µm de diamètre)	10
10a. Perforations simples.....	<i>Acer</i>
10b. Perforations scalariformes	<i>Cornus sanguinea</i>
11a. Vaisseaux disposés solitairement en début de cerne et flammé en fin de cerne.....	<i>Quercus pubescens</i>
11b. Vaisseaux disposés solitairement en début de cerne et groupés en grappe en fin de cerne	<i>Pistacia terebinthus</i>
12a. Disposition diffuse des vaisseaux à travers le cerne	<i>Phillyrea</i>
12b. Disposition diffuse à semi-poreuse des vaisseaux à travers le cerne	<i>Rhamnus alaternus</i>
13a. Parenchyme apotrachéal en chaînettes et bandes.....	<i>Amelanchier ovalis</i>
13b. Parenchyme apotrachéal essentiellement diffus	<i>Prunus spinosa</i>
13c. Parenchyme apotrachéal diffus et agrégé (groupes ou grappes)	14
14a. Perforations simples.....	<i>Erica multiflora</i>
14b. Perforations scalariformes	<i>Erica arborea</i>
15a. Disposition solitaire des vaisseaux les uns par rapport aux autres en début et fin de cerne (type mixte possible, ex. <i>Acer</i>)	16
15b. Disposition accolée en file radiale des vaisseaux les uns par rapport aux autres en début et fin de cerne.....	17
15c. Disposition flammée des vaisseaux les uns par rapport aux autres en début et fin de cerne ...	<i>Quercus ilex-coccifera</i>
16a. Parenchyme apotrachéal essentiellement diffus.....	<i>Buxus sempervirens</i>
16b. Parenchyme apotrachéal en chaînettes et bandes.....	<i>Crataegus monogyna</i>
17a. Disposition diffuse à semi-poreuse des vaisseaux à travers le cerne	<i>Arbutus unedo</i>
17b. Disposition poreuse des vaisseaux à travers le cerne.....	<i>Pistacia lentiscus</i>

Figure 2. Clé d'identification des ligneux échantillons sur la base de caractères anatomiques

3- Relations entre les espèces appartenant aux Angiospermes et les caractères anatomiques

Une Analyse des Correspondances Multiples (ACM) est réalisée à partir du tableau disjonctif comprenant les espèces étudiées (Angiospermes seulement, les Gymnospermes ayant été différenciées de par leur bois homoxylé) et les différentes modalités prises par les caractères anatomiques du bois. Elle permet de montrer, dans l'espace factoriel 1-2 (34,95% d'inertie), comment les espèces sont associées sur la base de leurs caractéristiques anatomiques (Fig. 3). Si l'on ne tient compte que des espèces qui contribuent le plus à la définition des axes factoriels 1-2, nous constatons que 4 ensembles se distinguent :

(1) les trois espèces du genre *Quercus* (*Q. coccifera*, *Q. ilex* et *Q. pubescens*) expliquées par l'axe 1 (20,62 % d'inertie)

et par les modalités anatomiques L-RAY-2, PONC-2 et VS-CER-2, pour ne citer que les plus significatives (voir Annexe 3 pour la signification des codes),

- (2) *Ilex aquifolium* sur l'axe 1, à l'opposé des dernières espèces citées (coordonnées négatives)
- (3) un ensemble constitué de *Buxus sempervirens*, *Erica arborea* et *E. multiflora*, se distinguant grâce à l'axe 2 (14,33 % d'inertie - coordonnées positives) sur la base des modalités anatomiques L-RAY-0, PERF-1 et VS-BF-0 ;
- (4) un groupe constitué d'*Arbutus unedo*, *Pistacia lentiscus* et *Prunus avium*, par le biais des modalités anatomiques PONC-1, VS-BF-1 et VS-BI-1 sur les coordonnées négatives de l'axe 2 (Figs. 3 et 4).

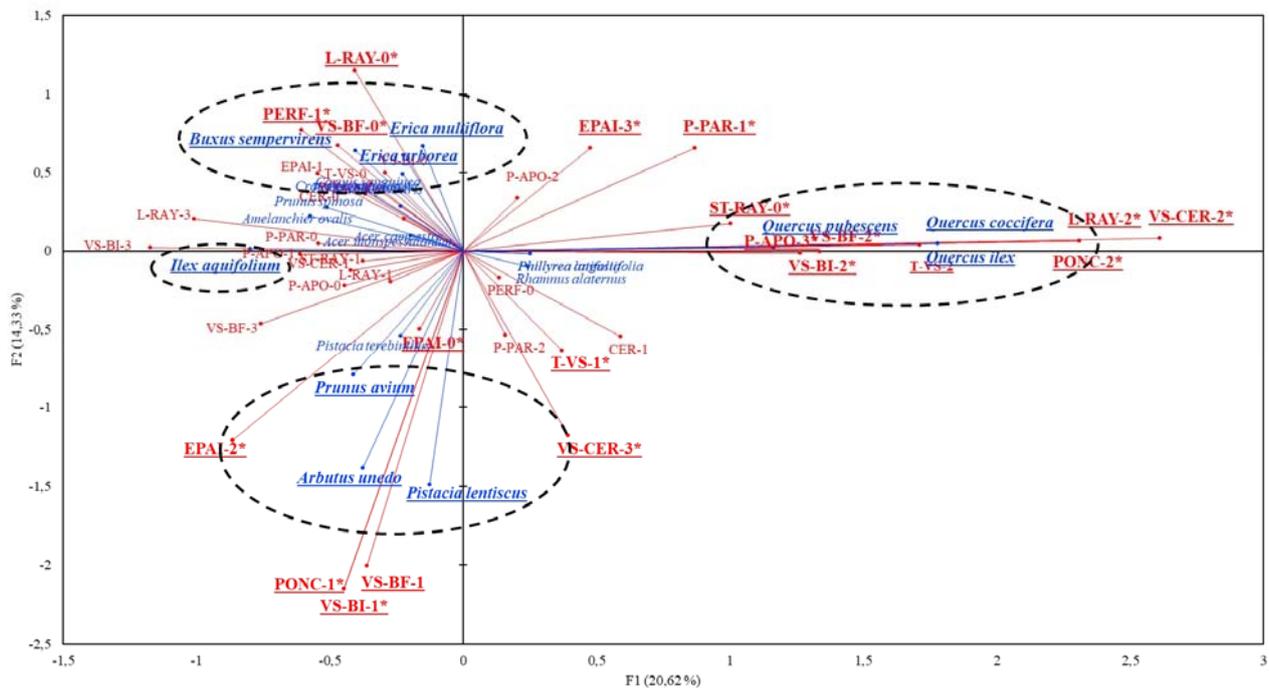


Figure 3. Résultats de l'Analyse des Correspondances Multiples (ACM – plan factoriel 1-2) réalisée sur le tableau disjonctif complet des espèces décrites par des caractères anatomiques définis par différentes modalités. Les 4 ensembles d'espèces (espèces contribuant à la définition du plan factoriel 1-2) sont mis en évidence.

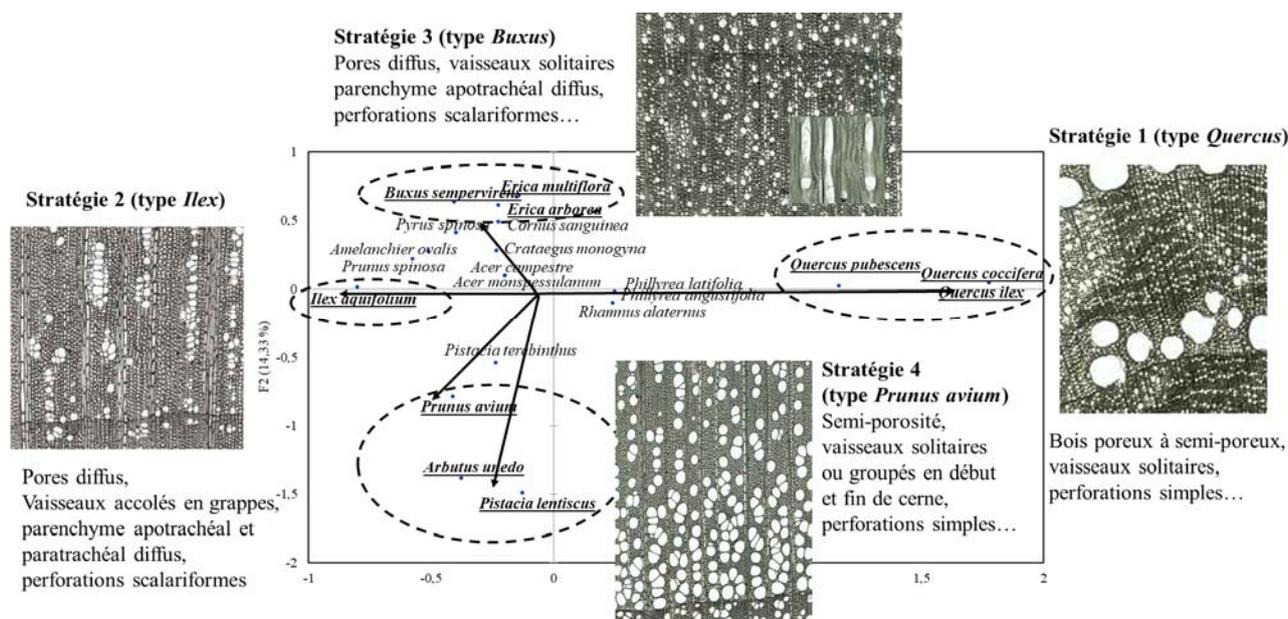


Figure 4. Stratégies éco-anatomiques distinguées par l'Analyse des Correspondances Multiples. Les illustrations de bois sont issues de <http://www.woodanatomy.ch/>

DISCUSSION

1- Comparaison entre la clé d'identification et la phylogénie APG IV

L'utilisation d'une clé d'identification se limite à déterminer la nature d'une essence étudiée, et n'a pas vocation à mettre en lumière des relations phylogénétiques et donc une quelconque notion évolutive. Ceci est le rôle des taxonomistes ou systématiciens évolutionnistes, qui cherchent à reconstituer l'histoire évolutive des organismes sur la base de caractères (morphologiques, anatomiques et/ou moléculaires) dérivés partagés, les synapomorphies. L'utilisation des synapomorphies peut dans certains cas être utile pour construire une clé d'identification. C'est ce qui nous a permis de séparer les Gymnospermes des Angiospermes, sur la base de la structure générale de leur bois : homoxylé chez les Gymnospermes et hétéroxylé chez les Angiospermes. Il existe toutefois des exceptions, comme les Gnétopsides (Gymnospermes avec bois hétéroxylé) ou *Amborella* (Angiosperme basale avec un bois homoxylé). Cependant, chez les végétaux, qui sont des organismes

dotés d'une grande capacité d'acclimatation et de plasticité écologique, abiotique et biotique, il se peut que des caractères similaires puissent être partagés entre espèces non apparentées (Meinzer, 2003). On parle dans ce cas de convergence évolutive, qui correspond au mécanisme conduisant des espèces soumises aux mêmes contraintes environnementales à partager des traits phénotypiques identiques et ainsi, à s'adapter à un même milieu.

L'adaptation de taxons à un milieu est donc susceptible de générer des convergences anatomiques. Elle explique pourquoi certaines espèces de clades différents présentent des caractères anatomiques identiques et se retrouvent proches dans la clé d'identification. C'est le cas de *Buxus sempervirens* (Eudicots basales / Buxales) et *Crataegus monogyna* (Eudicots / Rosidées / Fabidées) dans la section 12 ou d'*Arbutus unedo* (Eudicots / Astéridées basales) et *Pistacia lentiscus* (Eudicots / Rosidées / Malvidées) dans la section 13 (Fig. 2). Enfin, s'il est commun de trouver des convergences à des niveaux taxonomiques relativement bas (genre, espèces), on peut en trouver à des niveaux taxonomiques plus élevés. C'est le cas de la perforation scalariforme (PERF-1), caractère

partagé entre les Buxaceae et les Ericaceae (Carlquist, 1982). Il faut cependant relativiser car certaines exceptions peuvent être dues au hasard ou à la fiabilité des caractères utilisés. Par conséquent, pour étayer nos hypothèses, l'examen de l'anatomie du bois d'autres taxons proches phylogénétiquement devrait être réalisé.

2- Les différentes stratégies écologiques expliquées par les analyses statistiques

L'Analyse des Correspondances Multiples (ACM) a permis de distinguer 4 groupes d'espèces d'Angiospermes sur la base de caractéristiques anatomiques proches, convergentes ou identiques. En comparaison des résultats de l'Analyse Factorielle des Correspondances (AFC) qui ont permis de définir des cortèges floristiques en fonction de paramètres bioclimatiques, la différenciation des 4 ensembles nous permet de définir des stratégies éco-anatomiques distinctes. C'est-à-dire des types anatomiques associés à l'écologie des espèces (Fig. 4).

Par exemple, le site de La Rouvière est un sous-bois à tendance fraîche, humide, au sol profond, sur substrat siliceux (calcaire à chailles) (Fig. 1). On peut supposer que dans ce type d'environnement la compétition pour la lumière est plus rude que dans les autres sites étudiés. Les espèces retrouvées le plus souvent sous ces conditions sont *Erica arborea*, *Ilex aquifolium* et *Prunus avium*, mais elles se distinguent cependant par des stratégies différentes selon l'ACM (cf. Fig. 4). *Erica arborea* est une espèce calcifuge, favorisée ici par la nature siliceuse du substrat. Son caractère héliophile et thermophile suggère qu'elle constitue un stade antérieur de la succession, avant la fermeture du milieu. *Ilex aquifolium* est un arbre sciaphile, capable de se développer dans les endroits obscurs tels que les sous-bois (Béguin, 2001). Le caractère qui le définit le plus est "la disposition en grappe des vaisseaux en début de cerne" (VS-BI-3), ce qui est également le cas "en fin de cerne" (VS-BF-3). *Prunus avium* est une espèce forestière de ripisylve ou de lisière, plus

héliophile que le houx, mais recherchant des endroits frais et des sols profonds, le pH n'ayant aucune influence. Sur l'axe F1, à l'opposé de *Ilex aquifolium* (Stratégie 2), se trouvent *Quercus coccifera* et *Quercus ilex* (Stratégie 1), qui sont des espèces héliophiles caractérisées par les caractères "vaisseaux flammés en début et en fin de cerne" (VS-BF-2, VS-BI-2), ainsi que par "disposition des vaisseaux semi-poreux" (VS-CER-2). Ces arbres font partie des cortèges de garrigue (matorral ouvert sur calcaire) du Col de Fambétou et de La Plâtrière (Arboras). La répartition de ces espèces suggère que la variable qu'explique l'axe F1 de l'ACM est liée à la disponibilité en eau dans le sol, avec en valeur négative les espèces de milieux frais à sols profonds, et en valeur positive les espèces préférant les milieux secs à sols pauvres et drainants. Il est important de noter que la crédibilité de ce constat est soutenue car les espèces nommées précédemment se tiennent très près de l'axe F1.

C'est pour la même raison que l'on peut dire que dans l'ACM, les espèces plus proches de l'axe F2 seront davantage expliquées par cet axe que par F1. Par exemple, la position légèrement négative sur l'axe F1 d'*Arbutus unedo* et de *Pistacia lentiscus* ne signifie pas une préférence pour un milieu frais, ces espèces ayant été trouvées dans le même milieu que *Quercus coccifera* et *Quercus ilex*. Par contre, leur position proche de l'axe négatif de F2, puis les caractères "vaisseaux en début et fin de cerne disposés en file radiales" (VS-BI-1, VS-BF-1), traduiraient une adaptation permettant une circulation de la sève différente par rapport aux espèces du genre *Quercus*. Il a en effet été démontré que l'anatomie de la tige chez les végétaux (donc le tronc chez les ligneux) est intimement liée à la stratégie de mobilisation des ressources hydriques (Zanne et al., 2010). Nous pouvons supposer qu'un type différent de vaisseaux permet à cette espèce d'exploiter une niche différente de ces derniers. Chez ces espèces thermophiles, la disposition des vaisseaux va donc permettre de caractériser leurs stratégies au sein de ces milieux.

Sur les coordonnées positives de l'axe F2, la stratégie 3 (Figs. 3 et 4), définie par les caractères “perforations scalariformes” (PERF-1) et “vaisseaux disposés de manière solitaires en fin de cerne” (VS-BF-0), se démarque. Cette stratégie rassemble *Buxus sempervirens*, *Erica arborea* et *Erica multiflora*. Ces espèces présentent également des vaisseaux solitaires en début de cerne (VS-BI-0). Une hypothèse serait que l'axe F2 concerne des adaptations relatives aux types de sols et à la demande lumineuse des espèces.

Cette stratégie 3 est adoptée par des espèces de sites différents, à pH acide et basique, donc ce facteur n'est définitivement pas une cause des adaptations présentées précédemment. Ici, le buis est une espèce calcicole et les bruyères, surtout *E. arborea*, sont silicoles mais ils partagent les mêmes caractères anatomiques. Cependant, la nature des sols (calcaire, siliceux) et leurs aspects (profondeur, type d'humus) impactent la rétention d'eau, car les sols à prédominance calcaire auront tendance à moins bien l'accumuler que les sols siliceux (Michalet, 2002).

Nous pouvons supposer que les espèces présentant des vaisseaux solitaires et des perforations scalariformes n'ont pas besoin de prélever une quantité conséquente d'eau du sol, ce type de perforations pouvant empêcher la sève brute de dévier vers les extrémités par les rayons pour la rediriger vers les feuilles plus hautes. Puis, faire des vaisseaux de manière “éparse” permettrait d'économiser de l'énergie durant la croissance. Dans les coordonnées positives de l'axe F2, la compétition pour la lumière n'est pas très intense.

Inversement, nous pouvons suggérer que les caractéristiques “vaisseaux accolés en file radiale en début et en fin de cerne” (VS-BI-1, VS-BF-1) permettraient à des espèces de sol plus sec, telles qu'*Arbutus unedo* et *Pistacia lentiscus*, de pouvoir acheminer une quantité soutenue et continue de sève brute pour la photosynthèse dès que des précipitations ont lieu (Figs. 3 et 4, Stratégie 4). Pour des espèces pionnières (de matorral pour *Arbutus*

unedo et *Pistacia lentiscus*), on peut supposer que de tels vaisseaux peuvent aider à prélever beaucoup d'eau, à amener une grande quantité de sève brute aux feuilles, et induire une photosynthèse intense pour leur permettre d'émerger sur un sol très drainant et survivre face à de la compétition intense. Ils permettraient aussi à des espèces non pionnières comme *Prunus avium* de croître et se faire une place dans un sous-bois déjà établi. Ici, la disposition des vaisseaux serait une adaptation à la compétition interspécifique, opérant à différents stades de vie des espèces.

Ces hypothèses sont supportées par le fait que les espèces les mieux définies par cette stratégie appartiennent aux cortèges de “La Rouvière” et “Le Coulet Férussac”, qui sont des sites relativement frais et plus ou moins fermés (Figs. 1, 3 et 4). Elle n'est cependant pas soutenue par Alder et al. (2013) qui ont trouvé que des vaisseaux isolés seraient plutôt corrélés à des milieux xériques, et vice versa.

Le cortège suivant la stratégie 4, à l'opposé de la stratégie 3, est défini par des vaisseaux disposés différemment. Les précipitations sur les quatre sites étant du même ordre de grandeur (Table 1), mais les sols de nature différente, on suppose que la disposition des vaisseaux est donc influée par la capacité du sol à être plus ou moins drainant. Plus intéressant encore, selon l'Annexe 1, *Erica multiflora* est une espèce présente dans le cortège d'espèces trouvée à La Platrière, avec *Arbutus unedo*, *Pistacia terebinthus* et *Prunus avium*. On peut suggérer que leurs positions opposées dans le plan factoriel 1-2 de l'ACM traduit une stratégie d'absorption d'eau différente, qui peut permettre notamment à *Erica multiflora* d'exploiter une niche spécifique dans son milieu. Sur l'axe F2, on distingue donc deux stratégies d'absorption d'eau bien distinctes : à la fois entre différents types d'écosystèmes mais également localement au sein d'un même site (Annexe 1).

Les caractères anatomiques présentés ci-dessus permettraient aux espèces, selon les caractéristiques édaphiques du milieu, de réaliser leur photosynthèse. Les espèces

végétales ont un métabolisme adapté à une gamme de pH définie et à un certain type de sol, ce qui expliquerait les cortèges observés en valeurs positives et négatives de l'axe F2. Les vaisseaux en files radiales d'*Arbutus unedo* et *Pistacia terebinthus* leur permettent d'absorber une forte quantité d'eau lors des pluies pour pallier l'impact de conditions xériques et de sols très drainants sur lesquels ils sont installés. À l'inverse, des vaisseaux solitaires et épars qui caractérisent la stratégie 3 suffisent pour subsister dans un sol peu drainant et dans un sous-bois humide.

Nous déduisons donc de nos interprétations que les espèces de stratégie 4 sont caractérisées par un mode de vie héliophile et les espèces de stratégie 3 par un mode de vie semi-héliophile.

3- Relation entre l'anatomie, le milieu de croissance et la phylogénie

Les 4 stations étudiées ont été choisies, car elles possédaient toutes des biotopes différents bien que des similitudes peuvent être notées pour La Plâtrière (Arboras) et Le Col de Fambétou, deux stations caractérisées par un matorral à chêne vert. Nous avons pu faire ressortir plusieurs stratégies adaptatives, qui mettent en avant des processus de convergence évolutive. L'exemple le plus flagrant est celui associé aux coordonnées positives de l'axe F2 : la stratégie 3. Nous expliquerons le cas des coordonnées négatives et de l'axe F1 ultérieurement.

