ORSAY
n° d'ordre
502

UNIVERSITE DE PARIS-SUD

CENTRE D'ORSAY

T H E S E

présentée

pour obtenir

Le titre de DOCTEUR en sciences

Spécialité : SCIENCES DE LA VIE

Arrêté du 5 juillet 1984

PAR

Emmanuelle L A M A D E

SUJET : COMPARAISON DES CYTOTYPES TETRAPLOIDE ET PENTAPLOIDE DE L'ESPECE *HOLCUS MOLLIS* L. EN REGION PARISIENNE. ASPECTS BIOSYSTEMATIQUE ET ECOPHYSIOLOGIQUE.

soutenue le 22 mars 1988 devant la commission d'examen

MM B. SAUGIER Président
S. BLAISE
P. JACQUARD
A. LACOSTE
C. LEFEBVRE

Remerciements

Je tiens à remercier toutes les personnes ayant contribué à la réalisation de ce travail.

- Monsieur le Professeur A. LACOSTE qui nous a accueillie dans son Laboratoire et a assuré la direction de ce travail

- Monsieur le Professeur B. SAUGIER qui nous fait l'honneur d'être le président de notre jury

- Monsieur le Professeur C. LEFEBVRE et Monsieur le Professeur P. JACQUARD pour avoir accepté d'être rapporteurs de cette étude

- Mademoiselle Solange BLAISE, maître de conférence, sur qui repose entièrement l'initiative de ce travail et qui, par ses conseils pertinents a très largement contribué à dégager les points les plus attrayants de cette recherche

- Monsieur J. ESCARRE et Claudie HOUSSARD, chercheurs CNRS, qui ont été d'une aide précieuse tout au long de ce travail , et l'exemple, pour nous, d'une grande rigueur dans l'approche des problèmes scientifiques

- Madame Sonja YAKOVLEV pour sa contribution scientifique et son soutien moral, tout au long de cette étude

- Monsieur J.P. BRIANE, informaticien, qui a mis au point la plupart des programmes utilisés dans le traitement statistique de nos données.

Mesdames M. LEFRANC et O. ROCHE pour leur importante aide technique de qualité, indispensable à la réalisation de cette étude.

Messieurs J. PONCET et M. COUDRIN qui ont permis de mener à bien l'ensemble des cultures d'Holcus mollis L., au jardin expérimental

ainsi que le personnel du laboratoire, notamment Mesdames MONCHAU, PELE, LE GOFF... et tous mes amis, étudiants en thèse, qui m'ont entourée de leur attention et de leur réconfort.

SUMMARY

The objectives of the present investigation are to study the effects of changing environmental (experimental) conditions on biomass allocation of the species Holcus mollis L.

This species grows throughout Europe and is reported as introduced taxon from many other parts of the world. Many cytotaxonomic studies have shown the existence of five cytotypes (2X, 4X, 5X, 6X, 7X) with X = 7 in the complex Holcus mollis L. The diploid and the heptaploid form seems to be very rare, the most common are on the tetraploid and the pentaploid. All ours investigations are on the two last one. In litterature, pentaploid represents most probably a backcross of triploid natural hybrid H. x hybridus WEIN (H. lanatus (2X') x H. mollis L. (4X)). Tetraploids and pentaploids are fertile, but reproduce mainly by creeping rhizomes. Tetraploids and pentaploids seem to have different habitats. The tetraploid form inhabites oak acidophilous forests, the pentaploid form is mainly found in old fields, edges and road sides.

Populations used in this work have different ecological origin and also different chromosomes number (tetraploid and pentaploid form).

This last point presents a remarquable aspect because distinctions thus could be obtained between environment influence and genetic behaviour.

From new caryological observation we conclued that pentaploid comes from hybridization between Holcus mollis non reduced and Holcus lanatus as femelle.

From biomass production we conclued that tetraploid populations produce maximal rhizome in stress environment that pentaploid. This last one produces more roots in favorable environment (when water is suffisant), and has stress avoidance reaction.

S O M M A I R E

AVANT-PROPOS P.