Cette stratégie 3 caractérise les genres *Buxus* et *Erica*, qui sont respectivement membres des ordres des Buxales (Eudicots basales) et des Ericales (Astéridées). Ces genres sont éloignés phylogénétiquement, mais également dans l'espace dans le cas des *Erica*, non trouvées sur les mêmes sites. On a ici un exemple de convergence "écologique" et évolutive, car *Buxus sempervirens* et *Erica arborea* partagent le caractère "perforation scalariforme", qui selon notre précédente hypothèse n'est pas une adaptation induite par le type de sol. Mais, cela peut aussi être caractérisé par une sécheresse saisonnière, car rappelons que les milieux de *Buxus*

sempervirens et *Erica arborea* sont des milieux frais et celui d'*Erica multiflora* est sec (Fig. 4).

Cependant, il nous faudrait connaître le type de perforation des autres *Erica* afin de savoir quel type de perforation est, à leur niveau, une adaptation. De la même manière, nous pourrions être certains que la perforation scalariforme est une convergence évolutive spécifique aux milieux frais en recherchant ce caractère chez d'autres taxons inféodés à ce type de milieu. Si chez les Rosidées de notre étude, la perforation scalariforme n'est pas présente, chez les Astéridées c'est un caractère variable. Une analyse sur les taxons étudiés ne permet pas de dire lequel de ces deux états de caractères est dérivé de l'autre, et avoir d'autres taxons "intermédiaires" nous permettrait de savoir quelle hypothèse est la plus parcimonieuse.

Avec les espèces de nos cortèges, nous avons remarqué que la perforation scalariforme était présente uniquement chez des espèces présentes en milieu fermé, du côté positif de l'axe F2, mais pas chez la totalité des espèces. À contrario, le caractère "perforation solitaire en début de cerne" (et en fin de cerne également) est présent chez toutes ces espèces, même celles peu soutenues par l'ACM.

Au niveau des coordonnées négatives de l'axe F2, un cas de convergence évolutive pourrait expliquer la stratégie 4, employée par *Arbutus unedo* (Ericales, Astéridées) et *Pistacia lentiscus* (Sapindales, Rosidées). Ce sont deux espèces éloignées phylogénétiquement dont la stratégie commune est expliquée par des caractères qu'ils ont en commun ("Vaisseaux disposés en files radiales en début de cerne", "Vaisseaux disposés en files radiales en fin de cerne" et "ponctuation ronde et élargie" (PONC-1)), malgré le codage globalement différent pour les autres critères anatomiques. Cette donnée met encore une fois en avant, le fait que l'écologie semble avoir modelé les caractéristiques anatomiques, pour des caractères bien précis. Cet exemple montre que différentes stratégies peuvent être utilisées, pour des espèces du même écosystème, *Arbutus unedo*, *Erica multiflora*,

Pistacia lentiscus et *Quercus coccifera* étant toutes les quatre du matorral méditerranéen.

Au niveau des coordonnées positives de F1, nous retrouvons les trois espèces de *Quercus*. *Quercus coccifera* et *Quercus ilex*, chênes sclérophylles, sont caractérisés par des vaisseaux semi-poreux et une limite de cerne difficilement distinguable, symboles d'un apport hydrique faible pendant l'année et une saison froide très courte. Dans un écosystème de type matorral, il est normal de constater ce type d'adaptation, provoquée par une "mauvaise saison" ralentissant la croissance mais ne marquant pas d'arrêts prononcés. Nous remarquons enfin que *Quercus pubescens*, chêne caducifolié, qui est situé en coordonnées positives de F1 et moins bien expliqué par l'ACM que ses deux confrères, possède un codage de caractères relativement différent, notamment avec une limite de cerne prononcée et des vaisseaux conducteurs très large (Figs. 3 et 4). On constate ici encore l'hétérogénéité des tissus au sein d'un même genre, qui permet à des individus très apparentés génétiquement d'exploiter des stratégies, donc des niches écologiques, différentes.

Qu'il s'agisse de convergences évolutives ou de synapomorphies potentielles, toutes les adaptations évoquées dans cette étude ont pour point commun d'être partagées par des espèces dont l'écologie est similaire, même si elles ne sont pas apparentées. Nous sommes ici en mesure de dire qu'à un certain niveau, dans l'histoire évolutive, l'écologie a façonné l'anatomie, mais que l'anatomie du bois, si elle est considérée seule, ne peut pas permettre la réalisation d'une phylogénie correcte.

CONCLUSION

Notre étude a permis de mettre en évidence des caractères adaptatifs en relation avec l'écologie des milieux. De plus, les critères que nous avons relevés nous ont permis d'établir une clé d'identification fiable, avec un minimum de caractères.

L'anatomie du charbon de bois ne représente toutefois qu'une partie des adaptations

possibles, d'autant plus que nous nous sommes intéressés qu'aux parties aériennes de l'appareil végétatif, dont l'anatomie et la morphologie répondent aussi aux conditions environnementales (Meinzer, 2003). Nous avons choisi de ne pas porter d'intérêt au caractère caduc et sempervirent du feuillage lors de l'année, ni à la morphologie foliaire ou à l'anatomie racinaire. Une prochaine étude pourrait s'intéresser à ce type d'adaptation et réaliser une clé d'identification avec ces paramètres permettrait une approche complémentaire à la nôtre, mais trouverait ses limites dans certain cas comme l'étude d'une charbonnière.

Il ne faut pas oublier également que notre ACM n'explique que 34,95 % des résultats et qu'en conséquence, nos interprétations doivent être prises avec un certain recul. Les autres axes factoriels pourraient receler d'autres informations.

Néanmoins, nos résultats comportent selon nous quelques preuves tangibles du fait que la relation "Écologie-Anatomie" prédomine sur la relation "Phylogénie-Anatomie". Nous avons pu voir que certaines adaptations anatomiques peuvent être caractéristiques d'un type de milieu, notamment la disposition des vaisseaux en début et fin de cerne. Ce dernier caractère semble très corrélé à l'écologie des stations, et établir un protocole pour comprendre cette relation serait intéressant. Enfin, le fait que l'anatomie soit mieux corrélée à la localité qu'à la phylogénie atteste la faible fiabilité de l'anatomie du bois pour reconstruire l'évolution des Angiospermes.

La diversité des caractéristiques anatomiques dévoile les adaptations qui ont permis aux végétaux de coloniser la surface du globe. Elle permet d'avoir un témoin du milieu dans lequel l'arbre a grandi, ce qui est donc un objet d'étude de qualité en paléoenvironnement. Étudier à quel point une espèce est ubiquiste ou au contraire inféodée à un type de milieu permettrait d'ajuster le raisonnement de manière plus précise et de mieux comprendre les assemblages d'espèces, puis de mieux définir leurs niches écologiques.

REFERENCES

- Adler P.B., Fajardo A., Kleinhesselink A.R., Kraft N.J.B. (2013). Trait-based tests of coexistence mechanisms. *Ecology Letters*, 16 : 1294-1306.
- Antal M.J., Grønli M. (2003). The Art, Science, and Technology of Charcoal Production. *Industrial & Engineering Chemistry Research*, 42 : 1619-1640.
- APG IV (2016). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV, *Botanical Journal of the Linnean Society*, 181(1) : 1-20.
- Baas P. (1982). Systematic, phylogenetic, and ecological wood anatomy - history and perspectives. In : P. Baas (éd.), *New perspectives in wood anatomy. Forestry Sciences, vol 1*. Springer, Dordrecht, pp. 23-58.
- Baton F., Tu T.T.N., Derenne S., Delorme A., Delarue F. & Dufraisse A. (2017). Tree-ring $\delta^{13}\text{C}$ of archeological charcoals as indicator of past climatic seasonality. A case study from the Neolithic settlements of Lake Chalain (Jura, France). *Quaternary International*, 457 : 50-59.
- Béguin C. (2001). La forêt de houx des Follatères | The Holly Forest of «Follatères». *Swiss Forestry Journal*, 152 : 335-342.
- Demirbas A. & Arin G. (2003). An Overview of Biomass Pyrolysis. *Fuel and Energy Abstracts*, 44(4) : 243-244.
- Dotte-Sarout E. & Kahn J.G. (2017). Ancient woodlands of Polynesia: a pilot anthracological study on Maupiti Island, French Polynesia. *Quaternary International*, 457 : 6-28.
- Elyounssi K., Blin J. & Halim M. (2010). High-yield charcoal production by two-step pyrolysis. *Journal of Analytical and Applied Pyrolysis*, 87(1) : 138-143.
- Schweingruber F.H. (1990). *Anatomy of European woods - an atlas for the identification of European trees, shrubs and dwarf shrubs*. Bern : Verlag Paul Haupt, Stuttgart, 800 p.
- Limier B., Ivorra S., Bouby L., Figueiral I., Chabal L. et al. (2018). Documenting the history of the grapevine and viticulture: A quantitative eco-anatomical perspective applied to modern and archaeological charcoal. *Journal of Archaeological Science*, 100 : 45-61.
- Marguerie D., Bernard V., Bégin Y. & Terral J.-F. (2010). Anthracologie et dendrologie. In : S. Payette & L. Filion (éds.), *Dendroécologie, concepts, méthodes et applications*. Presses de Laval, Québec, pp. 311-346.
- Meinzer F. (2003). Functional convergence in plant responses to the environment. *Oecologia*, 134 : 1-11.
- Michalet R, Gandoy C, Joud D, Pagès J-P, Choler P. (2002). Plant Community Composition and Biomass on Calcareous and Siliceous Substrates in the Northern French Alps: Comparative Effects of Soil Chemistry and Water Status. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 34:102–113.
- Ozenda P. (1975). Sur les étages de végétation dans les montagnes du bassin méditerranéen. *Documents de cartographie écologique*, 16 : 1-32.
- Roiron P., Chabal L., Figueiral I., Terral J.-F. & Ali A.A. (2013). Palaeobiogeography of *Pinus nigra* Arn. subsp. *salzmannii* (Dunal) Franco in the north-western Mediterranean Basin: A review based on macroremains. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 194: 1-11.
- Vernet J.-L. (2001). *Guide d'identification des charbons de bois préhistoriques et récents, sud-ouest de l'Europe : France, Péninsule ibérique et îles Canaries*. CNRS éditions, Paris, 395 p.
- Zanne A.E., Westoby M., Falster D.S., Ackerly D.D., Loarie S.R., Arnold S.E.J. & Coomes D.A. (2010). Angiosperm wood structure: Global patterns in vessel anatomy and their relation to wood density and potential conductivity. *American Journal of Botany*, 97 : 207-215.
- Zhang S.Y., Baas P. & Zandee M. (1992). Wood structure of the Rosaceae in relation to ecology, habit and phenology. *IAWA Journal*, 13(3) : 307-349.

ANNEXE 1. Liste des espèces prises en considération dans l'étude et catégorisées en classes d'abondance

Famille	Nom scientifique	Classe d'abondance ¹ par site			
		Montarnaud	Le Coulet, Ferrussac	La plâtrière (Arboras)	Col de Fambétou
Angiospermes					
Aceraceae	<i>Acer campestre</i>	0	1	0	0
Aceraceae	<i>Acer monspessulanum</i>	0	2	0	0
Rosaceae	<i>Amelanchier ovalis</i>	0	2	0	0
Ericaceae	<i>Arbutus unedo</i>	1	0	2	2
Buxaceae	<i>Buxus sempervirens</i>	1	3	1	1
Cornaceae	<i>Cornus sanguinea</i>	1	1	1	1
Rosaceae	<i>Crataegus monogyna</i>	1	1	0	0
Ericaceae	<i>Erica arborea</i>	1	0	0	0
Ericaceae	<i>Erica multiflora</i>	0	0	1	0
Aquifoliaceae	<i>Ilex aquifolium</i>	2	0	0	0
Oleaceae	<i>Phillyrea angustifolia</i>	1	0	1	0
Oleaceae	<i>Phillyrea latifolia</i>	1	0	1	1
Sapindaceae	<i>Pistacia lentiscus</i>	0	0	1	2
Sapindaceae	<i>Pistacia terebinthus</i>	0	0	1	2
Rosaceae	<i>Prunus avium</i>	1	0	0	0
Rosaceae	<i>Prunus spinosa</i>	0	2	1	1
Rosaceae	<i>Pyrus spinosa</i>	0	1	1	0
Fagaceae	<i>Quercus coccifera</i>	0	0	1	1
Fagaceae	<i>Quercus ilex</i>	2	1	3	3
Fagaceae	<i>Quercus pubescens</i>	3	3	1	1
Rhamnaceae	<i>Rhamnus alaternus</i>	0	0	1	1
Gymnospermes					
Cupressaceae	<i>Juniperus communis</i>	1	1	0	0
Cupressaceae	<i>Juniperus oxycedrus</i>	0	2	1	0
Cupressaceae	<i>Juniperus phoenicea</i>	0	0	1	0
Pinaceae	<i>Pinus halepensis</i>	0	0	1	2

¹Classes d'abondance : 0, absent ; 1, ponctuel ou rare ; 2, cortège secondaire ; 3, dominant

ANNEXE 2. Définition des caractères anatomiques

1. Disposition des vaisseaux :

- **Diffus** : pas de différence de densité ou de diamètre des vaisseaux, entre le bois initial et final.
- **Poreux** : vaisseaux du bois initial clairement distinguables de ceux du bois final de par leur diamètre ou leur densité.
- **Semi-poreux** : entre-deux, on distingue une différence entre le bois initial et final, sans qu'elle soit clairement marquée.

2. Alignement des vaisseaux :

- **Files radiales** : les vaisseaux sont alignés dans le sens radial de la coupe.
- **Files obliques** : les vaisseaux sont de biais, non perpendiculaires au rayon.
- **En flammes** : ont une forme de flamme plus ou moins dansante.
- **Isolé** : les vaisseaux ne suivent pas de schéma particulier et sont disposés à des endroits isolés, aléatoirement.

3. Alignement des pores :

- **Files radiales** : pores alignées successivement et proches.
- **Isolé** : pores dispersés, pas de forme ou configuration distinctes, parfois quelques-uns accolés mais pas de règle uniforme/homogène sur tout le bois.

4. Parenchyme de rayon :

- **Type de ponctuation aréolée en amande** : Ponctuation de champ de croisement ovale, quasiment en amande.
- **Parenchyme de rayon homogène et hétérogène (I, II, III)** :
 - Si un seul type de cellules : homogène.
 - Si plusieurs types de cellules : hétérogène.
 - Type I : en coupe tangentielle, une, deux ou plusieurs rangées aux extrémités de forme différente des rangées centrales Uni ou bisérié.
 - Type II : en coupe tangentielle, deux rangées de forme différente au-dessus, une rangée différente en dessous des rangées centrales. Plurisérié.
 - Type III : en coupe tangentielle, une rangée différente au-dessus, et une rangée différente en-dessous En général bisérié.
- **Parenchyme vertical** : arrangement caractéristique surtout visible en coupe transversale, accolé aux vaisseaux. Il en existe deux types :
 - Parenchyme **apotrachéal** : est indépendant des vaisseaux.
 - Parenchyme **paratrachéal** : est associé aux vaisseaux.

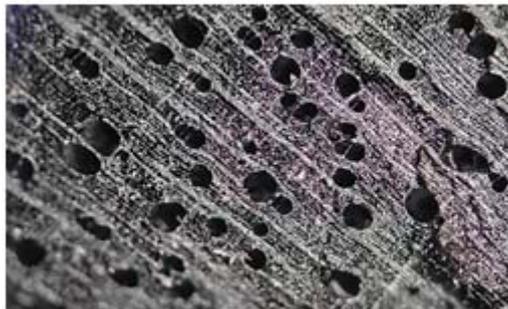


Photo 1 : Juglans regia, en coupe transversale

Phylogénie APG IV

Cole T., Hilger H., Stevens P., Bachelier J. (2020). Phylogénie des Angiospermes – Systématique des Plantes à Fleurs, French version of: COLE, HILGER, STEVENS (2020) Angiosperm Phylogeny Poster – Flowering Plant Systematics.

ANNEXE 3. Tableau disjonctif complet des modalités prises par les caractères anatomiques caractéristiques des espèces étudiées. Les caractères anatomiques et les modalités sont définis ci-après.

Espèce	Code espèce	CER	VS-CER	T-VS	VS-BI	VS-BF	P-APO	P-PAR	PONC	PERF	EPAI	L-RAY	ST-RAY
<i>Acer campestre</i>	ACC	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Acer monspessulanum</i>	ACM	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Amelanchier ovalis</i>	AMO	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1
<i>Arbutus unedo</i>	ARU	1	1	1	1	1	0	0	1	0	2	1	1
<i>Buxus sempervirens</i>	BUX	1	0	0	0	0	1	0	0	1	3	0	1
<i>Cornus sanguinea</i>	COR	0	0	1	0	0	1	1	0	1	3	1	1
<i>Crataegus monogyna</i>	CRA	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0
<i>Erica arborea</i>	ERA	0	1	0	0	0	2	1	0	1	3	1	1
<i>Erica multiflora</i>	ERM	0	1	0	0	0	2	1	0	0	3	0	1
<i>Ilex aquifolium</i>	ILE	0	0	0	3	3	1	2	0	1	2	3	1
<i>Phillyrea angustifolia</i>	PAN	0	0	0	2	2	3	2	0	0	0	1	1
<i>Phillyrea latifolia</i>	PLA	0	0	0	2	2	3	2	0	0	0	1	1
<i>Pistacia lentiscus</i>	PLE	1	3	1	1	1	1	2	1	0	0	1	1
<i>Pistacia terebinthus</i>	PIS	0	3	0	0	3	2	2	1	0	0	1	1
<i>Prunus avium</i>	PAV	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1
<i>Prunus spinosa</i>	PSP	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	3	1
<i>Pyrus spinosa</i>	PYR	0	0	0	0	0	1	0	0	0	3	1	1
<i>Quercus coccifera</i>	QCO	1	2	1	2	2	3	1	2	0	3	2	0
<i>Quercus ilex</i>	QIL	1	2	1	2	2	3	1	2	0	3	2	0
<i>Quercus pubescens</i>	QPU	0	3	2	0	2	2	2	2	0	3	2	0
<i>Rhamnus alaternus</i>	RHA	0	1	0	2	2	3	2	0	0	0	1	1

Codes de caractères anatomiques :

CER : Distinction des cernes de croissance ; VS-CER : disposition des vaisseaux dans le cerne ; T-VS : Taille des vaisseaux en début de cerne ; VS-BI : Disposition des vaisseaux les uns par rapport aux autres en début de cerne ; VS_BF : Disposition des vaisseaux les uns par rapport aux autres en fin de cerne ; P-APO : parenchyme apotrachéal ; P-PAR : parenchyme paratrachéal ; PONC : Ponctuations radiovasculaires (champs de croisements) ; PERF : perforations ; EPAI : épaissement des parois ; L-RAY : largeur des rayons ligneux (N de cellules) ; ST-RAY : structure des rayons ligneux.

Modalités prises par les caractères anatomiques :

CER	VS-CER	T-VS	VS-BI	VS-BF	P-APO	P-PAR	PONC	PERF	EPAI	L-RAY	ST-RAY
0 : relativement bien distinguables	0 : diffus	0 : petits (20 à 50 µm de diamètre)	0 : solitaire majoritaireme nt (type mixte possible, ex. <i>Acer</i>)	0 : solitaire majoritairem ent (type mixte possible, ex. <i>Acer</i>)	0 : chaînettes et bandes	0 : absent	0 : petites	0 : simples	0 : spiralé, très abondant et fin	0 : uni ou bisériés en majorité	0 : homogè nes
1 : difficilement distinguables (faux-cernes, fonctionneme nt discontinu du cambium)	1 : diffus à semi- poreux	1 : taille intermédi aire (50- 100 µm de diamètre)	1 : accolé file radiale	1 : accolé file radiale	1 : essentiellem ent diffus	1 : rare	1 : élargies, plutôt rondes	1 : scalarifor mes	1 : spiralé, peu abondant et fin	1 : 2-5	1 : hétérogè nes
-	2 : semi- poreux	2 : larges (> 100 µm)	2 : distribution flammée	2 : distribution flammée	2 : diffus et agrégés (en groupes ou grappes)	2 : courant	2 : élargies, plutôt elliptiques	-	2 : spiralé, épais	2 : 2 classes distinctes, uni et multisériés	-
-	3 : poreux	-	3 : groupés en grappe	3 : groupés en grappe	3 : plutôt en chaînettes ou en bandes	-	-	-	3 : Non spiralé	-	-

ANNEXE 4. Positionnement des espèces étudiées dans la phylogénie APG IV (The Angiosperm Phylogeny Group, 2016).



EVALUATION DE L'EFFICACITE DE LA METHODE CLAMP (*CLIMATE LEAF ANALYSIS MULTIVARIATE PROGRAM*) EN DOMAINE MEDITERRANEEN : RECONSTRUCTION CLIMATIQUE A PARTIR DE CORTEGES FLORISTIQUES HERAULTAIS

Chloé Bartolo ¹, Noémie Duron ², Martin Pourtau ³, Marie Riffis ⁴

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

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

¹ chloe.bartolo@hotmail.fr, ² noemieduronelfree@gmail.com, ³ xkas66@gmail.com,

⁴ riffismarie@gmail.com

Encadrement : Vincent Girard

Citation : Bartolo C., Duron N., Pourtau M. & Riffis M. (2020). Evaluation de l'efficacité de la méthode CLAMP (*Climate Leaf Analysis Multivariate Program*) en domaine méditerranéen : Reconstruction climatique à partir de cortèges floristiques héraultais. *Orpalm Synthesis*, 13 (2) : 25-35.

Résumé : La méthode CLAMP est une analyse multivariée permettant d'estimer des paramètres paléoclimatiques à partir d'échantillons de feuilles fossiles. Elle se base sur les corrélations existantes entre morphologie foliaire et conditions environnementales au sein des flores modernes. L'analyse de différentes flores de la région nord de Montpellier avec cette méthode a permis de tester son efficacité pour des cortèges floristiques méditerranéens. Aucune calibration actuellement présente dans le modèle n'est vraiment adaptée pour la reconstitution basée sur des flores fossiles à affinité méditerranéenne, mais certaines données, notamment de température, restent exploitables. Ces résultats restent à nuancer, principalement à cause de biais dans le protocole d'échantillonnage.

Mots clés : Angiospermes, dicotylédones ligneuses, calibration, morphologie foliaire, température, pluviométrie

Abstract: *Assessment of the CLAMP (Climate Leaf Analysis Multivariate Program) method efficiency in Mediterranean area: climate reconstruction from Hérault plant associations.* The CLAMP method is a multivariate analysis allowing to estimate palaeoclimatic parameters from samples of fossil leaves. It is based on correlations between leaf morphology and environmental conditions. A CLAMP analysis of different plant associations in the northern region of Montpellier has made possible to test CLAMP method for Mediterranean floras. No existing calibrations are really suitable for the reconstruction of the Mediterranean floras. However, some data, especially temperature, remain usable. However due to sampling biases, these results should be considered with caution.

Keywords: woody dicots, calibration, leaf morphology, temperature, rainfall

Les Angiospermes sont caractérisées par une grande diversité de morphologies foliaires, que ce soit au niveau de la taille, de la forme du limbe ou encore de la marge (Yang et al., 2015). Cette diversité est le reflet de stratégies évolutives des plantes liées à leur environnement (Royer et al., 2005 ; Wolfe, 1993 ; Yang et al., 2015). En effet, elle est le témoin d'un compromis entre le rendement photosynthétique et les ressources investies, compromis qui est modulé par l'environnement et donc par les conditions climatiques (Yang et al., 2015).

Des méthodes s'appuyant sur la relation entre les paramètres climatiques et les caractéristiques morphologiques des feuilles ont été développées afin de reconstruire les climats passés (Kovach & Spicer, 1996 ; Teodoridis et al., 2011 ; Yang et al., 2015). C'est le cas de la méthode CLAMP (Climate Leaf Analysis Multivariate Program) développée par Wolfe (1993). Cette méthode fournit un ensemble de paramètres paléoclimatiques à partir d'une analyse multivariée des caractéristiques physiologiques d'un échantillon de feuilles fossiles d'angiospermes ligneuses terrestres ("woody dicots") (Wolfe, 1993 ; Kovach & Spicer, 1996 ; Teodoridis et al., 2011). Cette méthode s'est avérée efficace pour des flores fossiles cénozoïques (Wolfe, 1995), mais a donné des résultats plus difficiles à interpréter pour les périodes plus anciennes comme le Crétacé (Herman & Spicer, 1996).

La méthode CLAMP se base sur des comparaisons entre flores modernes et fossiles pour remonter aux conditions paléoclimatiques (Wolfe, 1993). Dans cette méthode, les fréquences de différentes caractéristiques foliaires au sein de flores modernes ont été reliées aux conditions environnementales à l'aide d'une analyse multivariée de type Analyse Canonique des Correspondances (Wolfe, 1993). Les corrélations ainsi obtenues permettent alors de remonter aux conditions paléoenvironnementales sous lesquelles une flore fossile poussait à l'aide des fréquences des mêmes caractères

dans cette dernière (Spicer et al., 2009).

Toutefois ces corrélations ne fonctionnent que si le référentiel de flores modernes sur lequel la modèle se base, est adapté au jeu de données étudié (Wolfe, 1995). Actuellement, peu de référentiels existent (4 pour les régions tempérées de l'hémisphère nord issues de données nord-américaines, japonaises et russes, 2 pour le sud-est asiatiques incluant des flores indiennes, chinoises et sud-est asiatiques et un jeu australien) (Yang et al., 2011 ; Yang et al., 2015). Aucun jeu de données pour les écosystèmes méditerranéens n'existe (Girard et al., 2019). Or le climat méditerranéen se distingue par ses hivers doux et humides, ses étés chauds et secs, un ensoleillement conséquent tout au long de l'année et une période de précipitations importantes à l'automne (Leroux, 2001 ; Rameau et al., 2008). L'absence de référentiel pour cette zone fait qu'il est compliqué d'utiliser CLAMP sur des flores fossiles à affinités méditerranéennes (Girard et al., 2019). Ainsi, la présente étude a pour objectif de tester l'efficacité de la méthode CLAMP et des référentiels actuellement présents dans le modèle sur différentes flores de l'Hérault. Cette approche permettra de vérifier ou d'infirmer la pertinence de l'utilisation de cette méthode sur des flores fossiles à affinités méditerranéennes.

MATERIEL ET METHODES

1- Sites d'étude et prélèvement des échantillons

Six localités ont été échantillonnées selon un transect partant des Causses du Larzac (hameau du Coulet) pour se terminer au campus du Triolet, à Montpellier (Fig. 1). Elles sont toutes situées sur un substrat calcaire (pour certaines décalcifiées ou enrichies en éléments siliceux) et à des altitudes variables (Annexe 1). Pour chacune, les données climatiques ont été obtenues à l'aide de la base de données WorldClim (<https://www.worldclim.org/>).

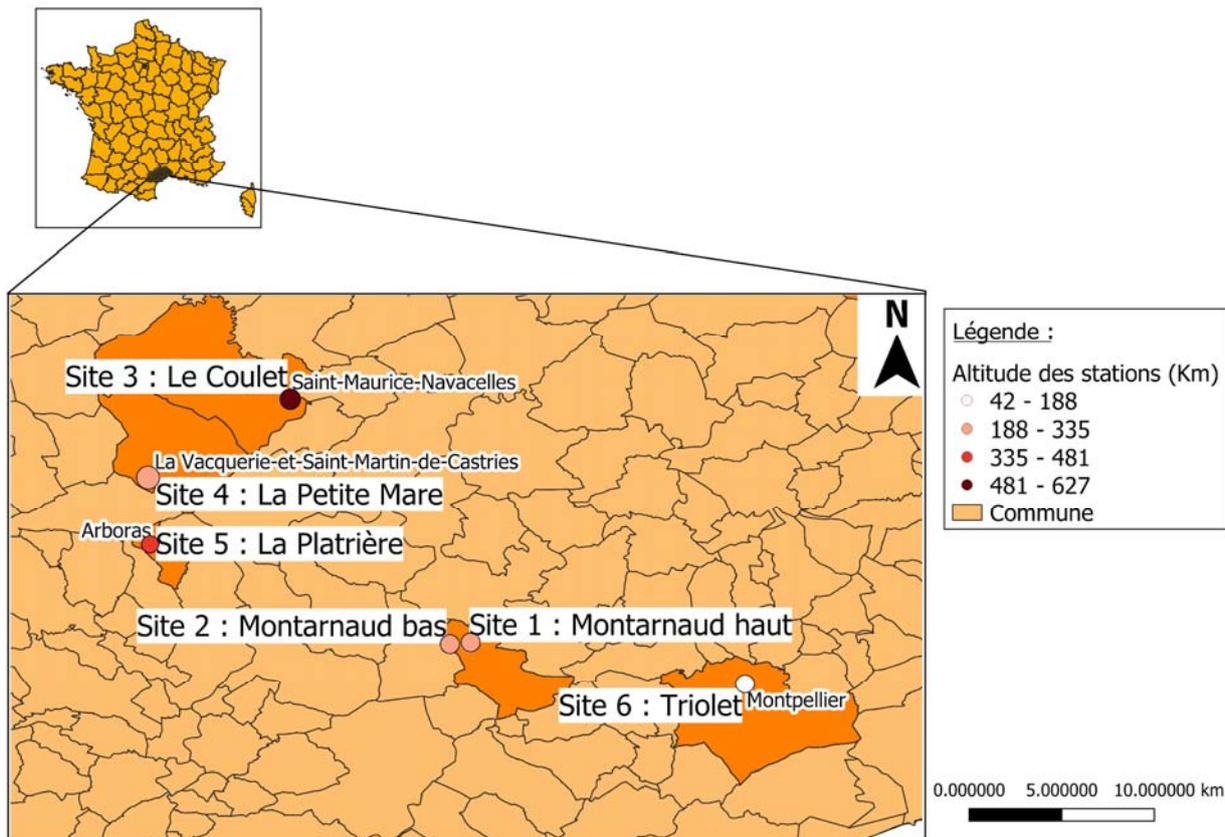


Figure 1. Localisation géographique des six sites étudiés

Sur chaque localité, la totalité des angiospermes ligneuses est collectée (Annexe 2). Pour chaque taxon, de nombreuses feuilles ont été collectées pour balayer toute la gamme de diversité morphologique. Ce prélèvement, compte tenu de la période de récolte (janvier), a consisté en des collectes de feuilles sur les arbres et dans les litières. Seule des feuilles matures ont été prélevées.

Toutes les feuilles ont ensuite été séchées au laboratoire, puis triées taxon par taxon pour chaque site et enfin codées pour la méthode CLAMP.

2- Présentation de la méthode CLAMP

La méthode CLAMP consiste en une analyse multivariée qui met en relation les caractéristiques morphologiques des feuilles avec des données climatiques dont le rôle sur la morphologie foliaire semble déterminant (Wolfe, 1995). Trente et un caractères des feuilles sont codés (0= absence, 1= présence)

dans un tableur type fourni sur le site CLAMP online (<http://clamp.ibcas.ac.cn/>). Pour ce faire, les feuilles sont triées par morphotype. Une fois chaque morphotype codé, le tableur CLAMP renvoie un score pour chaque caractère qui correspond à la fréquence de celui-ci au sein de la flore étudiée. L'ensemble des 31 scores sont ensuite réinjectés dans l'analyse canonique des correspondances faite à partir des référentiels actuels (Wolfe, 1993 ; Kovach & Spicer, 1996). Les corrélations entre flores actuelles et données climatiques sont alors réutilisées pour déduire les données climatiques des flores analysées (Kovach & Spicer, 1996 ; Spicer et al., 2009). Pour que l'approche soit réalisable, il est nécessaire d'avoir comme référence des sets de calibration qui comprennent les caractéristiques de flores actuelles de diverses régions associés aux climats correspondants (Yang et al., 2001).

Il est donc très important de choisir la calibration adéquate (choix du référentiel

CLAMP) avant de lancer une analyse. Pour la présente étude, le choix s'est porté sur la calibration *Physg3brcAZ* qui comprend les données provenant de 144 sites de régions tempérées de l'hémisphère Nord, en excluant les régions alpines. Cette calibration a été choisie car la région héraultaise se rapproche climatiquement et géographiquement de ce type de milieu, sans être sous influence montagnarde. De plus, le climat méditerranéen appartient à la catégorie des climats tempérés : il est dit tempéré chaud (Leroux, 2001). Pour cette calibration, deux options sont possibles. L'option "*physionomic data*" se base sur les données météorologiques des stations météorologiques les plus proches et sera noté *Physg3brcAZ(1)* ; l'option "*meteorological data*" estime les données climatiques de la zone étudiée grâce à un modèle mathématique à partir des données des stations météorologiques les plus proches et sera noté *Physg3brcAZ(2)*. Il a été choisi de garder les deux options pour observer laquelle donne des résultats les plus proches de WorldClim dans ces sites d'études.

3- Traitement et analyse des données CLAMP et WorldClim

Cinq paramètres de température et de pluviométrie obtenus avec la méthode CLAMP ont été comparés avec six paramètres extraits de la base de données WorldClim (Annexe 3). La base fournit les données climatiques avec une précision de 1 km, et les données utilisées sont celles de 1970 à 2000. Les paramètres choisis sont les suivants : la température annuelle moyenne (MAT : Mean Annual Temperature), la température moyenne des trois mois les plus chauds (WMMT : Warm Month Mean Temperature), la température moyenne des trois mois les plus froids (CMMT : Cold Month Mean Temperature), les précipitations cumulées des trois mois les plus humides (Three WET) et les précipitations cumulées des trois mois les plus secs (Three DRY). La plage de température annuelle (WMMT - CMMT) a été calculée à partir des données WMMT et

CMMT. Ces paramètres CLAMP ont été choisis puisqu'ils sont comparables à six données climatiques de Worldclim, ce qui permet de tester la robustesse des résultats obtenus avec la méthode CLAMP. La robustesse des résultats obtenus grâce à l'analyse multivariée a été testée à l'aide d'un test exact de Fisher appliqué à l'ensemble des paramètres. Afin de réaliser une analyse plus précise des résultats, un test de Khi2 a été appliqué pour chacun des six paramètres, ce qui permet de vérifier pour quels paramètres climatiques le modèle CLAMP semble le mieux fonctionner, et vice et versa.

RESULTATS

Les Figures 2 et 3 présentent la comparaison des résultats obtenus avec CLAMP et Worldclim. L'intégralité des données climatiques obtenues à partir des 2 calibrations CLAMP utilisées et de WorldClim est disponible en annexe (Annexe 4). Il est à noter que pour tous les paramètres de température, la calibration *Physg3brcAZ(1)* renvoie systématiquement des valeurs plus basses que *Physg3brcAZ(2)* et que les données WorldClim sont souvent les plus hautes. Pour les paramètres de précipitations, les deux bases de données CLAMP renvoient des données presque systématiquement plus hautes que WorldClim, mais selon les localités, la base de données CLAMP renvoyant les valeurs les plus élevées n'est pas toujours la même.

La Table 1 donne les résultats des tests de Fischer effectués sur chaque localité. A l'exception de 2 localités (Montarnaud Bas et Faculté), la calibration *Physg3brcAZ(1)* donne des données non-significativement différentes de celles de la base de données WorldClim tandis que la calibration *Physg3brcAZ(2)* ne donne des données non-significativement différentes de celles de la base de données WorldClim que pour 3 localités (Le Coulet, La Plâtrière et Montarnaud haut).

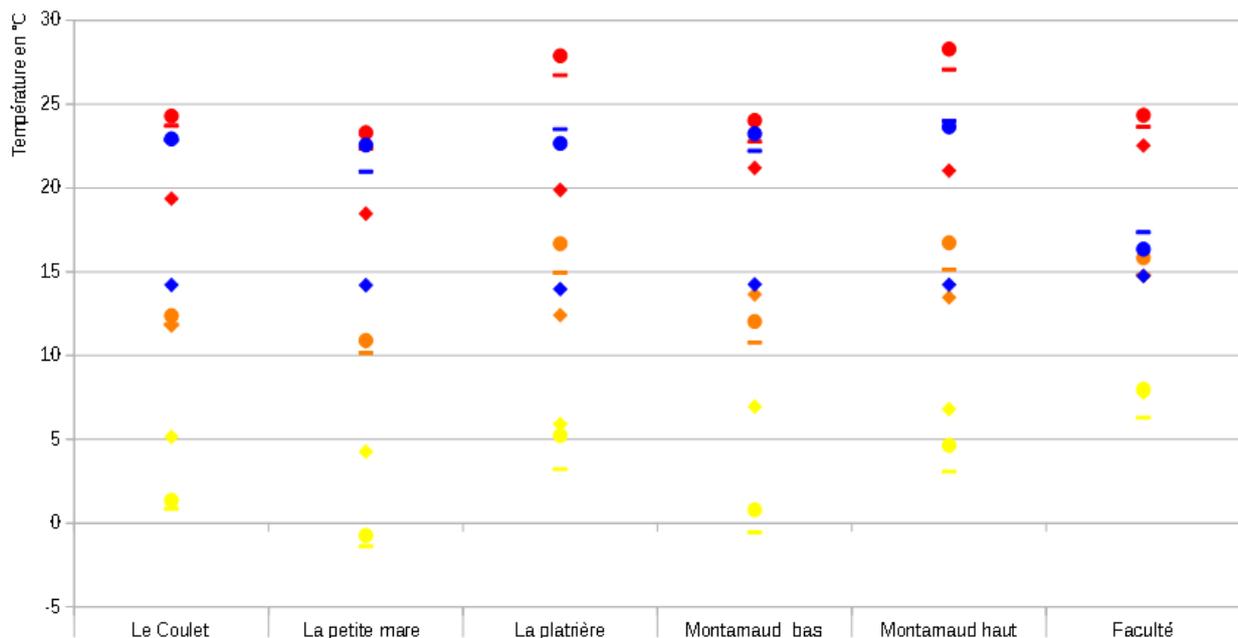


Figure 2. Comparaison des résultats obtenus pour les paramètres de température (en °C) (orange pour MAT, rouge pour WMMT, jaune pour CMMT, bleu pour WMMT-CMMT) avec les deux calibrations CLAMP Physg3brAZ(1) (traits), Physg3brAZ(2) (ronds) et Worldclim (losanges).

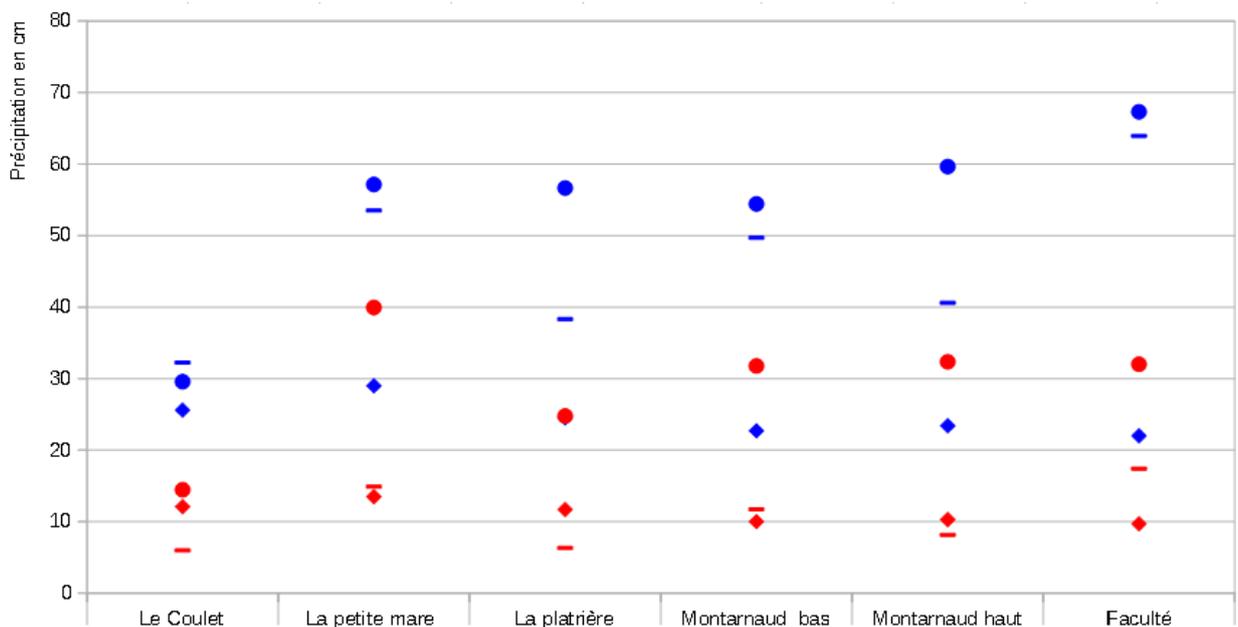


Figure 3. Comparaison des résultats obtenus pour les paramètres pluviométriques (en cm) (bleu pour Three WET et rouge pour Three DRY) avec les deux calibrations CLAMP Physg3brAZ (1) (traits), Physg3brAZ (2) (ronds) et Worldclim (losanges).

La [Table 2](#) présente les résultats des tests du Khi2 effectués sur chaque paramètre. Globalement, les 2 calibrations renvoient des résultats non significativement différents de

WorldClim plus pour les paramètres de température que pour les paramètres de précipitations. Pour les températures, le paramètre WMMT-CMMT est le plus

problématique car les valeurs données par CLAMP ne sont non-significativement différentes de Worldclim que pour deux localités (et encore que pour une seule calibration en ce qui concerne La Petite Mare). A noter aussi que les CMMT de 2 localités (Montarnaud bas et Petite mare) sont significativement différentes de celles de Worldclim. Concernant la pluviométrie, les données CLAMP pour le paramètre « Three

WET » sont quasiment toutes significativement différentes de celles de Worldclim. La différence entre les deux calibrations CLAMP utilisées réside principalement dans l'estimation du paramètre Three DRY, où pour 4 des localités les données renvoyées par la calibration Physg3brcAZ(1) ne sont pas significativement différentes de celles de Worldclim contrairement à celles fournies par Physg3brcAZ(2).

Table 1. Résultats du test exact de Fisher pour comparer les résultats obtenus avec les 2 sets de calibration de CLAMP à ceux fournis par WorldClim.

H_0 : les résultats obtenus par CLAMP et WorldClim ne sont pas significativement différents.

H_1 : Les résultats obtenus par CLAMP et Worldclim sont significativement différents.

* p -value > 0,05 : H_0 n'est pas rejetée ; p -value < 0,05 : H_0 rejetée.

Station	Physg3brcA (1)	Physg3brcAZ (2)
Le Coulet	*0,196100	*0,495000
La petite mare	*0,123800	0,030230
La plâtrière	*0,217300	*0,491300
Montarnaud bas	0,006156	0,002999
Montarnaud haut	*0,298900	*0,090480
Faculté	0,021870	0,005497

Table 2. Résultats du test de Khi2 appliqué pour comparer les résultats obtenus pour chaque variable avec les 2 sets de calibration de CLAMP à ceux fournis par WorldClim (ddl=1 et $\alpha=0,05$).

H_0 : Les résultats obtenus par CLAMP et WorldClim sont significativement différents.

H_1 : les résultats obtenus par CLAMP et Worldclim ne sont pas significativement différents.

$khi_2 > 3,8415$: H_0 n'est pas rejetée ; * $khi_2 < 3,8415$: H_0 est rejetée.