INTRODUCTION 1

CHAPITRE I - PRESENTATION GENERALE DU COMPLEXE POLYPLOIDE *HOLCUS MOLLIS* L. 7

I.1 Rappel bibliographique sur l'espèce *Holcus mollis* L. 9

I.1.1 Chorologie 9
I.1.2 Ecologie et phytosociologie 9
I.1.3 Morphologie et biologie florale 11

I.2 Analyse infraspécifique du complexe polyploïde 13

I.2.1 Caryologie 13

I.2.1.1 Le cytotype diploïde 2n = 14 13
I.2.1.2 Fréquences relatives et distribution des différents cytotypes 14
I.2.1.3 L'hybride triploïde 2n = 21 14
I.2.1.4 Morphologie des différents chromosomes chez *Holcus mollis* L. et *Holcus lanatus* L.. Comparaison des caryotypes 15

I.2.1.4.1 Marqueurs chromosomiques chez le genre *Holcus*
I.2.1.4.2 Comparaison des caryotypes observés chez *Holcus lanatus* et *Holcus mollis* L.
1.2.1.4.3 Chromosomes surnuméraires

I.2.1.5 Appariements chromosomiques 19

I.2.2 Origine des cytotypes les plus répandus 19
I.2.3 Biologie comparée de la reproduction des cytotypes tétraploïde et pentaploïde 23
I.2.4 Fertilité dans le genre *Holcus* 25

I.2.4.1 Hybridations interspécifiques 25
I.2.4.2 Hybridations entre cytotypes d'*Holcus mollis* L. 27
I.2.4.3 Autocompatibilité dans le genre *Holcus* 27

I.2.5 Répartition écologique des différents cytotypes de l'espèce *Holcus mollis* L. 28

I.3 Perspectives 29

CHAPITRE II - **MATERIEL ET STATIONS D'ETUDE. METHODOLOGIE.** 31

II.1 Echantillonnage 31

II.1.1 Choix des stations 31
II.1.2 Mode de récolte 33
II.1.3 Populations échantillonnées 35

II.2 Caractéristiques des stations 35

II.2.1 Contexte climatique 35
II.2.2 Analyse floristique 36
II.2.3 Caractéristiques édaphiques 38

II.2.3.1 Prélèvement des échantillons 39
II.2.3.2 Résultats 39

II.3 Méthodologie 43

II.3.1 Identification chromosomique du matériel 43

II.3.1.1 Technique d'étude de la mitose 43
II.3.1.2 Technique d'étude de la méiose 44

II.3.2 Préparation du matériel 44
II.3.3 Caractéristiques hydriques des milieux de cultures 45
II.3.4 Système de culture 45
II.3.5 Appareils de mesure 47
II.3.6 Obtention des données 47
II.3.7 Traitement des données 49

CHAPITRE III - **CARYOLOGIE.** 51

III.1 Identification chromosomique des populations 51

III.2 Mitoses chez les deux cytotypes 51

III.3 Configuration méiotique chez les deux cytotypes 52

III.4 Révision de la génèse du complexe *Holcus mollis* L. 60

III.5 Réalisation d'un transect : caryologie et répartition écologique 62

CHAPITRE IV - **REPONSES DE POPULATIONS DE *H. MOLLIS* L. SUIVANT DIFFERENTES RESSOURCES NUTRITIVES.** 67

IV.1 Expérience I : Réponses de populations de *H. mollis* L. selon le type de sol 67

IV.1.1 Protocole expérimental 69
IV.1.2 Résultats 69

IV.1.2.1 Phénomènes d'interaction 69
IV.1.2.2 Effet du type de sol sur la production en M.S. 72
IV.1.2.3 Comparaison du comportement des populations par type de sol 72
IV.1.2.4 Influence du niveau de ploïdie 75
IV.1.2.5 Niveau d'indépendance des populations par rapport au sol 77
IV.1.2.6 Calculs de niche 82

IV.2 Expérience II : Influence d'un apport en éléments nutritifs 85

IV.2.1 Plan d'expérience 85
IV.2.2 Résultats 85

IV.2.2.1 Phénomènes d'interaction 84
IV.2.2.2 Influence d'un engrais azoté sur la production en M.S. 84
IV.2.2.3 Réponses des populations 87
IV.2.2.4 Effet de la polyploïdie 89

IV.3 Discussion 89

CHAPITRE V - **REPONSES DE POPULATIONS DE *H. MOLLIS* A DES VARIATIONS EXPERIMENTALES DES FACTEURS EAU ET LUMIERE.** 93

V.1 Effet d'un gradient hydrique sur plusieurs populations de *H. mollis* 95

V.1.1 Expérience 3 - Comportements différentiels des formes tétraploïdes et pentaploïdes vis-à-vis de l'eau 95