Station	Calibration	MAT	WMMT	CMMT	WMMT - CMMT	Three WET	Three DRY
Le Coulet	Phys3brcAZ(1)	*0,00038	*0,97500	*3,58000	5,24880	*1,72500	*3,10600
	Phys3brcAZ(2)	*0,02900	*1,25200	*2,78900	5,34040	*0,61600	*0,46000
La petite mare	Phys3brcAZ(1)	*0,04400	*0,81700	7,47300	*3,22700	20,71500	*0,14100
	Phys3brcAZ(2)	*0,00020	*1,26400	5,85900	4,92770	27,31900	51,80700
La plâtrière	Phys3brcAZ(1)	*0,51500	*2,35800	*1,22900	6,52090	7,77300	*2,47400
	Phys3brcAZ(2)	*1,46700	*3,22400	*0,08000	5,41100	42,18900	14,62300
Montarnaud bas	Phys3brcAZ(1)	*0,60800	*0,11600	8,09400	4,45540	32,12600	*0,29900
	Phys3brcAZ(2)	*0,19100	*0,37700	5,45400	5,66530	44,35200	47,40600
Montarnaud haut	Phys3brcAZ(1)	*0,20500	*1,73500	*2,04600	6,70170	12,64300	*0,44000
	Phys3brcAZ(2)	*0,78900	*2,50600	*0,68600	6,23000	56,15700	47,20400
Faculté	Phys3brcAZ(1)	*0,00030	*0,05500	*0,28700	*0,46180	79,99100	6,12800
	Phys3brcAZ(2)	*0,07800	*0,14500	*0,00500	*0,17300	93,31800	51,31300

DISCUSSION

A la vue des tests statistiques (Tables 1 et 2), aucun modèle ne permet de reconstruire correctement le climat des localités échantillonnées : les estimations de la gamme de température (WMMT-CMMT) par CLAMP sont non-significatives pour presque toutes les localités et une surestimation des précipitations (notamment « Three WET ») est systématiquement observable (Fig. 2 et 3). Ces disparités peuvent provenir du fait que les calibrations utilisées sont basées sur des flores de l'hémisphère Nord parmi lesquelles aucune n'est de type méditerranéen. En effet, bien que le climat méditerranéen peut être considéré comme un climat tempéré, il est tout de même particulier (plus sec) et est dit tempéré chaud (Leroux, 2001). Certains auteurs le considèrent comme un climat subtropical ou tropical de transition (Warner, 2004).

L'estimation biaisée des gammes de températures vient probablement d'une sous-estimation des CMMT, qui est significative pour la Petite Mare et Montarnaud Bas (Table 2), deux localités plus humides que les autres. Or, les environnements humides sont colonisés par des arbres préférentiellement à feuilles dentées. Il s'agit d'une hétérophylle développementale. Cela engendre une sous-estimation de la température pouvant atteindre 4°C (Royer, 2012). Ce phénomène s'appelle le *freshwater-margin effet* (Peppe & al, 2011). Il est observable pour le site de la petite mare avec 69% de feuilles dentées contre 20 à 40% dans les autres sites.

Par ailleurs, dans ces localités humides, beaucoup de feuilles de litière ont été collectées. Ces feuilles pourraient être assimilables à un assemblage de feuilles fossiles (Sirejacob, 2019). Par conséquent, une analogie peut être faite avec les localités dans lesquelles des gisements de flores fossiles sont utilisés pour reconstruire les paléoclimats avec CLAMP. Kowalski et Dilcher (2003) ont également constaté une sous-estimation des températures (MAT) avec

des données extraites de feuilles fossiles collectées sur des sites humides. D'après Uhl et al. (2007), dont les résultats font état de la même tendance, une sous-estimation de CMMT pourrait conduire à une sous-estimation de MAT, bien que ce ne soit pas le cas dans la présente étude. Dans une étude sur une flore fossile héraultaise, Girard et al. (2019) ont récemment émis l'hypothèse que l'absence de calibration pour les régions méditerranéennes est sans doute à l'origine de ces sous-estimations.

Les précipitations des trois mois les plus humides sont significativement surestimées pour tous les sites, excepté Le Coulet (Table 2). Ces disparités pourraient être liées à la distribution temporelle de la pluviométrie dans l'Hérault qui peut être considérée comme une spécificité régionale. Les précipitations ont principalement lieu à l'automne, sous forme de pluies intenses pouvant amener à des épisodes pluviométriques catastrophiques comme les épisodes cévenols (Jacques, 2016). Or, à cette période, les plantes méditerranéennes ont terminé leur développement (y compris foliaire) annuel (Vallade, 1999) et l'eau disponible à cette période influence peu leur morphologie (à l'exception de l'eau qui peut potentiellement être emprisonnées dans les sols et les aquifères qui aura un impact sur le développement des plantes l'année suivante). Cette disponibilité en eau si particulière a influencé la sélection de différents caractères foliaires chez les plantes méditerranéennes qui possèdent plusieurs structures d'adaptation à la sécheresse pour retenir l'eau (tels que des poils (Tassin, 2012)). Mais ces caractères particuliers ne sont pas pris en compte dans l'analyse car ils pourraient conduire à des mauvaises estimations de la pluviométrie. Par ailleurs, Le Coulet, la seule localité pour laquelle les estimations de pluviométrie semblent exactes, est aussi la seule localité s'éloignant le plus du climat méditerranéen typique – cette station est située dans l'étage bioclimatique supraméditerranéen – ce qui soutient le fait

que c'est probablement l'absence d'une calibration méditerranéenne qui serait à l'origine de ces erreurs d'estimation. Nos résultats corroborent les travaux de Royer (2012) qui indiquent que les méthodes basées sur la physiologie foliaire sont fragiles pour l'estimation des précipitations, et par conséquent celles-ci doivent être considérées avec précaution. Néanmoins, ce constat doit être nuancé car dans l'étude de la flore fossile de Bernasso (Girard et al., 2019), la méthode CLAMP reconstitue relativement correctement les paramètres de pluviométrie, contrairement à notre étude.

Bien qu'aucune calibration ne semble réellement fonctionner, le set PhysbrcAZ(1) semble tout de même plus adapté que PhysbrcAZ(2) pour les localités étudiées (Table 1) puisqu'il reconstruit mieux le climat de toutes les localités, excepté pour Montarnaud bas et Faculté qui sont deux stations atypiques. Montarnaud bas se caractérise par une topologie en forme de cuvette qui génère une accumulation de marne et donc par une végétation atypique. Les marnes imperméabilisent les sols qui sont plutôt acides et provoquent une rétention d'eau. Ce biotope singulier possède donc un microclimat plus humide. Il pourrait impacter directement la flore, par voie de conséquence la morphologie foliaire et donc la reconstruction climatique en découlant (Marres, 1965). La Faculté est un site végétalisé par de nombreuses espèces ornementales allochtones : plus de 50% (30 sur 54) des espèces prélevées le sont, parmi lesquelles la moitié est originaire du continent asiatique. C'est probablement pourquoi aucune surestimation significative des températures est notée (la latitude reste assez proche de celle des 6 sites étudiés, hémisphère Nord), à contrario de la surestimation significative des précipitations. Cette dernière s'explique probablement par la mousson à l'origine d'une saisonnalité très marquée et donc d'un climat plus humide en Asie du Sud-Est (Pédélaborde, 1970).

Pour ces deux sites, il semblerait donc que leur végétation adaptée à une humidité supérieure à la normale soit à l'origine de ces

résultats moins concordants avec le set Phys3brcAZ(1). Les paramètres stationnaires locaux pourraient donc altérer la reconstitution par la méthode CLAMP.

Toutefois l'interprétation des résultats reste à nuancer de par l'existence de nombreuses limites, tant sur le protocole de l'étude que sur le modèle CLAMP en lui-même.

Concernant cette étude, l'échantillonnage ayant été réalisé début janvier, pour certaines espèces l'intégralité des feuilles matures n'a pas été prélevée. Des sessions additionnelles d'échantillonnage devaient être effectuées en Avril pour compléter la collecte, mais suite à l'épidémie de la COVID-19, il n'a pas été possible de les réaliser. Ainsi, même si un maximum de prélèvement foliaire a été effectué, l'analyse n'a cependant pas été réalisée sur la totalité des espèces et de la diversité des localités. De plus, le séchage peut induire une diminution de la taille de la feuille (Nguyen, 2015), sans compter que la feuille devient cassante. Or, le codage et les résultats obtenus reposent sur des caractères de la feuille. Un séchage feuille par feuille, à plat, sur du papier journal aurait pu réduire le repliement des feuilles et faciliter leur étude (http://clamp.ibcas.ac.cn/CLAMP_Sampling.html). En ce qui concerne WorldClim, seules les données climatiques comprises entre 1970 et 2000 ont pu être extraites. Or, le domaine méditerranéen est le deuxième territoire le plus impacté par le réchauffement climatique (20% au-dessus du réchauffement global) associé à une diminution de la pluviométrie comme l'annonce le MedECC (<https://www.medecc.org/>). Ces 20 dernières années, une augmentation de 0,5°C est à noter (Lelièvre, 2011). Une correction des données extraites de WorldClim aurait été nécessaire afin de ne pas sous-estimer les données et les différences entre CLAMP et WorldClim. Avoir des données plus récentes aurait probablement permis d'obtenir une plus grande précision dans la comparaison des données CLAMP et celles de Worldclim.

Concernant le modèle CLAMP lui-même, plusieurs données ne sont pas prises en compte dans l'analyse. Le codage des feuilles n'inclut pas la présence de poils, d'épines ou

d'autres structures particulières. De telles structures sont des adaptations à la sécheresse, comme les poils pour retenir l'eau chez certaines plantes méditerranéennes (Tassin, 2012). Ne pas les prendre en compte peut être source d'erreur dans la reconstitution du climat. De plus, le codage ne prend pas en considération certains caractères tels que l'épaisseur de la feuille, les caractères lancéolés ou encore asymétriques du limbe. Or, l'ensemble de ces éléments indiquent une adaptation au stress environnemental (Simón et al. 1997 ; Rameau et al., 2008). En effet, le chêne vert (*Quercus ilex*) et l'olivier (*Olea europaea*) présentent des poils qui permettent de capter la rosée matinale et de protéger les stomates (Abrams, 1990 ; Daouhi, 2017). Enfin, le codage se base sur une caractérisation visuelle des traits morphologiques, ce qui peut être subjectif (Ellis et al., 2009). Bien que dans cette étude le codage ait été fait à 2 personnes afin de limiter les biais, il peut subsister certaines erreurs, qui pourraient être diminuées avec une caractérisation numérique (Bylesjö et al., 2008).

Par ailleurs, l'analyse n'inclut pas l'abondance des morphotypes. Ainsi les feuilles rares ont un poids statistique identique à celui des feuilles les plus abondantes. La pondération des résultats par l'abondance des plantes pourrait être une piste à creuser pour améliorer CLAMP.

Enfin, l'analyse est portée uniquement sur des feuilles de dicotylédones ligneuses (dites "woody dicots") qui est une classe non phylogénétique mais purement physiologique et fonctionnelle. Ce choix se justifie par leur abondance dans le registre fossile et leur plasticité phénotypique en réponse aux conditions environnementales auxquelles elles sont soumises (Spicer et al., 2009). Ainsi, beaucoup d'autres plantes qui pourraient être informatives sur le climat, telle que *Smilax aspera* (Smilacaceae, Monocots), ne sont pas prises en compte dans l'analyse ce qui limite beaucoup la diversité foliaire étudiée et donc potentiellement la précision de la reconstruction climatique.

CONCLUSION

Les résultats obtenus dans cette étude suggèrent que les résultats fournis par la méthode CLAMP en domaine méditerranéen sont à considérer avec précaution. Aucune calibration en milieu tempéré ne permet de reconstruire avec précision le climat pour toutes les localités étudiées. Des sous-estimations de la température dans les localités humides sont notées, et la pluviométrie est très souvent surestimée. Il apparaît alors nécessaire de compléter la gamme de l'approche CLAMP avec une calibration basée sur des flores des régions méditerranéennes. Cette amélioration permettrait d'éviter les biais tels que la sous-estimation des températures et donc de reconstruire avec plus de fiabilité les paléoclimats basés sur des flores fossiles à affinités méditerranéennes. Par ailleurs, compte tenu des aléas d'échantillonnage et de l'ancienneté des données Worldclim de référence, notre approche est probablement entachée de biais.

Une prise en compte des différentes informations manquantes dans CLAMP et leur intégration à une nouvelle base de données de référence méditerranéenne pourrait améliorer les performances et la fiabilité de cet outil de reconstruction climatique, notamment pour des flores fossiles à affinité méditerranéenne. Afin d'être plus précis, il serait intéressant que CLAMP propose non pas une calibration par zone de l'hémisphère mais plutôt par région climatique.

REFERENCES

- Abrams M.D. (1990). Adaptations and responses to drought in *Quercus* species of North America. *Tree Physiology*, 7 : 227-238.
- Bylesjö M., Segura V., Soolanayakanahally R.Y., Rae A.M., Trygg J., Gustafsson P., Jansson S. & Street N.R. (2008). LAMINA: a tool for rapid quantification of leaf size and shape parameters. *BMC Plant Biology*, 8 : 16-20.
- Chantraine J., Autran A. & Cavelier C.

- (2003). *Carte géologique de la France au 1/1000000*, 6^e édition révisée. BRGM, Orléans.
- Daouhi H. (2017). *Réponses Physiologiques à une contrainte hydrique de trois espèces forestières (Quercus suber L., Quercus ilex L. et Pinus halepensis M.) Influences de la provenance et de la mycorhization*. Thèse de Doctorat, Université Mouloud Mammeri, Tizi-Ouzou, 153 p.
- Ellis R. (2009). Corrective Feedback and Teacher Development. *L2 Journal*, 1 : 3-18.
- Girard V., Fauquette S., Adroit B., Suc J.-P., Leroy S.A.G., Ahmed A., Paya A., Ali A.A., Paradis L. & Roiron P. (2019). Fossil mega- and micro-flora from Bernasso (Early Pleistocene, southern France): A multimethod comparative approach for paleoclimatic reconstruction. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 267 : 54-61.
- Herman A.B. & Spicer R.A. (1996). Palaeobotanical evidence for a warm Cretaceous Arctic Ocean. *Nature*, 380 : 330-333.
- Jacques G. (2016). Les épisodes cévenols : un aperçu historique. *La Météorologie*, 93 : 50-57.
- Kovach W.L. & Spicer R.A. (1996). Canonical correspondence analysis of leaf physiognomy: A contribution to the development of a new palaeoclimatological tool. *Palaeoclimates*, 2 : 125-138.
- Kowalski E.A. & Dilcher D.L. (2003). Warmer paleotemperatures for terrestrial ecosystems. *PNAS*, 100: 167-170.
- Lelièvre F., Sala S., Ruget F., Volaire F. (2011). Evolution climatique du Sud de la France 1950 - 2009, *Projet CLIMFOUREL PSDR - 3, Régions L-R, M-P, R-A. Série Les Focus PSDR3*, 12 p.
- Leroux M. (2001). Les climats subtropicaux dits « méditerranéens » et les climats de la Méditerranée (1ère partie). *L'information géographique*, 65 : 304-320.
- Marres P. (1965). Raymond Dugrand, la Garrigue Montpelliéraine. Essai d'explication d'un paysage. *Méditerranée*, 6 : 143-147.
- Nguyen T.H. (2015). *Étude expérimentale et modélisation du procédé de séchage des végétaux*. Thèse de doctorat, Université de Bretagne Sud, 243 p.
- Pédelaborde P. (1970). *Les moussons*. Armand Colin, Paris, 270 p.
- Peppe D.J., Royer D.L., Cariglino B., Olivier S.Y., Newman S., Leight E., Enikolopov G., Fernandez-Burgos M., Herrera F., Adams JM., Correa E., Currano ED., Erickson JM., Hinojosa LF., Hoganson JW., Iglesias A., Jaramillo CA., Johnson KR., Jordan GJ., Kraft NJ., Lovelock EC., Lusk CH., Niinemets U., Peñueluas J., Rapson G., Wing SL. & Wright IJ. (2011). Sensitivity of leaf size and shape to climate: global patterns and paleoclimatic applications. *New Phytologist*, 190: 724-739.
- Rameau J.C., Mansion D., & Dumé G. (2008). *Flore forestière française, région méditerranéenne (vol. 3)*. IDF, Paris, 2426 p.
- Royer D.L., Wilf P., Janesko D.A., Kowalski E.A. & Dilcher D.L. (2005). Correlations of climate and plant ecology to leaf size and shape: potential proxies for the fossil record. *American Journal of Botany*, 92: 1141-1151.
- Royer D.L. (2012). Climate reconstruction from leaf size and shape: new developments and challenges. *The Paleontological Society Papers*, 18: 195-212.
- Simón L.E. (1997). Variations des caractères foliaires chez *Chenopodium* subg. *Ambrosia* sect. *Adenois* (Chenopodiaceae) en Amérique du Sud : valeur taxonomique et évolutive. *Adansonia*, 19: 293-320.
- Sirejacob C. (2019). *Estimations des paramètres climatiques en zone méditerranéenne : comparaison de méthodes basées sur l'analyse de feuilles et du pollen*. Mémoire de Master, parcours Chrono-environnements et Paléoécologie (CEPAGE), Université de Montpellier, 31 p.
- Spicer R.A., Valdes P.J., Spicer T.E.V., Craggs H.J., Srivastava G., Mehrotra R.C. & Yang J. (2009). New developments in CLAMP: Calibration using global gridded meteorological data. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 283: 91-98.

- Tassin C. (2012). *Paysages végétaux du domaine méditerranéen*. IRD, Marseille, 421 p.
- Teodoridis V., Mazouch P., Spicer R.A. & Uhl D. (2011). Refining CLAMP — Investigations towards improving the Climate Leaf Analysis Multivariate Program. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 299: 39-48.
- Uhl D., Klotz S., Traiser C., Thiel C., Utescher T., Kowalski E. & Dilcher D.L. (2007). Cenozoic paleotemperatures and leaf physiognomy — A European perspective. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 248: 24-31.
- Vallade J. (1999). *Structure et développement de la plante. Morphogénèse et biologie de la reproduction des Angiospermes*. Sciences Sup, Dunod. Paris. 232p.
- Warner T. (2004). *Desert Meteorology*. Cambridge University Press, Cambridge. 620 p.
- Wolfe J. (1993). A method of obtaining climatic parameters from leaf assemblages. *U.S. Geological Survey Bulletin*, 2040: 73.
- Wolfe J.A. (1995). Paleoclimatic estimates from Tertiary leaf assemblages. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 23: 119-142.
- Yang J., Spicer R.A., Spicer T.E.V. & Li C-S. (2011). 'CLAMP' Online: a new web-based palaeoclimate tool and its application to the terrestrial Paleogene and Neogene of North America. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*, 91: 163-183.
- Yang J., Spicer R.A., Spicer T.E.V., Arens N.C., Jacques F.M.B., Su T., Kennedy E.M., Herman A.B., Steart D.C., Srivastava G., Mehrotra R.C., Zhou Z-K. & Lai J-S. (2015). Leaf form-climate relationships on the global stage: an ensemble of characters: Global leaf form and climate relationships. *Global Ecology and Biogeography*, 24: 1113-1125.

INFLUENCE DU CHARBONNAGE SUR LA DYNAMIQUE DE VEGETATION DE L'HORTUS (VALFLAUNES, HERAULT, FRANCE : ANALYSE ANTHRACOLOGIQUE ET APPROCHE DE REPETABILITE

Maxime Cartier-Million¹, Natan Huberson², Eva Simonutti³, Méliné Sukiasyan⁴

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

¹ max.cartier-millon@orange.fr, ² nhuberson4@gmail.com, ³ simonuttieva@gmail.com,
⁴ sukiasyan.meline@gmail.com

Encadrement : Christophe Vaschalde et Jean-Frédéric Terral

Texte retravaillé par Serge Muller.

Citation : Cartier-Millon M., Huberson N., Simonutti E. & Sukiasyan M. (2020). Influence du charbonnage sur la dynamique de végétation de l'Hortus (Valflaunès, Hérault, France) : analyse anthracologique et approche de répétabilité. *Orpalm Synthesis*, 13 (2) : 37-48.

Résumé : La végétation de l'Hortus, dominée par le chêne vert (*Quercus ilex*), est la résultante de plusieurs siècles d'exploitation humaine des boisements pour des activités traditionnelles, telles que le charbonnage. L'étude anthracologique d'une ancienne charbonnière (début du 20^e siècle), appuyée par un relevé floristique du milieu environnant, a permis de reconstituer la flore ligneuse charbonnée et d'en déduire la dynamique de la végétation. La réponse de la végétation à l'abandon du site révèle la persistance du chêne vert (*Quercus ilex*), mais ne montre pas le retour attendu du chêne blanc (*Quercus pubescens*). Les résultats ont été confrontés à une étude menée en 2010 sur le même site afin d'évaluer la répétabilité de l'expérience. La divergence des résultats sont expliqués par des différences méthodologiques.

Mots clés : charbonnière, anthropisation, écologie, *Quercus ilex*, coupe forestière

Abstract: *Influence of charcoal burning activities in the vegetation dynamics of the Hortus area (Valflaunès, Hérault, France): anthracological analysis and repeatability approach.* The Hortus area vegetation, dominated by holm oak (*Quercus ilex*), results from centuries of human woodland management for craft activities, such as charcoal production. An anthracological analysis of material sampled from an ancient burning site (beginning of the 19th century), completed by a floristic survey of the surrounding environment, has allowed the identification of exploited woody plants and the reconstruction of the vegetation dynamics. The flora's response to human abandonment of the site indicated the persistence of holm oak, but did not show the expected rise of the pubescent oak (*Quercus pubescens*). In order to evaluate the repeatability of the experiment, our results were compared to those of a similar study undertaken in 2010 in the same site. Diverging results may be explained by differences in methodology.

Keywords: charcoal kiln, anthropization, ecology, *Quercus ilex*, woodcutting

La végétation actuelle du Languedoc est principalement constituée d'une garrigue boisée, riche en espèces sclérophylles et dominée par le chêne vert (*Quercus ilex*) (Fabre, 1996). Ces derniers siècles, ce paysage a connu de nombreux changements (Fabre, 1996 ; Abadie et al., 2018). Si les facteurs climatiques ont longtemps influencé la biodiversité (Vernet, 1974 ; Bossuet et al., 2007), l'installation et l'augmentation de la population humaine depuis le Néolithique ont profondément modifié le paysage méditerranéen (Bossuet et al., 2007).

Dès le Mésolithique, il y a entre douze mille et six mille ans, le milieu méditerranéen est dominé par le chêne blanc (*Quercus pubescens*) (Chabal, 2003). Le buis et le chêne vert, dominants dans la végétation actuelle, sont présents en faible proportion (Chabal, 2003). Au Néolithique, les activités humaines se multiplient et l'exploitation des forêts favorise la progression et le remplacement du chêne blanc par le chêne vert (Chabal, 2003). À l'âge de fer, ce dernier devient l'essence principale des boisements méditerranéens (Fabre, 1996 ; Fabre & Auffray, 2002).

Dans la chênaie actuelle, les chênes forment des taillis, soit des peuplements forestiers d'arbres issus de la reproduction végétative d'une souche. Ces taillis sont révélateurs d'une exploitation récente (Fabre & Gervet, 1992). Les défrichements, le pastoralisme et la métallurgie au Moyen-Âge ont en particulier largement influencé le paysage (Dubois & Métailié, 2001). L'omniprésence du chêne vert est également liée au charbonnage traditionnel, une pratique qui, dès le XI^{ème} siècle, permettait de produire du charbon de bois (Fabre, 1996). Dans la région montpelliéraine, les charbonnières servaient essentiellement à l'artisanat, comme la métallurgie ou la cuisson de poterie, mais aussi pour des usages domestiques (Fabre & Gervet, 1992).

Les activités humaines d'artisanat et de production de bois de chauffe nécessitent des coupes régulières d'espèces ligneuses. À

terme, les coupes modifient l'écologie de la garrigue et l'abondance des espèces qui y sont établies (Fabre, 1996), favorisant les taxons qui ont une forte capacité de rejet (Fabre & Gervet, 1992) comme le chêne vert. Leur prolifération a lieu au détriment d'autres espèces pourtant initialement favorisées par le climat du milieu (Chabal, 2003). L'abondance ou non de la coupe forestière, particulièrement bien illustrée par les charbonnières, impacte donc la dynamique végétale (Fabre, 1996 ; Dubois & Métailié, 2001).

En Languedoc, il reste beaucoup de vestiges de sites de charbonnage (Fabre & Auffray, 2002) et l'étude des charbons archéologiques résiduels permet de reconstituer la composition floristique du milieu lors de son exploitation (Fabre & Auffray, 2002). L'approche anthracologique permet d'interpréter les variations de la végétation passée (Chabal, 1994) et de retracer l'histoire d'un milieu (Bonhote et al., 2002). Couplée à une approche ethnologique, elle permet une interprétation plutôt efficace sur la paléoécologie et le fonctionnement du charbonnage (Chabal, 1992 ; Fabre, 1996).

Depuis la fin de l'ère industrielle, la coupe forestière tend à diminuer. De plus, les activités de charbonnages se sont arrêtées dans les années 1960 (Fabre, 1996 ; Fabre & Auffray, 2002). De par la diminution de la pression de sélection anthropique, l'abandon des sites pourrait induire une nouvelle dynamique végétale qu'il peut être intéressant d'étudier (Fabre, 1996 ; Chabal, 2003). D'après Fabre (1996), il pourrait alors y avoir une reconquête du chêne pubescent.

Notre étude porte sur une ancienne charbonnière de l'Hortus (Hérault) et a pour objectif d'évaluer l'impact du charbonnage sur la végétation. L'approche anthracologique, couplée à une vision ethnologique, nous permettra d'appréhender la dynamique végétale de l'environnement de la charbonnière depuis deux siècles et en particulier depuis l'abandon du site. Enfin, cette étude permettra d'évaluer la reproductibilité de l'expérience, en comparant

nos résultats avec ceux d'une autre étude, menée sur la même charbonnière, 10 ans plus tôt (Kenaghan & Negrosini, 2010).

MATERIEL ET METHODES

1- Site de l'étude

La charbonnière étudiée est située sur le domaine de l'Hortus, au nord de Montpellier (43°47'28.6"N 3°49'32.0"E), sur la commune de Valflaunès. Elle est située à une altitude d'environ 246 m. La zone d'étude appartient à l'étage bioclimatique mésoméditerranéen caractérisé par une végétation de type matorral, la garrigue languedocienne. Cette région est caractérisée par des précipitations annuelles de 600 à 1000 mm et des étés particulièrement secs et chauds (Fabre, 1996). Le site de la charbonnière est plutôt reculé dans une zone boisée et pentue.

Généralement, l'emplacement d'une charbonnière se situe sur un terrain plat et plutôt sec (Bonhote et al., 2002). Elle est constituée d'une faille de 3 à 4 m de rayon où le charbonnier charge le bois (Fabre, 1996). Traditionnellement, le site comporte également la loge du charbonnier, petite cabane construite de pierre sèche dont l'ouverture donne directement sur la faille (Fabre & Gervet, 1992).

Dans notre étude, les alentours du logement en ruines du charbonnier comportaient de nombreux fragments de céramiques qui ont été photographiés pour être datés par Isabelle Commandré (archéologue, INRAP). Leur analyse permet d'estimer au début du 19^e siècle la fin du fonctionnement de la charbonnière.

2- Étude de la végétation actuelle

Dans un premier temps, un inventaire botanique des différentes espèces végétales a été réalisé autour de la charbonnière. Les espèces trouvées en anthracologie ne représentent pas la totalité des ligneux du

milieu, en particulier lors d'un usage spécialisé du bois (Chabal, 1992). Prendre en compte la végétation actuelle permet donc de vérifier que l'on n'omet pas trop de taxons dans la description de la végétation (Chabal, 1992). D'après Fabre (1996), les arbres les plus proches de la charbonnière ne sont pas coupés car ils permettent de définir la zone d'activité de charbonnage. Ainsi, pour étudier les essences présentes sur l'aire d'approvisionnement de la charbonnière, nous avons élargi le relevé en déambulant autour du site.

3- Échantillonnage de la charbonnière et récolte des charbons

Le sol des anciennes charbonnières est souvent de couleur noire du fait de l'existence d'une multitude de petits fragments de charbon de bois. Mais, il arrive que le sol perde cette coloration quand le site est très ancien ou a été peu utilisé (Bonhote et al., 2002). Néanmoins, comme le soulignent Dubois et Métaillé (2001), les limites de la charbonnière sont parfois peu précises, ce qui est le cas sur le site de cette étude.

Les quatre zones de prélèvements ont été choisies en fonction de la noirceur du sol et semblaient être situées en périphérie de la charbonnière (Fig. 1). Chacune de ces quatre zones de prélèvement formait des carrés d'une surface de 60 x 60 cm dans lesquels 10 à 12 l de sédiment ont été prélevés. Ces échantillons ont été ramassés à l'aide d'une truelle, après le déblayage du sol qui a permis de retirer les grosses pierres et le tapis de feuilles mortes. Ils ont ensuite été placés dans des sacs imperméables.

Au laboratoire, les échantillons de chaque carré ont été passés au tamisage à l'eau dans des tamis de 4 et 2 mm pour faire une séparation des charbons par la taille. Une fois tamisés, les échantillons ont été disposés dans du papier journal et mis à sécher dans une étuve à 30°C durant trois jours.

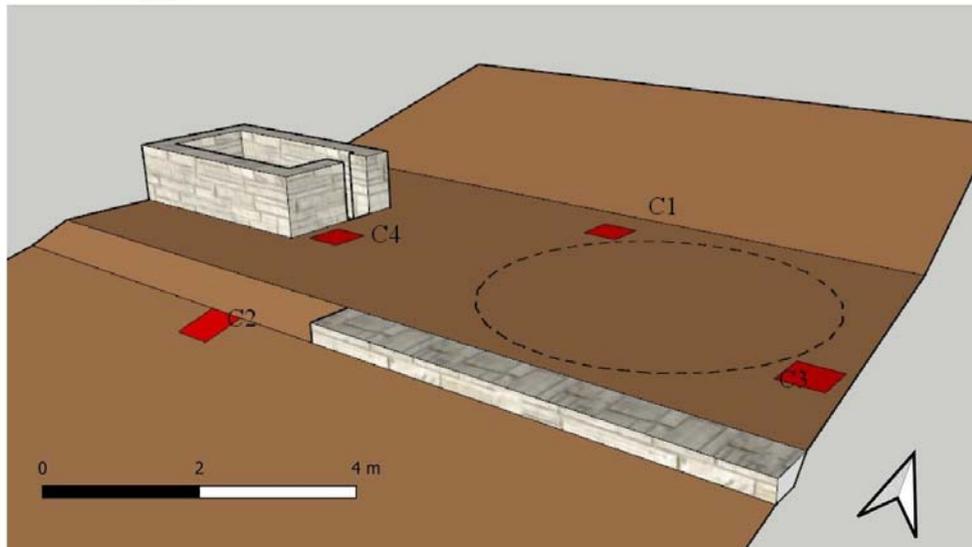


Figure 1. Localisation de la charbonnière et emplacement des prélèvements sur le site

4- Analyse anthracologique

Seuls les échantillons ayant un diamètre supérieur à 4 mm ont été identifiés. Les charbons de bois conservent l'anatomie du bois d'origine et l'agencement des cellules au cours du temps (Fabre, 1996 ; Chabal et al., 1999 ; Chabal, 2003), ce qui permet d'identifier les espèces charbonnées. Des cassures fraîches ont été réalisées manuellement sur les charbons selon 3 plans : transversal, longitudinal radial et longitudinal tangentiel. Ils ont ensuite été observés au microscope photonique à réflexion sur fond noir ou sur fond clair et identifiés grâce à l'utilisation des atlas xylogiques et anthracologiques (Schweingrüber, 1990 ; Vernet, 2001) ainsi que de la collection du laboratoire de l'ISEM (anthracothèque). Au total, dans chaque échantillon, au moins une centaine d'éléments statistiques ont été identifiés.

On note que l'identification des charbons comporte des approximations car les atlas ne

permettent pas toujours une identification à l'espèce. C'est le cas notamment des chênes à feuillages persistants *Quercus ilex* / *Quercus coccifera*, dont l'anatomie est très proche. Cependant, au vu de la dominance de *Quercus ilex* dans le milieu et la rareté de *Quercus coccifera*, tous les chênes à feuillages persistants ont été traités comme étant du chêne vert. Dans une démarche similaire, nous considérons que tous les chênes à feuillage caduc sont en fait des chênes blancs (*Quercus pubescens*).

5- Traitement des résultats

Dans l'inventaire botanique de la végétation actuelle, seules les espèces charbonnables ont été gardées pour le traitement des résultats. Ainsi, les espèces de ligneux de plus de 5 cm de diamètre ont été conservées, comme suggéré par Fabre & Auffray (2002).

Les résultats anthracologiques obtenus ont permis la réalisation d'un diagramme anthracologique, qui permet d'avoir les listes

de taxons et leurs proportions (Chabal, 1992). Les résultats ont ensuite été soumis à une Analyse Factorielle de Correspondance (AFC), approche de statistique multivariée bien adaptées aux données qualitatives comme les fréquences absolues, afin de déterminer les différences notables entre les échantillons anthracologiques des quatre carrés. Enfin, ces résultats ont été confrontés à ceux obtenus lors d'une étude réalisée sur cette même charbonnière, dix ans auparavant (Kenaghan & Negrosini, 2010).

RESULTATS

La charbonnière est comprise dans un couvert végétal dense parmi lequel 10 essences de ligneux pouvant être exploitées par le charbonnier ont été identifiées et sont présentées Table 1. Plus particulièrement, *Quercus ilex* domine la végétation du site et

l'on observe de nombreuses cépées caractéristiques d'un taillis anciennement exploité par la charbonnière.

1- Diagramme anthracologique de la charbonnière

L'étude anthracologique de la charbonnière a mis en évidence l'exploitation par le passé d'au moins 8 taxons. Cette richesse spécifique est également équivalente entre les différents carrés (C1 à C4) qui comptent entre 4 et 5 taxons chacun (Table 2). Tout comme observé lors du relevé botanique, *Quercus ilex* est majoritaire parmi les échantillons analysés. Les fréquences de ce taxon pour chaque carré sont très élevées et varient entre 0,857 et 0,940.

Table 1. Taxons relevés lors de l'étude anthracologique et floristique de la charbonnière (absence : 0 ; présence : 1)

	<i>Quercus ilex/coccifera</i>	<i>Quercus à feuillage caduc</i>	<i>Phillyrea sp. / Rhamnus alaternus</i>	<i>Pistacia terebinthus</i>	<i>Pistacia lentiscus</i>	<i>Pinus sp.</i>	<i>Prunus sp.</i>	<i>Buxus sempervirens</i>	<i>Arbutus unedo</i>	<i>Juniperus oxycedrus</i>	<i>Rosmarinus officinalis</i>	<i>Viburnum tinus</i>
Anthracologie	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0
Actuel	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1

Table 2. Données brutes de 2010 et 2020. Pour la signification des sigles, voir Figure 2.

	QIL	QPU	PHI	PIL	PIT	JUN	PIN	ARB	CIS	PRU	BUX
2010_C1_I1	83	1	5	5	0	5	0	0	1	0	0
2010_C1_I2	77	4	5	10	0	1	0	2	1	0	0
2010_C1_P	89	0	3	4	0	4	0	0	0	0	0
2010_C1_M	82	5	6	6	0	1	0	0	0	0	0
2020_C1	93	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0
2020_C2	90	8	0	2	0	0	1	0	0	0	0
2020_C3	108	1	1	4	0	0	1	0	0	0	0
2020_C4	94	2	0	2	0	0	0	0	0	1	1

Deux autres taxons sont présents dans l'ensemble des carrés : *Quercus pubescens* et *Pistacia lentiscus*. Dans chaque échantillon, ces taxons sont présents en fréquences relativement équivalentes sauf pour le carré C2 où l'abondance de *Q. pubescens* est de 0,076 contre 0,013 en moyenne chez les autres. De même, l'anthracologie a permis de détecter *Pinus*, un taxon héliophile, dans les carrés C1, C2 et C3. Hormis les 4 taxons cités précédemment, 4 autres essences ont été détectées de façon sporadique dans le profil anthracologique. Faute de temps, l'une n'a pas pu être clairement identifiée, pouvant être *Phillyrea* ou *Rhamnus alaternus*. En plus de ce taxon, *Buxus sempervirens*, *Pistacia terebinthus* et *Prunus* ont été retrouvés ponctuellement. *Prunus mahaleb* a été identifié dans la flore actuelle autour de la charbonnière. En revanche, *Buxus sempervirens* et *Pistacia terebinthus*, qui ont été charbonnés, n'ont pas été trouvés dans l'environnement proche de la charbonnière. *Arbutus unedo*, *Juniperus oxycedrus*, *Rosmarinus officinalis* et *Viburnum tinus* n'ont pas été détectés en anthracologie alors qu'ils sont retrouvés dans la végétation actuelle.

Afin de comparer les compositions anthracologiques des différents lieux de prélèvements, une Analyse Factorielle des Correspondances (AFC) a été réalisée sur la base de la distribution des taxons entre les carrés (Fig. 2). L'axe F1 explique à lui seul 49,77% de l'information d'origine et l'axe F2 comporte 29,59% de l'information. Le plan factoriel explique ainsi 79,35% de l'information, donnant une représentation très satisfaisante. D'un point de vue général, C1 et C2 sont similaires et se distinguent à la fois de

C4 sur l'axe F1 et C2 sur l'axe F2. L'AFC montre que C4 est le carré le plus divergent car il est caractérisé par deux espèces absentes des autres carrés : *Buxus sempervirens* et *Prunus*. Il se différencie aussi par l'absence de *Pinus*, présent dans tous les autres carrés. Deux autres taxons n'ont été identifiés qu'à une seule reprise dans l'anthracologie : *Pistacia terebinthus* pour C1 et *Phillyrea/Rhamnus alaternus* pour C3. Par ailleurs, bien que *Quercus pubescens* ait été observé dans tous les carrés, il est présent en fréquence plus importante dans le carré C2, ce qui semble expliquer sa distinction par rapport aux autres carrés dans le plan factoriel 1-2. Les points PIL et QIL représentant respectivement *Pistacia lentiscus* et *Quercus ilex* sont au centre de la Figure 2 car ils sont présents en fréquences similaires. Ils n'influencent donc pas sur la structuration du nuage de points et ne caractérisent pas les différents carrés.

Afin de comparer les résultats anthracologiques de 2010 et 2020, une seconde AFC a été réalisée en prenant en compte la distribution des taxons entre les carrés des deux études (Fig. 3). Une différence faible entre ces résultats suggère que la répétabilité de l'expérience est forte. Le nuage de points obtenu se développe sur deux axes F1 et F2 expliquant respectivement 44,08% et 23,95% de l'information d'origine. Le plan factoriel explique 68,03% de l'information initiale, ce qui est correct mais moins satisfaisant que la première AFC. La distribution des profils-ligne met en évidence deux groupes distincts correspondant d'un côté à l'analyse anthracologique de 2020, et de l'autre celle de 2010.

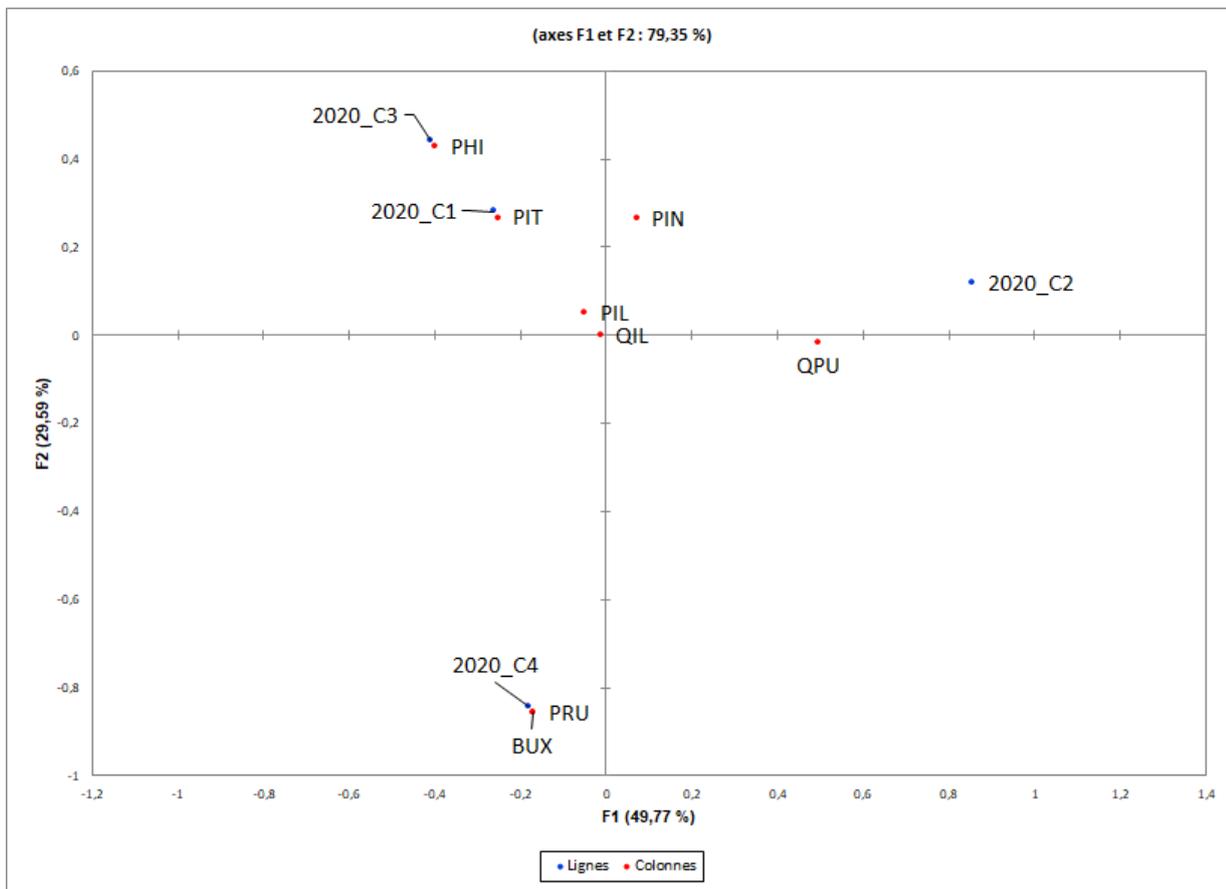


Figure 2.: Analyse Factorielle des Correspondances entre les différents carrés de l'étude de 2020. ARB, *Arbutus unedo*; BUX, *Buxus sempervirens*; CIS, *Cistus*; JUN, *Juniperus oxycedrus*; PHI, *Phillyrea/Rhamnus alaternus*; PIL, *Pistacia lentiscus*; PIN, *Pinus*; PIT, *Pistacia terebinthus*; PRU, *Prunus*; QIL, *Quercus ilex/coccifera*; QPU, *Quercus* à feuillage caduc.

L'étude de 2020 est caractérisée par quatre taxons, *Buxus sempervirens*, *Pinus*, *Pistacia terebinthus* et *Prunus*, uniquement présents dans le profil anthracologique de cette année. De même, l'étude de 2010 se caractérise par les taxons *Arbutus unedo*, *Cistus* et *Juniperus oxycedrus* absents du relevé de 2020. Deux autres taxons soutiennent également l'étude de 2010, il s'agit de *Phillyrea/Rhamnus alaternus* et *Pistacia lentiscus*. Ces derniers sont présents dans les deux profils anthracologiques mais en des proportions plus importantes lors de la première étude. En effet, *Phillyrea/Rhamnus alaternus* a été observé 19 fois en 2010 et seulement 1 fois en 2020, 25 fois pour *P. lentiscus* en 2010 contre 9 en 2020. Le point QPU pour *Quercus pubescens* est aligné avec le centre de l'axe F1 et ne semble donc pas participer à la différenciation des deux études. Néanmoins, il

distingue le carré C2 des carrés C1, C3 et C4 et les carrés I1 et P des carrés I2 et M. Comme pour l'AFC 1, le point QIL est au centre du plan factoriel 1-2 (Fig. 3) car les fréquences anthracologiques observées de *Quercus ilex* sont similaires entre les études. Il n'influence donc pas la structuration du nuage de points. Enfin, il est intéressant de remarquer qu'*Arbutus unedo*, identifié lors de l'étude anthracologique de 2010 mais non observé lors du relevé botanique de la même année, est présent dans la végétation du site en 2020. On note également que l'étude de 2010 a mis en évidence le charbonnage de cistes (*Cistus*), qui n'ont pourtant pas été retrouvés dans les relevés botaniques de 2010 et 2020. Par ailleurs, *Juniperus oxycedrus* a été relevé les deux années dans le milieu, mais n'a été observé en anthracologie que lors de l'étude de 2010.