V.1.1.1 Plan d'expérience 95
V.1.1.2 Résultats 97

V.1.1.2.1 Phénomènes d'interactions 97
V.1.1.2.2 Réponses des populations suivant les traitements
V.1.1.2.3 Effet de la polyploïdie 102
V.1.1.2.4 Calculs de niche 105

V.1.2 Expérience 4 - Populations pentaploïdes le long d'une succession secondaire 107

V.1.2.1 Schéma expérimental 107
V.1.2.2 Résultats 107

V.2 Effet d'un double gradient - hydrique et lumineux - sur plusieurs populations de *H. mollis* L. 109

V.2.1 Expérience 5 - Réponses différentielles des populations tétraploïdes et pentaploïdes 109

V.2.1.1 Protocole expérimental 109
V.2.1.2 Mesures 111
V.2.1.3 Résultats 113

V.2.1.3.1 Différentes allocations de biomasse suivant un gradient hydrique et lumineux 113

V.2.1.3.1.1 Phénomènes d'interaction 113
V.2.1.3.1.2 Différentes réponses des populations 113
V.2.1.3.1.3 Influence du niveau de ploïdie 115

V.2.1.3.2 Comparaison de l'efficience hydrique des cytotypes tétraploïde et pentaploïde 118
V.2.1.3.3 Illustration de la relation ψ(-bars) = f(D.S.H.)

V.2.2 Expérience 6 - Populations pentaploïdes provenant de différents stades de successions secondaires 126

V.2.2.1 Schéma expérimental 126
V.2.2.2 Mesures 126
V.2.2.3 Résultats 128

V.2.2.3.1 Phénomènes d'interaction 128
V.2.2.3.2 Réponses des populations 128
V.2.2.3.3 Illustration de la relation ψ(-bars) = f(D.S.H.)
V.2.2.3.4 Critique des résultats de mesures de conductance stomatique 132

V.3 Discussion 133

CONCLUSION 137

REFERENCES 143

HISTORIQUE 149

ANNEXES 153

Rien n'est, tout devient.

HERACLITUS

INTRODUCTION

L'étude de la graminée pérenne *Holcus mollis* L. (la "Houlque molle" ou "faux-chiendent"), formant un complexe polyploïde, illustre la contribution de quelques concepts généraux de la Biologie des Populations à la compréhension du fonctionnement de l'évolution de ce taxon, à partir d'investigations de nature biosystématique et écologique.

On a pu définir chez le complexe polyploïde *Holcus mollis* L., grâce à de nombreux comptages chromosomiques, cinq cytotypes (2X, 4X, 5X, 6X, 7X) avec X = 7 comme nombre de base. Les cytotypes diploïde et heptaploïde sont les plus rares, les cytotypes tétraploïde et pentaploïde les plus répandus.

L'ensemble de ce travail porte sur des populations de la région parisienne, appartenant aux deux formes polyploïdes les plus courantes : tétraploïde et pentaploïde. Bien qu'indiscernables morphologiquement, leur amplitude écologique respective semble différente. En effet (d'après nos observations en région parisienne), si le cytotype tétraploïde se rencontre exclusivement dans les communautés forestières (chênaies acidiphiles, chênaie-charmaies, châtaigneraies, ainsi que dans leurs lisières), le cytotype pentaploïde apparaît lié à des types de biotopes plus ouverts comme les friches, les prairies non fauchées et certains stades préforestiers. Bien que parfois en contact, les deux cytotypes ne se rencontrent apparemment pas en mélange dans le territoire d'étude.

A première vue, la gamme d'habitats du pentaploïde s'avère donc plus diversifiée que celle du tétraploïde. Cette augmentation de l'amplitude écologique en fonction du niveau de ploïdie, à l'intérieur d'un taxon, a déjà été observée pour de nombreuses espèces (LEWIS, 1980).

Rappellons à ce niveau, que la polyploïdie, phénomène important chez les plantes supérieures, semble tenir un rôle fondamental dans l'évolution

des plantes. STEBBINS estime que ce phénomène, à savoir l'existence de types génétiquement apparentés possédant des nombres de chromosomes qui sont des multiples d'un nombre de base déterminé, touche environ 30% à 40% des Angiospermes et, de façon plus précise, pour STEBBINS (1950) et EHRENDORFER (1981), 43% de dicotylédones et 58% de monocotylédones.

La polyploïdie, responsable d'isolement génétique et parfois écologique, peut donc être un mode de spéciation important (LÖVE, 1964). En ce sens, nous tenterons d'établir des hypothèses quant à l'évolution du taxon en région parisienne à partir de l'analyse des caractéristiques biosystématiques et physiologiques des populations appartenant aux deux formes polyploïdes.