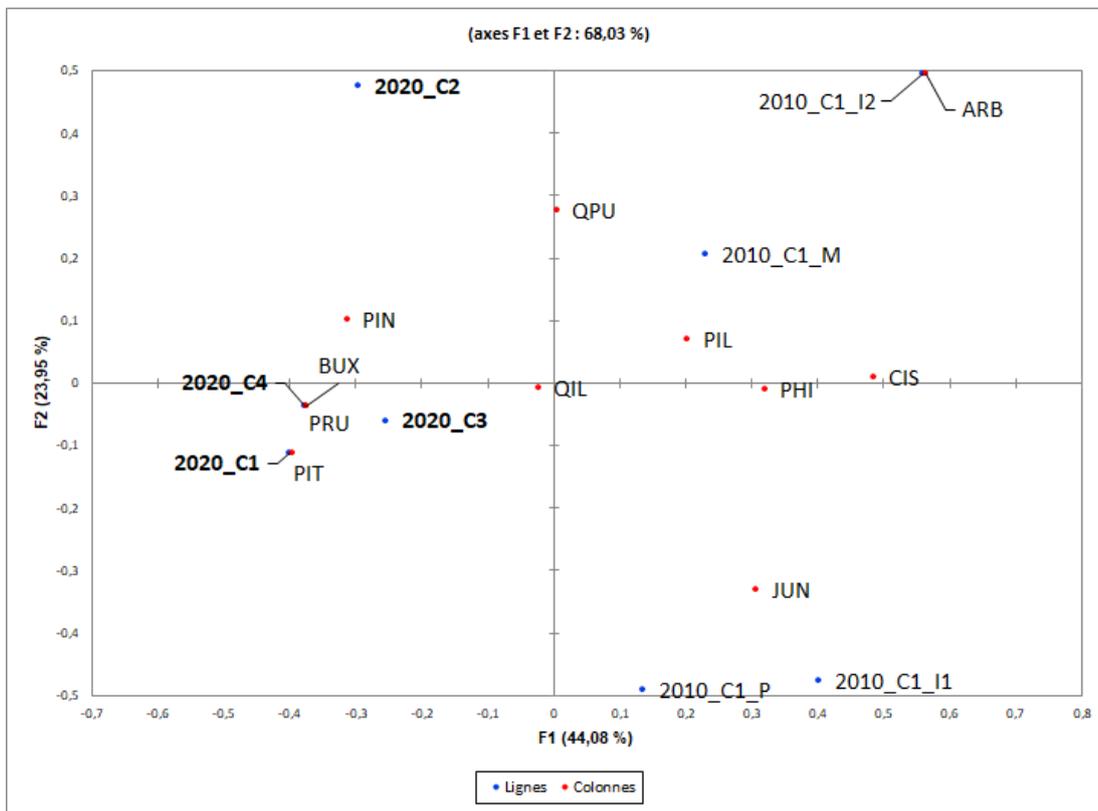


Figure 3. Analyse Factorielle des Correspondances entre les résultats anthracologiques de 2010 et de 2020. Pour la signification des sigles, voir Figure 2.

DISCUSSION

1- Comparaison des relevés botaniques de 2010 et 2020

La comparaison des relevés botaniques réalisés en 2010 et 2020 indique que la végétation n'a pas beaucoup évolué car l'on retrouve sensiblement les mêmes espèces ligneuses, à savoir : *Juniperus oxycedrus*, *Phillyrea* spp., *Pistacia lentiscus*, *Quercus ilex*, *Q. pubescens* et *Viburnum tinus*. Toutes les espèces ligneuses recensées en 2010 l'ont aussi été en 2020, mais le relevé de 2020 comporte 4 taxons supplémentaires : *Arbutus unedo*, *Pinus halepensis*, *Prunus mahaleb*, *Rosmarinus officinalis*. Ces individus étant de tailles relativement importantes, nous supposons que les relevés botaniques de 2010 et 2020 ne couvraient pas la même surface. Par ailleurs, les méthodes d'échantillonnage de la flore actuelle n'étaient pas les mêmes. En 2010, le relevé a été effectué dans un rayon de 27 m à partir du centre de la faille

comme suggéré par Fabre (1996). L'inventaire de 2020 a été réalisé par déambulation autour de la charbonnière afin de prendre en compte l'aire probable d'approvisionnement de la charbonnière, de 500 m² environ (Fabre, 1996). Ces différences de méthodes peuvent expliquer l'observation d'espèces différentes.

2- Réponse de la végétation après abandon du site

L'activité de charbonnage nécessite des coupes à courtes révolutions, généralement espacées d'une vingtaine d'années (Battesti, 1992), ce qui favorise les espèces ayant une forte capacité de rejet, comme le chêne vert (Fabre & Gervet, 1992 ; Fabre, 1996). Cette technique de coupe permet aux charbonniers d'obtenir des fragments équivalents dans leur hauteur et leur diamètre (Fabre, 1996) et donne des souches plus vigoureuses que celles issues de coupes à rotation très courte (4 ans) qui ne permettent pas d'accumuler les réserves (Chabal, 2003). Si les deux espèces

de chênes peuvent donner des rejets, le chêne vert donne des souches plus vigoureuses et colonise mieux le milieu par le nombre de rejets (Chabal, 2003). À terme, le chêne vert est donc devenu dominant dans l'étage mésoméditerranéen, car il est plus résilient que le chêne pubescent aux coupes répétées.

La diminution de la pression anthropique et la fin des activités de charbonnage, suggèrent une réversibilité et donc une possible reconquête du chêne blanc (Fabre, 1996 ; Chabal, 2003), dont les semences ne sont jamais totalement absentes du milieu (Chabal, 2003) et dont la reproduction sexuée est plus compétitive. Il est alors intéressant d'observer la réponse de la végétation à l'abandon du site. L'étude de la végétation actuelle n'indique pas le retour du chêne blanc sur le site de l'étude depuis son abandon. Le délaissement du site, estimé vers le début du 19^e siècle, est probablement trop récent pour observer ce phénomène. D'après Chabal (2003), les rejets de chênes verts mettraient entre 150 et 250 ans à s'épuiser, ce qui empêcherait le chêne blanc de revenir dans le milieu. Par ailleurs, il est aussi important de ne pas négliger les facteurs abiotiques du milieu (Chabal, 2003), qui ne dépendent pas d'une intervention humaine. Il est possible que l'environnement du site étudié soit, dans le contexte actuel de changement climatique, davantage propice à l'établissement du chêne vert (exposition, eau, température, sol, etc.), limitant le retour du chêne blanc. Par exemple, Fabre (1996) a relevé que *Quercus ilex* est favorisé dans les milieux xériques par rapport à *Q. pubescens*.

3- Évolution de la dynamique de la végétation

Sur les deux études, trois taxons, observés sous forme de charbons, sont absents de la végétation environnant la charbonnière : *Buxus sempervirens*, *Cistus* et *Pistacia terebinthus*.

La disparition locale du buis ne peut s'expliquer par la fermeture de la chênaie et les modifications environnementales induites (diminution de la luminosité, augmentation de l'humidité), car cette espèce est une

compagne fidèle du chêne pubescent, avec lequel elle peut développer des faciès forestiers dans des vallons encaissés et humides (Lieutaghi, 2005). Il faut donc envisager que le buis ait été amené sur le site par les charbonniers, qui pouvaient l'utiliser pour couvrir la charbonnière (Fabre & Auffray, 2002) même si *Juniperus oxycedrus* lui est souvent préféré (Fabre, 1996). Au final, ces deux taxons et le chêne vert sont les trois espèces les plus retrouvées en anthracologie (Fabre, 1996).

La présence de *Cistus* dans les charbons de 2010 est assez surprenante, car ce genre n'est pas présent aujourd'hui dans le milieu environnant et qu'il est surtout représenté régionalement par des espèces calcifuges. Toutefois, une espèce est calcicole (*C. albidus*) et une autre peut tolérer sur des calcaires décalcifiés (*C. salviifolius*). Ces deux espèces sont héliophiles et se développent surtout en milieu ouvert, sec et après incendie (Fabre, 1996). Sa présence dans les assemblages de charbons suggère que la végétation autour de la charbonnière était plus ouverte durant son activité.

La présence de *Pistacia terebinthus* dans les données anthracologiques de 2020 est inattendue, car ce taxon est plutôt évité dans le charbonnage (Fabre, 1996). Il est par ailleurs facile de confondre son anatomie avec celle de *P. lentiscus*, espèce plus thermophile qui se développe sur les pentes exposées au sud des reliefs de l'Hortus et du Pic Saint-Loup, mais ne pénètre pas sur les plateaux ni dans le bassin de St-Martin-de-Londres.

Arbutus unedo, *Juniperus oxycedrus*, *Pinus*, et *Prunus* n'ont été observés sous forme de charbons que dans une des deux études réalisées, ce qui est probablement lié au hasard d'échantillonnage. On note que l'arbousier et le genévrier sont deux espèces associées au chêne vert (Fabre, 1996). *Rosmarinus officinalis* et *Viburnum tinus* n'ont été retrouvés ni en 2010, ni en 2020. Il est possible que ces deux taxons étaient absents lors du fonctionnement de la charbonnière et qu'ils aient colonisé le milieu après son abandon. Néanmoins, ces espèces ne sont pas communément utilisées en

charbonnage et auraient pu être présentes dans le milieu sans qu'elles ne soient exploitées.

4- Différences entre les carrés de l'étude anthracologique 2010

La composition anthracologique diverge entre les quatre carrés prélevés et semble liée au lieu d'échantillonnage. En effet, les carrés C1 et C3, correspondant à la périphérie de la charbonnière, se ressemblent, alors que C4, situé vers la cabane et C2, en contrebas de la charbonnière se distinguent nettement des autres carrés. Par ailleurs, le hasard d'échantillonnage peut également contribuer à l'observation de telles disparités car les taxons retrouvés en faibles proportions ont moins de chance d'être prélevés et analysés. Augmenter la taille de l'échantillon pourrait être une solution pour limiter le hasard d'échantillonnage.

L'abondance de charbons dans la zone C2 est assez surprenante compte tenu de sa position en contrebas de la charbonnière. Cela pourrait être expliqué par le fait que les charbonniers utilisent régulièrement d'anciens sites (Battesti, 1992 ; Fabre, 1996). Ainsi, en nettoyant la faille préalablement exploitée, les charbonniers pourraient avoir poussé en contrebas des restants de charbons plus anciens que ceux de la charbonnière (biais taphonomique ou post dépositionnel). Une plus grande abondance de *Quercus pubescens* en C2 pourrait donc être révélatrice d'une exploitation passée de ce taxon, avant la dernière utilisation de la charbonnière. Il pourrait alors être intéressant de dater les fragments trouvés sur la zone d'activité de la charbonnière et en C2. Il est également possible que l'érosion et le ruissellement soient responsables de l'accumulation des charbons en C2.

5- Comparaison des données de 2010 et 2020, une approche préliminaire de la répétabilité

Il semble que la méthode d'échantillonnage utilisée impacte les résultats obtenus. En effet, la divergence des résultats anthracologiques entre 2010 et 2020 peut être expliquée par des

différences dans le prélèvement des échantillons. Si, dans les deux cas, 4 carrés ont été analysés, ils n'étaient pas situés au même endroit sur le site (Kenaghan & Negrosini, 2010), ce qui peut expliquer les divergences de taxons retrouvés. Par ailleurs, la délimitation de la charbonnière était apparemment plus visible lors de l'étude de 2010.

Il pourrait être intéressant de réaliser encore une autre méthode de prélèvement pour évaluer la répétabilité. Selon Bonhote et al. (2002), réaliser un transect traversant la charbonnière permettrait d'avoir une image complète de l'utilisation des espèces au milieu et en périphérie de la charbonnière. Dubois & Métaillié (2001) suggèrent eux un prélèvement en rayon ou en croix, à partir du centre de la faille.

6- Limites de l'étude

Il est important de souligner que cette étude comporte plusieurs limites. Tout d'abord, la pandémie de COVID-19 a empêché la fin de la collecte de données en laboratoire et l'identification de certains charbons. Par ailleurs, selon, Fabre & Auffray (2002), la fragmentation peut varier en fonction des espèces ce qui peut entraîner des erreurs dans l'évaluation des proportions anthracologiques. De plus, lors de l'inventaire floristique sur le terrain, seule la présence / absence de taxons a été relevé faute de temps, sans tenir compte de leur abondance. Ainsi, certains taxons, dominant en biomasse, peuvent être surreprésentés dans l'analyse anthracologique (Battesti, 1992). C'est le cas de *Quercus ilex*, qui est à la fois l'espèce dominante et l'espèce charbonnée dont la fréquence pourrait avoir impacté la proportion des autres taxons. Cette limite suggère la prise en compte d'échantillons plus importants et de répliqués. Par ailleurs, il est possible que d'autres coupes aient été effectuées depuis l'arrêt de fonctionnement de la charbonnière, impactant ainsi le milieu actuel.

CONCLUSION

L'étude anthracologique souligne la dominance de *Quercus ilex*, au moment de

l'activité de la charbonnière. C'est l'espèce qui a été la plus utilisée, car son charbon était très recherché par les ateliers artisanaux qui nécessitaient un combustible capable de fournir de très hautes températures (verreries par exemples). En plusieurs siècles d'exploitation du milieu (coupes à blanc régulières), le charbonnage a favorisé cette espèce à forte capacité de rejet, au détriment de *Q. pubescens*. L'étude a souligné l'utilisation d'au moins 7 autres ligneux lors du charbonnage, mais en très faibles proportions. Ils correspondent tous au cortège floristique du taillis de chêne vert ou à la forêt claire de chêne pubescent. Certains, comme *Buxus sempervirens* ou *Juniperus oxycedrus* ont pu être utilisés préférentiellement pour constituer la couverture de la charbonnière.

Le relevé floristique effectué montre également la persistance des taillis de *Quercus ilex* dans le milieu actuel. Ceci suggère que la végétation n'a pas beaucoup évolué depuis l'abandon du site, au 19^e siècle, bien la régression ou l'absence de certains taxons héliophiles comme les cistes suggère une fermeture du milieu. La reconquête du milieu par *Quercus pubescens*, attendue avec la baisse de la pression anthropique, n'est pas observée localement. L'arrêt de la charbonnière est probablement trop récent pour observer ce phénomène, à moins que d'autres coupes n'aient eu lieu depuis.

L'étude avait pour but d'évaluer la répétabilité de l'expérience. Les résultats anthracologiques sont similaires sur un point : *Quercus ilex* domine largement le milieu. Cependant, les taxons plus rares ne sont pas retrouvés dans les mêmes fréquences entre les deux études. Cela peut être expliqué par les différences de protocoles des deux études lors du prélèvement anthracologique. Le hasard d'échantillonnage pourrait également expliquer ces différences de résultats.

REFERENCES

- Abadie J., Avon C., Bergès L., Dupouey J.-L., Rochel X. & Tatoni T. (2018). Forest recovery since 1860 in a Mediterranean region: drivers and implications for land use and land cover spatial distribution. *Landscape Ecology*, 33 : 289-305.
- Battesti V. (1992). *Une charbonnière expérimentale, Méthodologie de l'anthracologie sur charbonnière pour une approche de la gestion du milieu forestier en Languedoc*. Mémoire de Maîtrise, Université Montpellier-2, 115 p.
- Bonhote J., Davasse B., Dubois C., Izard V. & Métailié J.-P. (2002). Charcoal kilns and environmental history in the eastern Pyrenees (France). A methodological approach. In: S. Thiébault (éd.), *Charcoal Analysis: methodological approaches palaeoecological results and wood uses*. Proceedings of the Second International Meeting of Anthracology, Paris, September 2000. BAR International Series, Oxford, pp. 193-199.
- Bossuet G., Brugiapaglia E., De Beaulieu J.-L., Drescher A., Drescher-Schneider R., Magny M., Millet L. & Walter-Simonnet A.-V. (2007). Vegetation history, climate and human impact over the last 15,000 years at Lago dell'Accesa (Tuscany, Central Italy). *Vegetation History and Archaeobotany*, 16 : 279-299.
- Chabal L. (1992). La représentativité paléo-écologique des charbons de bois archéologiques issus du bois de feu. *Bulletin de la Société Botanique de France. Actualités Botaniques*, 139 : 213-236.
- Chabal L. (1994). Apports récents de l'anthracologie à la connaissance des paysages passés : performances et limites. *Histoire & Mesure*, 9 : 317-338.
- Chabal L., Fabre L., Terral J.-F. & Théry-Parisot I. (1999). L'anthracologie. In : C. Bourquin-Mignot, J.-E. Brochier, L. Chabal, S. Crozat, L. Fabre, F. Guibal, P. Marinval, H. Richard, J.-F. Terral & I. Théry-Parisot (éds.), *La Botanique*. Errance, Paris, pp. 43-104.
- Chabal L. (2003). L'environnement forestier au III^e millénaire en Languedoc oriental. In : J. Guilaine & G. Escallon (éds.), *Les Vautes (St-Gély-du-Fesc, Hérault) et la fin du Néolithique en Languedoc oriental*. Centre d'Anthropologie et Institut National de Recherches Archéologiques Préventives, Toulouse, pp. 293-305.

- Dubois C. & Métaillé J.-P. (2001). Anthropisation et dynamique forestière dans les Pyrénées ariégeoises à l'époque gallo-romaine. L'exemple de la forêt de Lercoul. In : Musée archéologique départemental de Saint-Bertrand-de-Comminges (éd.), *Les ressources naturelles des Pyrénées : leur exploitation durant l'Antiquité*. Entretiens d'archéologie et d'histoire, Saint-Bertrand-de-Comminges, pp. 7-19.
- Fabre L. & Gervet X. (1992). Première approche du charbonnage et de l'histoire de la forêt méditerranéenne : l'exemple du canton d'Aniane (Hérault). *Bulletin de la Société Botanique de France. Actualités Botaniques*, 139 : 617-625.
- Fabre L. (1996). *Le charbonnage historique de la chênaie à Quercus ilex L. (Languedoc, France) : conséquences écologiques*. Thèse de Doctorat, Université Montpellier-2, 178 p.
- Fabre L. & Auffray J.-C. (2002). An anthracological method for the study of charcoal kilns in relations to historical forestry management. In : S. Thiébault (éd.), *Charcoal Analysis : methodological approaches palaeoecological results and wood uses. Proceedings of the Second International Meeting of Anthracology, Paris, September 2000*. BAR International Series, Oxford, pp. 193-199.
- Kenaghan A. & Negrosini E. (2010). Approche anthracologique du charbonnage dans les garrigues de l'Hortus (Hérault, France). *Orpal Synthesis*, 3 : 15-24.
- Lieutaghi P. (2005). *Jardins du chêne blanc*. Actes Sud et Salagon, musée départemental ethnologique de Haute-Provence, Mane.
- Schweingrüber F.H. (1990). *Anatomie europäischer Hölzer, vol. 1 & 2*. Edition Paul Haupt, Bern et Stuttgart, 800 p.
- Vernet J.-L. (1974). Précisions sur l'évolution de la végétation depuis le Tardiglaciaire dans la région méditerranéenne, d'après les charbons de bois de l'Arma du Nasino (Savone-Italie). *Quaternaire*, 11 : 65-72.
- Vernet J.-L. (2001). *Guide d'identification des charbons de bois préhistoriques et récents. Sud-ouest de l'Europe : France, péninsule ibérique et îles Canaries*. Edition CNRS, Paris, 395 p.

ANALYSE ECO-ANATOMIQUE QUANTITATIVE DU BOIS DE BUIS (*BUXUS SEMPERVIRENS*, BUXACEAE) : VARIATIONS DE TRAIT ANATOMIQUES IMPLIQUES DANS LA CONDUCTION DE LA SEVE EN RELATION AVEC LES CONDITIONS ECOLOGIQUES STATIONNELLES

Duncan Baldacci ¹, Baptiste Clerc ², Eoghane Gourmelon ³, Marin Portalez ⁴

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

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

¹ duncan.baldacci@gmail.com, ² baptiste.bclerc@gmail.com, ³ eoghane.g@hotmail.fr,

⁴ marin.portalez@gmail.com

Encadrement : Jean-Frédéric Terral, Sarah Ivorra, Bertrand Limier

Citation : Baldacci D., Clerc B., Gourmelon E. & Portalez M. (2020). Analyse éco-anatomique quantitative du bois de buis (*Buxus sempervirens*, Buxaceae) : variations de traits anatomiques impliqués dans la conduction de la sève en relation avec les conditions écologiques stationnelles. *Orpalm Synthesis*, 13 (2) : 49-61.

Résumé : L'éco-anatomie quantitative, approche visant à comprendre la variation de caractères anatomiques du bois au regard de paramètres développementaux et environnementaux, a été appliquée, pour la première fois, au buis (*Buxus sempervirens*). L'étude d'échantillons de quatre stations différentes de la région de Montpellier (Hérault, France) révèle une anti-corrélation entre la densité et la surface des vaisseaux. Ce résultat semble mettre en évidence l'existence d'un compromis entre ces deux caractères permettant une efficacité de conduction optimale. Les individus d'une station située dans l'étage supraméditerranéen présentent une meilleure efficacité de conduction, probablement liée à des conditions écologiques favorables.