Néanmoins, les propriétés "expansionnistes" d'un cytotype n'ont pas souvent leur explication dans la simple multiplication d'un même nombre de base, elles sont, dans la plupart des cas, à mettre en relation avec l'hybridation.

Dans le complexe étudié, les cytotypes tétraploïde et pentaploïde sont deux allopolyploïdes. L'origine du tétraploïde est encore obscure, mais le pentaploïde proviendrait d'une hybridation entre les deux taxons *H. mollis* et *H. lanatus*. Par conséquent, l'ensemble des différences observées entre les deux cytotypes ne peut être mis en relation directe avec une simple augmentation du niveau de ploïdie.

Ce type d'étude (recherche de caractéristiques caryologiques, biométriques, écophysiologiques ou biochimiques en relation avec une répartition écologique différentielle) a déjà fait l'objet de nombreux travaux, en particulier sur *Cardamine pratensis* L. (SOUCHON, 1972), *Lathyrus pratensis* L. (TOULEMONDE, 1981), *Dactylis glomerata* L. (LUMARET, 1981), *Lotus corniculatus* L. s. l. (CARTIER et BLAISE, 1986).

Dans notre cas, la recherche des causes de la répartition écologique différentielle des deux cytotypes depuis les stades à caractères pionniers (début de succession secondaire) jusqu'à des stades pré-climaciques ou climaciques est au point de départ de notre étude.

La question suivante peut alors être posée : sommes-nous à un moment de l'histoire du taxon où il se produit une divergence, fonction de la niche occupée par chaque cytotype, donc une accentuation du phénomène de

microspéciation, par mécanisme de "sélection discontinue" ?

Quelle que soit la nature de la démarche (Fig. 1), nous n'avons accès qu'aux phénotypes. Ils représentent les réponses des génotypes à l'action des facteurs environnementaux. La nature de cette action n'est pas directement appréhendable par l'observateur, mais on peut assimiler le système ainsi formé (système POPULATION-ENVIRONNEMENT) à une boîte noire piègeant la totalité de l'"information" concernant les relations entre ces deux entités, mais dont on peut appréhender certaines variables d'entrée et de sortie. Vis-à-vis des réponses fournies par la plasticité phénotypique, se pose pour l'observateur le problème du choix d'un critère d'analyse, qui peut-être aussi bien d'ordre morphologique que physiologique.

Les réponses analysées dans ce travail concernent les allocations de biomasse aux différentes parties de l'appareil végétatif sous l'effet de variations de facteurs environnementaux.