Mots clés : écologie, stratégie, compromis

Abstract: *Eco-anatomical quantitative analysis of wood of boxwood (Buxus sempervirens): variations of anatomical traits involved in the sap conduction, in relation with local ecological conditions.* The quantitative eco-anatomy method, approach aiming to quantify wood anatomical characters in relation to developmental and environmental parameters, was applied for the first time to boxwood (*Buxus sempervirens*). The study of samples from four different stations in the Montpellier region reveals a negative relationship between density and surface area of vessels. This result highlights the existence of a trade-off among both anatomical characters allowing the optimal conduction efficiency. Individuals from a station located in the supramediterranean belt have a better vascular conductivity, probably related to favorable ecological conditions.

Keywords: ecology, strategy, trade-off

Le buis, *Buxus sempervirens* (Buxaceae), est un arbuste à feuillage persistant caractéristique des régions méditerranéennes où il se distribue, selon les régions, jusqu'à 1600 m d'altitude (Lenoble & Broyer, 1945). Il est présent de l'Espagne à la Bulgarie, en passant par l'Allemagne (Di Domenico et al., 2012). Il affectionne les sols calcaires assez secs (Lenoble & Broyer, 1945). Le buis est considéré comme un des marqueurs de l'activité humaine, en particulier des activités pastorales comme dans la région des Causses méridionaux (sud de la France) où il domine très largement les paysages depuis des millénaires (Liottier et al., 2017). Son feuillage contient des mécanismes chémo- et photorécepteurs permettant une protection contre les hivers rigoureux et les étés intensément lumineux (Hormaetxe et al., 2007). Sa plasticité lui permet en effet de résister aux fortes variations de température (chaleur estivale intense et gels hivernaux) (Hormaetxe et al., 2007). De plus, la morphologie des feuilles semble changer suivant la quantité de lumière à disposition de la plante : lors d'une forte luminosité, la masse foliaire par unité de surface augmente, les feuilles se rapprochent entre elles, les feuilles et les branches changent d'inclinaison (Letts et al., 2012). Ce sont tout autant de paramètres variables qui démontrent le potentiel d'acclimatation de *Buxus sempervirens* en fonction des conditions du milieu.

Durant la dernière période glaciaire, le buis a, semble-t-il, persisté dans le centre de l'Europe, en particulier dans des vallées où les variations climatiques ont été peu importantes et l'humidité persistante (Di Domenico et al., 2012). Sa présence est en outre continue tout au long de l'Holocène (Di Domenico et al., 2012). On le retrouve par exemple en abondance dans des sites de fouilles héraultais depuis le Néolithique moyen, âge des premiers défrichements des forêts originelles (Colombier et al., 1990 ; Fabre, 1992). Les paysages du bassin méditerranéen sont, depuis l'Âge du bronze (env. 3000/1200 av. J.-C.), impactés par les activités humaines (Racimo et al., 2020). Les

paysages, initialement forestiers, ont été très largement exploités par l'Homme et ouverts à des fins agricoles (agriculture et élevage) (Demoule, 2010). Les formations forestières méditerranéennes de basse altitude et des piémonts du Massif Central n'ont pas échappé à la règle (Vernet, 1985). Sur terrain calcaire, la présence voire la dominance du buis dans les étages de végétation méso-méditerranéen supérieur et supraméditerranéen de la région languedocienne est héritée d'activités humaines pluricentennaires (Vernet, 1985). Aujourd'hui, on observe une régression des populations, dont les principaux facteurs seraient les activités humaines, le changement climatique et des processus biologiques en découlant comme la compétition avec d'autres espèces implantées par l'Homme et plus adaptées au climat (Di Domenico et al., 2012). À ces principaux effets s'ajoutent les attaques de pathogènes et de parasites tels que la pyrale du buis, un insecte introduit en Europe par l'importation de buis asiatiques, ne se nourrissant que de bourgeons, de feuilles et d'écorce de buis (Di Domenico et al., 2012).

Parmi les impacts humains, le défrichement par le feu, les pâtures ou les déboisements des anciennes forêts de chênes verts (*Quercus ilex*) et pubescents (*Q. pubescens*) par l'Homme ont permis l'établissement de matorrals (garrigue et maquis) (Chazel & Chazel, 2012). Ces milieux ouverts ou semi-ouverts correspondent à des formations végétales arbustives et buissonnantes, sur sols respectivement calcaires et siliceux (Chazel & Chazel, 2012). La combinaison des activités humaines et des contraintes climatiques (températures élevées et sécheresse estivale, hiver doux) a contribué à favoriser des espèces végétales maintenant caractéristiques de ces régions (Chazel & Chazel, 2012). Dans l'Hérault, elle a permis la mise en place de chênaies caducifoliées (dominées par *Quercus pubescens*) et les forêts de chênes sclérophylles (dont *Quercus ilex*) (Gervois, 2011). On y retrouve d'autres espèces caractéristiques comme l'arbousier (*Arbustus unedo*), l'érable de Montpellier (*Acer monspessulanum*) ou l'olivier (*Olea*

europaea) (Gervois, 2011). Ces végétaux peuvent être utilisés dans les méthodes actualistes de paléoécologie basées sur l'hypothèse selon laquelle les processus passés sont comparables voire identiques à ceux que l'on observe actuellement (Chabal et al., 1999). Ces approches, comme l'antracologie dont l'objet est d'identifier les bois carbonisés mis au jour en contexte archéologique permettent de reconstituer les environnements passés, les changements climatiques et la dynamique des interactions Homme-milieu-ressources végétales (Chabal et al., 1999 ; L'antracologie, <https://www.inrap.fr/les-sciences-de-l-archeologie/L-antracologie>).

Si les approches antracologiques s'appuient sur la reconnaissance de cortèges végétaux (assemblages d'espèces ligneuses identifiées), une des applications de l'archéobotanique et de l'antracologie, l'éco-anatomie quantitative, peut être mise en œuvre (Chabal et al., 1999 ; Marguerie et al., 2010). Elle s'appuie sur le principe que les caractéristiques anatomiques du bois d'une espèce varient en fonction des conditions du milieu (Marguerie et al., 2010). Testée avec succès sur l'olivier (Terral et Mengüal, 1999 ; Terral & Durand, 2006 ; Kassout et al., en préparation) et la vigne (Limier et al., 2018) sur des problématiques historiques, anthropo-écologiques, évolutives et éco-fonctionnelles, cette approche a été appliquée pour la première fois sur le bois du buis.

Cette étude est destinée à apporter quelques résultats préliminaires et inédits sur la base des travaux fondateurs de Carlquist (1982) qui montrent que certains caractères du bois (densité de vaisseaux, surface des vaisseaux, etc.) varient suivant les conditions du milieu, et notamment chez les Buxaceae. Aussi, la présente étude se fonde sur l'analyse de charbons provenant d'échantillons de bois de buis actuels collectés sur différents sites héraultais dans le but de caractériser l'effet des conditions du milieu (comme le type de substrat, le climat ou l'hygrométrie) sur la plasticité des caractères du bois de *Buxus sempervirens*. L'hypothèse selon laquelle des traits anatomiques répondent quantitativement

aux variations des conditions écologiques a donc été testée.

MATERIEL ET METHODES

1- Échantillonnage du matériel et préparation des échantillons

60 échantillons de bois de buis ont été prélevés le 22 janvier 2020 sur quatre sites différents (Table 1). Pour chaque site, cinq individus de buis situés dans une zone de 50 m de diamètre ont été échantillonnés en prélevant sur chacun 3 parties du tronc, de diamètre variable compris entre 0,5 mm et 5 cm. Chaque site présente alors 3 échantillons pour chacun des cinq individus.

Après un temps de séchage de 5 jours à 34°C en étuve, les échantillons ont été carbonisés au four à 450°C pendant 40 min. La carbonisation permet l'observation au microscope à transmission de l'anatomie des charbons de bois dont les caractéristiques sont conservées, même après réduction de volume (Chabal et al., 1999 ; Marguerie et al., 2010). La méthode de carbonisation a été choisie pour sa facilité et sa rapidité de réalisation, ainsi que pour l'analyse anatomique du bois de buis. De plus, elle permet la production d'échantillons modernes comparables à des charbons de bois mis au jour en contexte archéologique.

2- Mesures des traits anatomiques

Des études portant sur l'olivier ont pu montrer un lien entre l'anatomie du bois et le milieu (culture / étage bioclimatique) (Terral, 1997a ; Marguerie et al., 2010). Dans l'optique d'un éventuel élargissement de cette observation au buis, nous avons choisi d'étudier en section transversale la densité (DV, Nombre de vaisseaux/mm²) et la surface des vaisseaux (SV, μm^2), dans l'éventualité d'un impact des conditions environnementales sur l'anatomie de cette espèce. Les mesures ont été réalisées en excluant les cernes externes et internes du bois. En effet, ces cernes peuvent avoir des défauts d'organisation, dus à leur jeune âge et la formation de tissus encore en cours, ou à l'attaque de chenilles de pyrale sur les cernes

les plus externes (Di Domenico et al., 2012). Pour chaque individu, nous avons pris des images de coupes transversales se situant sur un même cerne (parfois 2) et avons réalisé nos mesures sur ces images. Les mesures ont été effectuées grâce à un microscope optique Leica, connecté à un logiciel d'analyse d'image de la même marque, en adoptant une

approche quantitative d'éco-anatomie sur le buis. Cette approche consiste à mesurer les traits anatomiques du bois pour ensuite traiter statistiquement les données recueillies (Terral, 1997a, 1997b, 2000 ; Terral & Mengüal, 1999 ; Terral et al., 2004 ; Von Arx et al., 2016 ; Limier et al., 2018).

Table 1. Présentation des différents sites d'étude et de leur contexte écologique.

Site	Code site	Coordonnées GPS (lat., Long.)	Altitude (m)	Type de végétation	Etage bioclimatique	Type de sol / Géomorphologie
La Rouvière (La Croix de Félix)	ROU	43.6575 3.8067	254	Chênaie mixte dominée par <i>Q. pubescens</i>	mésoméditerranéen	Profond et décarbonaté (calcaire à chailles)
Arboras (La Plâtrière)	ARB	43.7278 3,4689	406	Chênaie verte	mésoméditerranéen	Calcaire dolomitique / marnes
Col de Fambetou	FAM	43.7878 3,8067	250	Chênaie verte	mésoméditerranéen	Calcaire
Le Coulet (Ferrussac)	COU	43.7900 3.4839	626	Chênaie blanche ouverte / buxaie	supraméditerranéen	Calcaire (reliefs karstiques / sol maigre)

Dix images de coupes transversales sur deux cernes différents au maximum ont permis de réaliser ces mesures de surface et de densité des vaisseaux, dans le but de mettre en avant un éventuel lien entre l'écologie du buis et son anatomie, en tenant compte d'un facteur majeur de variation, le diamètre (ou l'âge) de la tige, soit le diamètre de l'échantillon. La surface et la densité des vaisseaux ont été mesurées à l'aide du logiciel ImageJ. Enfin, sur la base des résultats des mesures de SV et de DV, la relation entre DV et SV a été généralisée avec l'introduction d'un nouveau paramètre : la conductivité vasculaire (CD). Ce dernier permet d'évaluer l'efficacité de la conduction de la sève brute liée à SV et modulée par DV et est défini par la formule suivante : $CD = (SV/\pi^2)/DV$ (Terral & Mengüal, 1999 ; Terral et al., 2004). Malheureusement, en raison du confinement décrété par les autorités nationales, seulement

32 échantillons sur 60 ont pu être étudiés.

3- Analyses statistiques

Fiabilité et reproductibilité des mesures

Pour obtenir des valeurs moyennes fiables, un minimum de 40 mesures pour la surface et 20 mesures pour la densité ont été réalisées sur un échantillon test. Des courbes de moyennes cumulées ont été tracées pour chaque caractère anatomique afin d'estimer l'effort d'échantillonnage minimum à réaliser. Pour chacun de ces caractères, deux opérateurs ont réalisé des mesures sur l'échantillon. Les deux courbes ont alors pu être comparées pour chacun des caractères. La stabilisation des courbes donne accès au nombre de mesures correspondant à une estimation fiable de la valeur moyenne du caractère considéré.

Les mesures acquises par chaque opérateur ont été comparées, également sur un

échantillon test. Si la normalité est respectée, les jeux de données de chaque opérateur sont comparés en utilisant une analyse de variance (ANOVA) et un test T de Student (t-test). Dans le cas contraire, un test non paramétrique de Mann-Whitney est utilisé.

Variations anatomiques inter-stations à travers la relation caractère anatomique - diamètre de l'échantillon

La normalité de chacune des variables (SV, DV et diamètre de l'échantillon (DIA)) a été testée (Shapiro-Wilk). La relation entre l'anatomie du buis comprenant la surface (SV) et la densité (DV) des vaisseaux et le diamètre de la branche après carbonisation (DIA) a été testée en utilisant une analyse de corrélation, en référence aux travaux de [Kassout et al. \(en préparation\)](#). Le jeu de données global comprend 32 mesures de chaque variable (2 données manquantes pour SV).

La relation entre la conductivité vasculaire (CD) et l'écologie a enfin été testée. Des diagrammes en boîte de ce paramètre en fonction de l'écologie ont été réalisés. Enfin, une comparaison de conductivité vasculaire inter-station a été effectuée avec le test approprié (paramétrique ou non paramétrique) selon les résultats des tests de normalité.

RESULTATS

1- Fiabilité et reproductibilité des mesures

Sur la base de l'analyse de l'échantillon test, 25 mesures successives de surface de vaisseaux (SV) et 15 mesures de densité de vaisseaux (DV) suffisent à stabiliser la moyenne ([Fig. 1](#)). Les mesures effectuées sur les autres échantillons suivent donc ce protocole de fiabilité.

Concernant le volet reproductibilité des mesures (différences entre opérateurs), les tests préalables de normalité s'avèrent positifs pour SV (opérateur 1 : $W_{sv}=0.969$, $p=0.335$; opérateur 2 : $W_{sv}=992$, $p=0.989$) mais

négatifs pour DV (opérateur 1 : $W_{dv}=0.879$, $p=0.017$; opérateur 2 : $W_{dv}=83$, $p=0.002$). Pour la comparaison de l'échantillon test entre opérateurs, un test paramétrique pour SV et un test non-paramétrique pour DV ont été utilisés.

L'ANOVA montre qu'il existe une différence significative entre les deux opérateurs pour la mesure de SV ($F=6,01$, $p=0,016$) et pour la mesure de DV ($U\text{-test}=106,5$, $p=0,01$). Par conséquent, la mesure des caractères SV et DV nécessite le même opérateur pour qu'ils soient reproductibles.

2- Variations de l'anatomie du buis en fonction du diamètre de la branche :

Les tests de normalité appliqués aux données impliquées dans cette analyse donnent des résultats contrastés. La normalité est vérifiée pour la variable diamètre de l'échantillon après carbonisation (DIA) ($W_{dia}=0,947$, $p=0,117$), ainsi que pour SV ($W_{sv}=0,910$, $p=0,148$). Par contre, la distribution normale n'est pas vérifiée pour DV, à la fois sur les données brutes ($W_{dv}=0,910$, $p=0,011$) et par le biais de l'utilisation d'une variable auxiliaire (LN(DV)) : $W_{ln(dv)}=0,876$, $p=0,002$).

La distribution des données n'étant pas monomodale ([Fig. 2](#)), un test de corrélation non-paramétrique, de type Rho Spearman, a ensuite été utilisé. Les résultats montrent qu'il ne semble pas exister de relation entre DIA et SV. Par contre, le test de corrélation est significatif entre DIA et DV. La densité des vaisseaux serait donc variable selon le diamètre de la branche.

Enfin, la mise en relation graphique de SV et de DV individu par individu nous permet d'observer des regroupements distincts selon les sites sur lesquels se trouvent les individus. Il reste cependant des individus se retrouvant à l'extérieur des regroupements ([Fig. 3](#)). On observe tout de même une tendance de détachement de la station le Coulet.

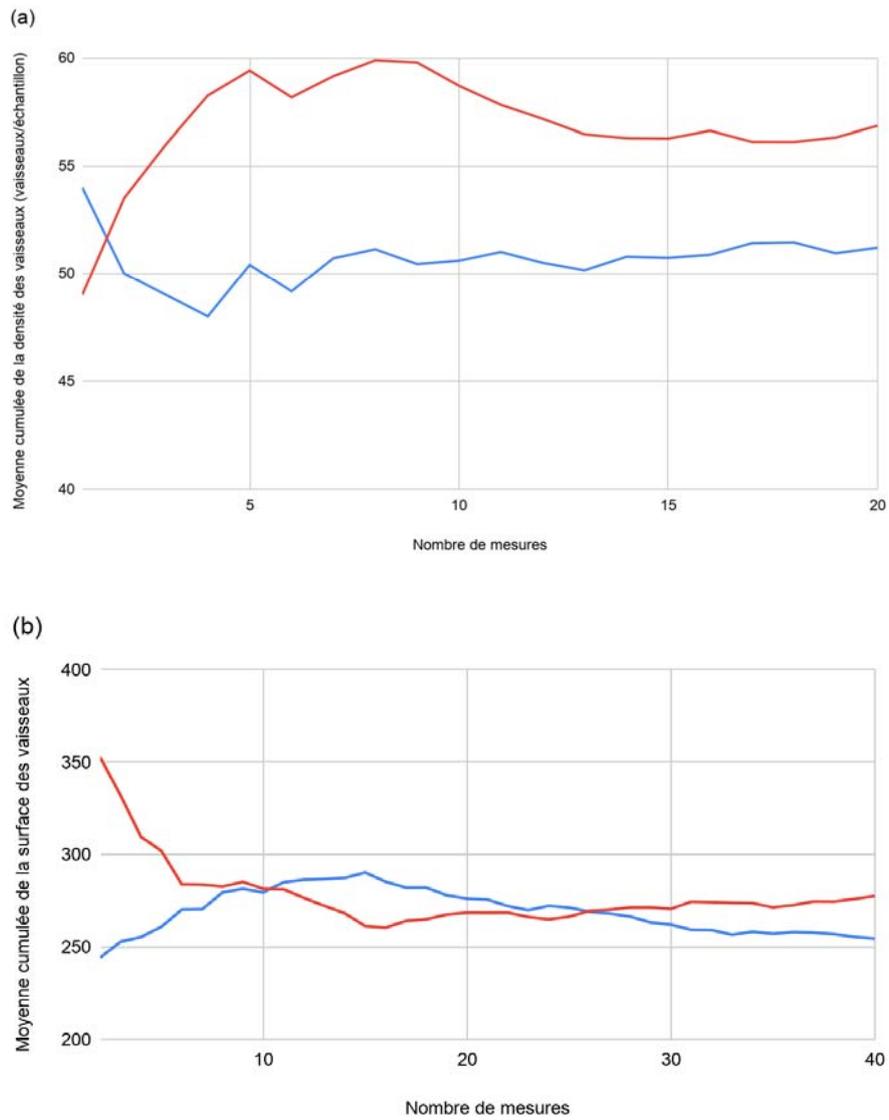


Figure 1. Courbes des moyennes cumulées des caractères anatomiques étudiés, densité (a) et surface (b) des vaisseaux. Pour chaque graphe, l'observateur 1 est représenté en bleu et l'observateur 2 en rouge.

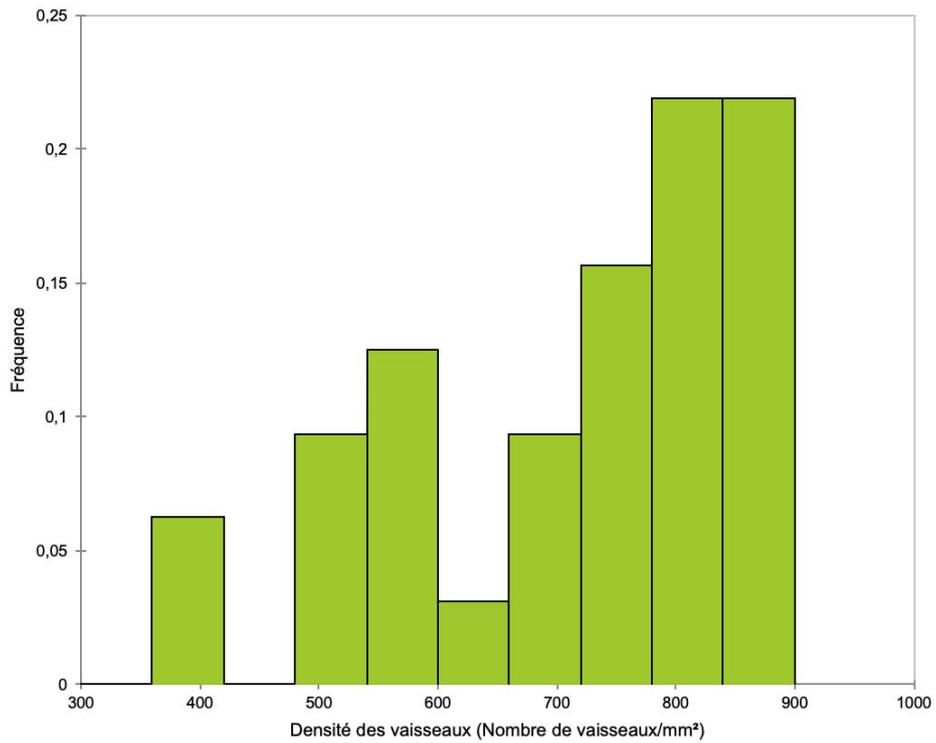


Figure 2. Histogramme de la répartition de densité des vaisseaux au sein des échantillons analysés

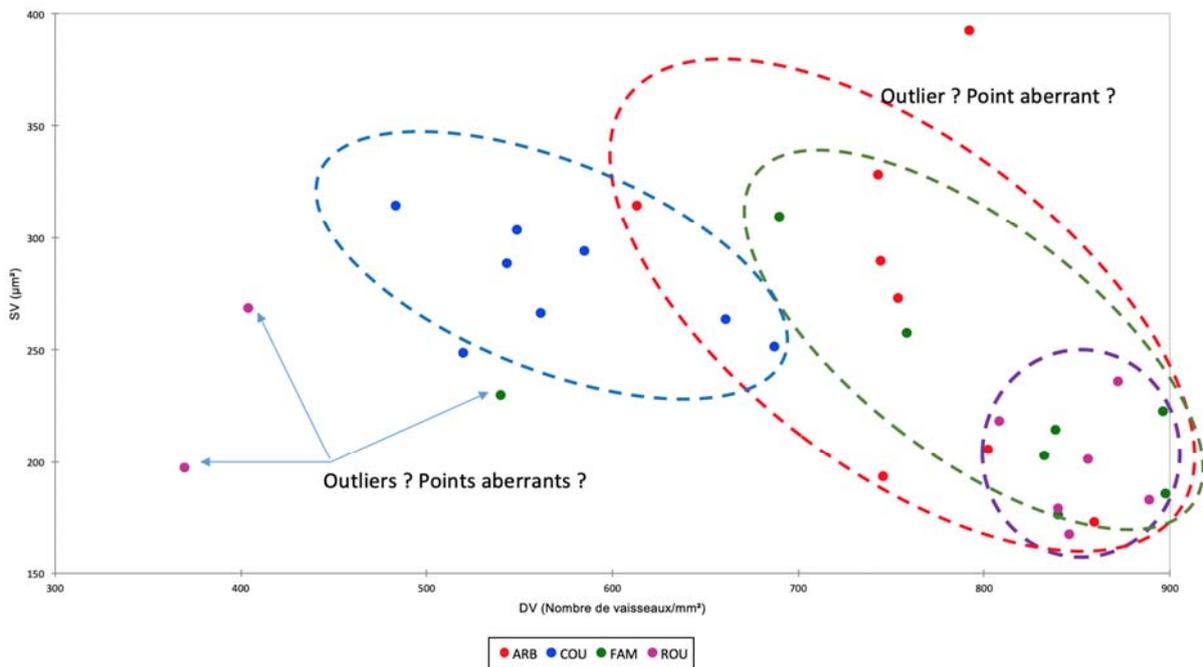


Figure 3. Représentation graphique de la surface des vaisseaux en fonction de la densité des vaisseaux pour chaque individu. Les abréviations ARB, COU, FAM et ROU correspondent respectivement aux stations d'Arboras, du Coulet, du col de Fambetou et de la Rouvière.

3- Différence de Conductivité vasculaire (CD)

Dans un premier temps, on constate que la relation entre le diamètre de la branche et la conductivité vasculaire est non significative (Rho-Spearman=0.293, p=0.104) (Table 3).

Cependant, si on compare les 4 stations, on peut constater que le Coulet-Ferrussac (COU), seule station étudiée dans l'étage supraméditerranéen héraultais, semble se distinguer des stations Fambetou (FAM) et de la Rouvière (ROU) par une conductivité supérieure, à la fois sur la représentation graphique (Fig. 4) et sur la base des tests non-paramétriques de Mann-Whitney (Table 3). Par contre, Le Coulet et Arboras (ARB) ne se semblent pas se différencier (Table 3).

Table 3. Comparaison deux à deux sur le plan de la conductivité hydraulique (CD) des stations d'échantillonnage à l'aide du test non-paramétrique de Mann-Whitney : Arboras (ARB), le Col de Fambetou (FAM), la Rouvière (ROU) et le Coulet (COU).

U-test				
	ARB	FAM	ROU	COU
ARB	-	44	20	44
FAM		-	29	59
ROU			-	56
COU				-

P-values				
	ARB	FAM	ROU	COU
ARB	-	0.234	0.234	0.234
FAM		-	0.798	0.003
ROU			-	0.01
COU				-

DISCUSSION

Malgré des résultats difficiles à interpréter du fait de la faiblesse des effectifs, l'étude préliminaire mise en œuvre pour la première

fois sur des traits anatomiques impliqués dans la conduction de la sève brute à travers le système caulinaire du buis (*Buxus sempervirens*) nous permet de dégager des tendances. Tout d'abord, aucun lien significatif entre la surface des vaisseaux, leur densité et le diamètre de la branche ne semble apparaître, relation pourtant présente chez l'olivier (Kassout et al., en préparation). Une analyse avec de plus grands échantillons pourrait permettre de relier les deux études ou alors de faire apparaître une différence anatomique notable entre ces deux espèces, quant à un possible compromis entre efficacité et sécurité de conduction, en relation avec les conditions climatiques. Par ailleurs, notre étude a concerné des spécimens de buis de régions très peu contrastées climatiquement (<https://fr.climate-data.org/europe/france/languedoc-roussillon-297/>). Aussi, l'intégration d'échantillons provenant d'arbres se développant sous des conditions écologiques très différentes pourrait nous permettre de révéler des patrons de variation nouveaux.

La première constatation claire est celle d'une corrélation négative entre la densité de vaisseaux et la surface des vaisseaux, comparable à celle que l'on retrouve chez l'olivier (Kassout et al., en préparation) : plus les vaisseaux sont nombreux, plus ils sont étroits. Cette relation est largement décrite dans les études scientifiques, comme celle de Preston et al. (2006) qui ont décrit cette relation pour une majorité d'Angiospermes et l'ont également reliée à la densité du bois (masse volumique liée à l'occurrence de fibres).

Les vaisseaux permettent l'apport de la sève brute du système racinaire jusqu'au système foliaire (Morot-Gaudry et al., 2017). Cette circulation, pouvant être plus ou moins forte, est appelée conduction (Hopkins, 2003). Ce paramètre met en lien la densité des vaisseaux et leur surface et explique les résultats discutés au-dessus. En effet, les végétaux ligneux auraient acquis au cours de l'évolution une stratégie efficace pour avoir la meilleure des conductivités possible (Brendel & Cochard, 2011). Ce compromis reposerait sur

l'efficacité de conduction des vaisseaux les plus larges et la sécurité de conduction apportée par les vaisseaux plus petits (Carlquist, 1988). Carlquist (1988) a émis l'hypothèse, comme de nombreux autres auteurs, que lors d'un gel ou d'une sécheresse, les vaisseaux les plus gros sont plus susceptibles de subir une entrée d'air et de s'obstruer (embolie gazeuse ou cavitation), empêchant de fait la montée de la sève brute et pouvant donc mener à la mort de l'organe innervé ou de la plante. Les vaisseaux les moins larges permettraient dans ce cas de

limiter ce phénomène, en formant des bulles d'air moins larges, plus faciles à résorber. Mais, cette hypothèse a été démentie au profit du mécanisme du « germe d'air » liant les propriétés des pores des vaisseaux, tels que la largeur, avec la capacité à faire rentrer plus ou moins d'air (Cochard et al., 1999). Cette sécurité de conduction apportée par les petits vaisseaux serait alors plus certainement liée au plus petit coût de reconstruction de ces structures après un phénomène d'embolie (Zanne et al., 2010).

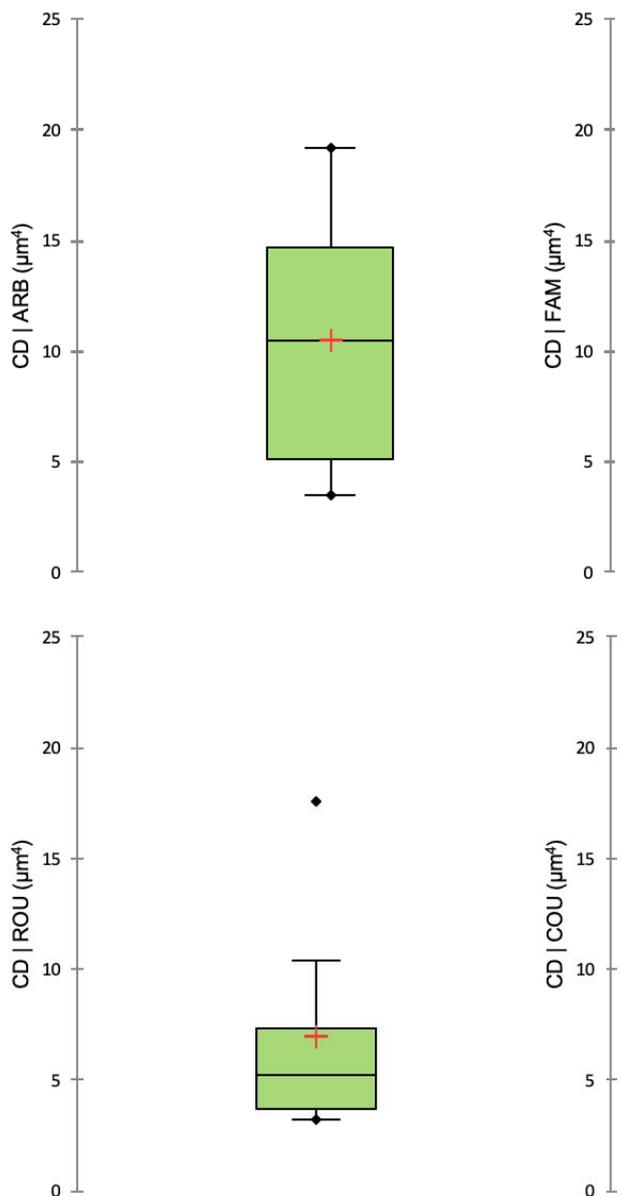


Figure 4. Diagrammes représentant les variations de conductivité station par station. La moyenne (croix rouge), la médiane (segment horizontal) et l'intervalle de confiance sont présentés.

De plus, toujours d'après [Preston et al. \(2006\)](#), il est apparu que les grands arbres avaient tendance à privilégier un système de faible densité de vaisseaux/larges vaisseaux et inversement pour les arbustes et les plantes de petite taille. Les plantes basses étant plus fragiles, avec des branches moins larges, privilégieraient donc des vaisseaux de moindre diamètre, leur permettant de se reconstruire plus vite, mais en plus grande quantité pour pallier le manque de flux de sève ([Zanne et al., 2010](#)).

Dans la présente étude, nous avons ajouté une évaluation de la conductivité pour la comparer entre les différentes stations. La conductivité plus élevée constatée à la station du Coulet, assimilable à une meilleure efficacité de conduction, pourrait être expliquée par les conditions écologiques de ce milieu. En effet, [Zobel & van Buijtenen \(1989\)](#) ont expliqué que les divergences des traits anatomiques chez les Angiospermes peuvent être reliées aux conditions écologiques d'un milieu. La dominance de *Buxus sempervirens* sur le site du Coulet atteste qu'il s'agit d'une formation végétale ouverte, à la différence des autres stations dont la végétation est en cours de fermeture. Il a déjà été démontré que dans les formations ouvertes, les racines des plantes sont plus larges, dû à l'espace disponible, ce qui apporte à la plante une meilleure conductivité ([Archer et al., 2002](#)). En suivant le même schéma, le système caulinaire des plantes, comme étudié dans notre étude, pourrait également avoir une meilleure conductivité, découlant du système racinaire, dans les formations ouvertes. Cette station est également, comme dit précédemment, située dans l'étage subméditerranéen (ou supraméditerranéen) héraultais. Le climat y est défini comme tempéré, moins chaud et sec que dans l'étage mésoméditerranéen ([Mathez & Molina, 2011](#)). Lors d'une sécheresse, phénomène moins fréquent sur le territoire du Coulet (<https://fr.climate-data.org/europe/france/languedoc-roussillon-297/>), la plasticité des végétaux leur permet de répondre fonctionnellement à une diminution des ressources hydriques et à une transpiration accrue. Leurs stomates se ferment, le diamètre

des vaisseaux produits diminue pour limiter le flux de la sève brute et la conductivité devient plus faible ([Fichot, 2010](#)).

La station du Coulet présente donc bien des différences de traits anatomiques avec les stations de la Rouvière et de l'Hortus, notamment quant à la conductivité. Mais, il est intéressant de noter que ces différences ne sont pas significatives par rapport à la station d'Arboras dont les échantillons arborent une étonnante variabilité anatomique. Cette station est située sur une formation de roches calcaires dolomitiques, variables dans leur composition (mélange de calcite et de dolomite). La dolomite contient du magnésium favorisant la croissance des plantes et est connue pour ses propriétés anti-acidifiantes ([Damrongrak et al., 2015](#)). Cette alternance de minéraux peut expliquer la variabilité du niveau de conductivité constatée à Arboras, certaines plantes bénéficiant d'un apport supplémentaire de minéraux. Toutefois, aucune étude n'a encore, à notre connaissance, étudié le phénomène. Enfin, on peut penser que la station Arboras, située à flanc de versant orienté au sud, bénéficie d'une quantité de précipitations supérieure aux stations de basse altitude (La Rouvière et Fambetou), mais les tests statistiques ne valident pas cette hypothèse.

CONCLUSION

Le protocole mis en place dans cette étude constitue une approche éco-fonctionnelle nouvelle de l'étude des traits anatomiques chez le buis (*Buxus sempervirens*). Nous avons étudié des caractères quantitatifs (densité et surface des vaisseaux du bois, densité de la branche, conductivité) permettant de conduire à certaines analyses statistiques. Les résultats obtenus pour les variables étudiées, en lien avec l'écologie stationnelle des différents milieux, permettent d'initier l'établissement de critères éco-anatomiques chez *B. sempervirens*, tels qu'une conductivité facilitée dans des milieux au climat tempéré et aux formations végétales ouvertes. Néanmoins, un faible jeu de données et un manque de temps lié à l'événement marquant de l'année 2020,

l'épidémie de COVID19, permettent seulement d'introduire ces critères par des tendances. La recherche de caractères de discrimination entre deux espèces et l'étude de leur plasticité anatomique au regard de conditions écologiques contrastées pourrait être très intéressante. Un approfondissement chez cette espèce et un élargissement de cette méthode aux autres espèces de buis méditerranéens seraient envisageables pour caractériser des différences au sein même de la famille des Buxaceae ou du genre *Buxus*. Nous pourrions en effet introduire *Buxus balearica* qui a une aire de répartition plus méridionale que *B. sempervirens*.

Enfin, l'établissement d'un modèle de référence éco-anatomique permettrait la mise en œuvre d'une approche bioarchéologique et paléoécologique. Elle pourrait permettre d'identifier grâce à des charbons de bois de buis anciens, fréquemment retrouvés sur des sites de fouilles liés aux activités pastorales du Néolithique, des conditions environnementales passées par la méthode d'analogie moderne, consistant à mettre en parallèle des éléments actuels et des éléments anciens.

REFERENCES

- Archer N.A.L., Quinton J.N. & Hess T.M. (2002). Below-ground relationships of soil texture, roots and hydraulic conductivity in two-phase mosaic vegetation in South-east Spain. *Journal of Arid Environments*, 52 : 535-553.
- Brendel O. & Cochard H. (2011). Comment les espèces végétales s'adaptent au stress hydrique. In : H. Birot, C. Gracia & M. Palahí (éds.), *L'Eau pour les Forêts et les Hommes en Région Méditerranéenne : un équilibre à trouver*. European Forest Institute, Joensuu, pp. 84-89.
- Carlquist S. (1982). Wood Anatomy of Buxaceae: Correlations with Ecology and Phylogeny. *Flora*, 172 : 463-491.
- Carlquist S. (1988). *Comparative Wood Anatomy*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, 436 p.
- Chabal L., Fabre L., Terral J.-F. & Théry-Parisot I. (1999). L'anthracologie. In : C. Bourquin-Mignot, J.-E. Brochier, L. Chabal, S. Crozat, L. Fabre, F. Guibal, P. Marinval, H. Richard, J.-F. Terral & I. Théry-Parisot (éds), *La Botanique*. Errance, Paris, pp. 43-104.
- Chazel L. & Chazel M. (2012). *Découverte naturaliste des garrigues*. Editions Quae, Versailles, 208 p.
- Cochard H. & Granier A. (1999). Fonctionnement hydraulique des arbres forestiers. *Revue forestière française*, 2 : 121-134.
- Colombier A., Coularou J., Gutherz X., Ambert M., Bal-bure J., Carrere I., Damais L., Vallon J.-C. & Vernet J.-L. (1990). *Boussargues (Argelliers, Hérault) : un habitat ceinturé chalcolithique : les fouilles du secteur ouest*. Maison des Sciences de l'Homme, Paris, 228 p.
- Demoule J.-P. (2010). *La révolution néolithique dans le monde*. CNRS Editions, Paris, 498 p.
- Di Domenico F., Magri D. & Lucchese F. (2012). *Buxus* in Europe: Late Quaternary dynamics and modern vulnerability. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics*, 14 : 325-372.
- Fabre L. & Gervet X. (1992). Première approche du charbonnage et de l'histoire de la forêt méditerranéenne l'exemple du canton d'Aniane (Hérault). *Bulletin de la Société Botanique de France*, 139 : 617-625.
- Fichot R. (2010). *Variabilité structurale et fonctionnelle du xylème et plasticité en réponse à la sécheresse chez le peuplier*. Thèse de doctorat, Université d'Orléans, 195 p.
- Gervois J.-P. (2011). *Histoire de la garrigue*. Nouvelles Presses du Languedoc, Sète, 300 p.
- Hormaetxe K., Becerril M., Hernández A., Esteban R. & García-Plazaola J.-I. (2007). Plasticity of photoprotective mechanisms of *Buxus sempervirens* L. leaves in responses to extreme temperatures. *Plant Biology*, 9 : 59-68.
- Lenoble F. & Broyer C., 1945. Sur la distribution du *Buxus sempervirens* en

- France. *Bulletin de la Société Botanique de France*, 92 : 118-131.
- Letts M.G., Rodríguez-Calcerrada J., Rolo V. & Rambal S. (2012). Long-term physiological and morphological acclimation by the evergreen shrub *Buxus sempervirens* L. to understory and canopy gap light intensities. *Trees*, 26 : 479-491.
- Limier B., Ivorra S., Bouby L., Figueiral I., Chabal L., Cabanis M., Ater M., Lacombe T., Ros J., Brémond L. & Terral J.-F. (2018). Documenting the history of the grapevine and viticulture: A quantitative eco-anatomical perspective applied to modern and archaeological charcoal. *Journal of Archaeological Science*, 100 : 45-61.
- Liottier L., Chabal L. & Demierre M. (2017). Dynamique des végétations sur le Causse du Larzac au cours des 8000 dernières années : contribution de l'étude anthracologique du Rajal del Gorp (Millau, Aveyron). *Quaternaire*, 23 : 337-352.
- Marguerie D., Bernard V., Bégin Y. & Terral J.-F. (2010). Anthracologie et dendrologie. In : S. Payette & L. Filion (éds.), *Dendroécologie, concepts, méthodes et applications*. Presses de Laval, Québec, pp. 311-346.
- Mathez J. & Molina J. (2011). *Les étages de végétation dans les ZNIEFF du Languedoc-Roussillon*. CSRPN.
- Preston K.A., Cornwell W.K. & Denoyer J.L. (2006). Wood density and vessel traits as distinct correlates of ecological strategy in 51 California Coast Range angiosperms. *New Phytologist*, 170 : 807-818.
- Racimo F., Woodbridge J., Fyfe R.M., Sikora M., Sjögren K.-G., Kristiansen K. & Vander Linden M., 2020. The spatiotemporal spread of human migration during the European Holocene. *PNAS*, 117 : 8989-9000.
- Record S., & Garatt G. (1925). Boxwoods. *Yale School of Forestry Bulletin*, 14 : 1-81.
- Takhtajan A. (1986). *The Floristic Regions of The World*. UC Press, Berkeley, 544 p.
- Terral J.-F. (1997a). *La domestication de l'olivier (Olea europaea L.) en Méditerranée nord-occidentale : approche morphométrique et implications paléoclimatiques*. Thèse de Doctorat, Université Montpellier II, 136 p.
- Terral J.-F. (1997b). Débuts de la domestication de l'olivier (*Olea europaea* L.) en Méditerranée nord-occidentale, mise en évidence par l'analyse morphométrique appliquée à du matériel anthracologique. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, 324 : 417-425.
- Terral J.-F. (2000). Exploitation and management of the olive tree during Prehistoric times in Mediterranean France and Spain. *Journal of Archaeological Science*, 27 : 127-133.
- Terral J.-F. (2002). Quantitative anatomical criteria for discriminating wild grape vine (*Vitis vinifera* ssp. *sylvestris*) from cultivated vines (*Vitis vinifera* ssp. *vinifera*). *British Archaeological Reports (International Series)*, 1063 : 59-64.
- Terral J.-F. & Mengüal X. (1999). Reconstruction of Holocene climate in Southern France and Eastern Spain using quantitative anatomy of olive wood and archaeological charcoal. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 153 : 71-92.
- Terral J.-F., Badal E., Heinz C., Roiron P., Thiébaud S. & Figueiral I. (2004). A hydraulic conductivity Model points to post-Neogene survival of the Mediterranean Olive in riparian habitat. *Ecology*, 85 : 3158-3165.
- Terral J.-F. & Durand A. (2006). Bio-archaeological evidence of olive tree irrigation (*Olea europaea* L.) during the Middle Age in Southern France and North Eastern Spain. *Journal of Archaeological Science*, 33 : 718-724.
- Vernet J.-L. (1985). Écologie des Causse au Quaternaire. *Bulletin de la Société Languedocienne de Géographie*, 3-4 : 265-286.
- Zanne A. E., Westoby M., Falster D.S., Ackerly D.D., Loarie S.R. Arnold S.E. & Coomes D.A. (2010). Angiosperm wood structure: Global patterns in vessel anatomy and their relation to wood density and potential conductivity. *American Journal of Botany*, 97 : 207-215.

Zobel B.J. & van Buijtenen J.P. (1989). *Wood variation - its causes and control*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, London, Paris, Tokyo, 363 p.