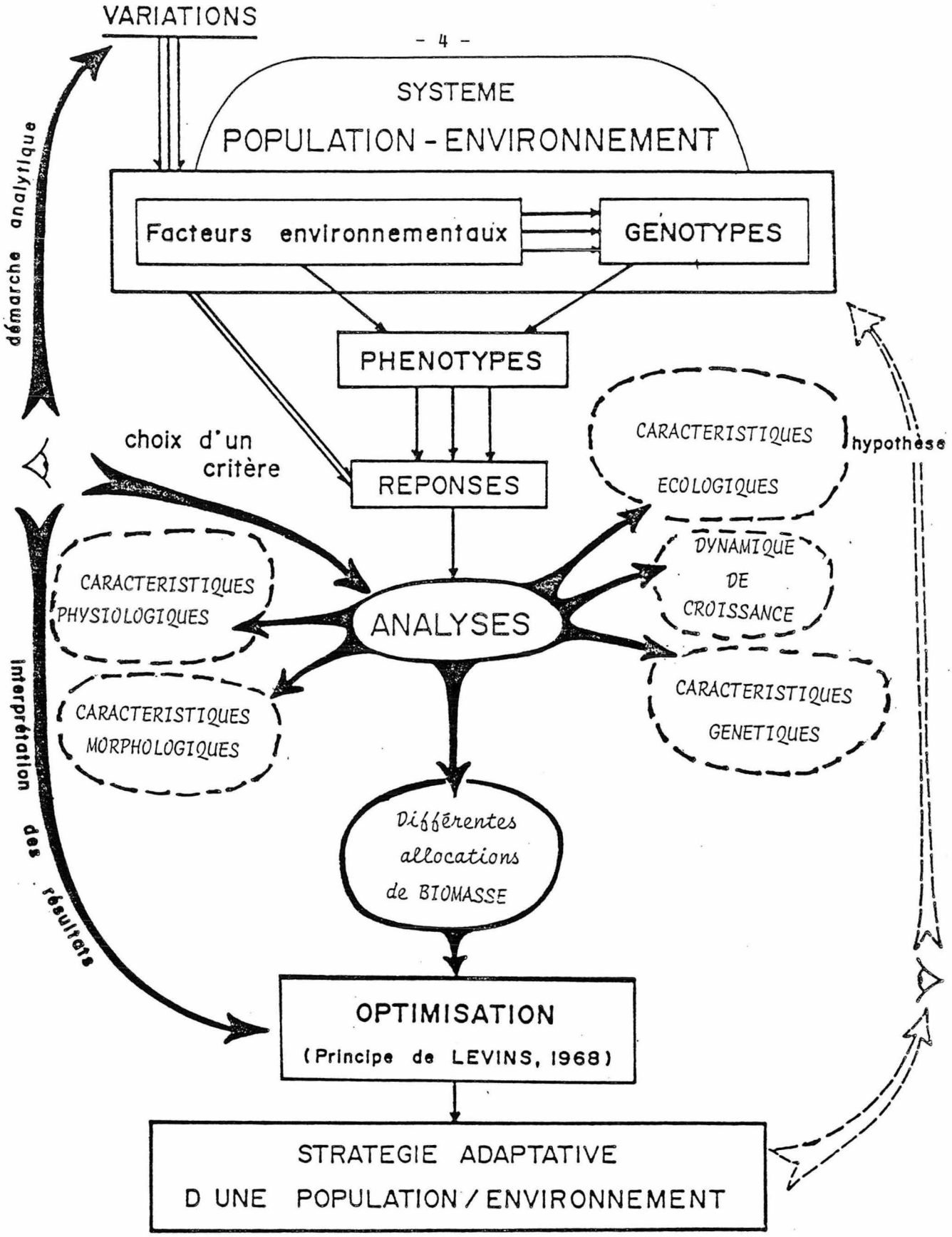
L' approche est en premier lieu analytique puisque, de façon expérimentale, on choisit de tester l'influence de facteurs susceptibles d'intervenir dans la répartition écologique des populations des deux formes polyploïdes. Par la suite, si on conçoit les réponses des populations en termes d'optimisation, c'est-à-dire en considérant que chaque organisme possède un budget en énergie limité (selon LEVINS, 1968), ce dernier "opte" entre l'amélioration d'une performance en conditions optimales ou l'augmentation de l'étendue de sa gamme de tolérance (ces choix étant exclusifs). Au niveau d'une population, ce "choix" constitue une stratégie adaptative.

Il s'agit, en conséquence, de saisir certaines caractéristiques fonctionnelles du système "population-environnement" ainsi que certains éléments marquant l'évolution de ce système.

Le mémoire se compose de cinq chapitres :

- Le premier chapitre concerne la présentation générale du taxon *Holcus mollis* L.. La synthèse entre les données bibliographiques, tant au plan biosystématique (morphologie, chorologie, biologie florale) qu'au niveau écologique, et nos observations personnelles a permis de mieux définir la problématique générale de l'étude.

- Dans le deuxième chapitre sont exposés, d'une part les



DEMARCHE GENERALE

Figure 1.

caractéristiques géographiques et écologiques des populations récoltées et faisant par la suite l'objet de manipulations expérimentales, d'autre part l'ensemble des méthodes utilisées.

- Le troisième chapitre expose les résultats des observations caryologiques effectuées, en relation avec l'histoire génétique des populations et la répartition des deux cytotypes (tétraploïde et pentaploïde) le long d'un transect forestier.

- Les deux derniers chapitres sont respectivement consacrés à l'exposé du protocole relatif à chaque expérimentation, aux résultats obtenus et à leur discussion. Leur ordre reflète celui suivi par notre raisonnement au fil des résultats, en vue d'élucider quelques-unes des multiples questions soulevées par le sujet.

Dans le quatrième chapitre sont comparées les modalités d'allocation de biomasse des populations en fonction de différents types de sols (dont leur sol d'origine), ainsi que vis-à-vis d' un apport croissant en éléments nutritifs. Des hypothèses concernant les stratégies adaptatives des populations en relation avec leur production en matière sèche y sont émises, en vue d'expliquer la répartition écologique différentielle des cytotypes tétraploïde et pentaploïde.

Le dernier chapitre traite du comportement différentiel des deux formes polyploïdes selon la variation de facteurs abiotiques importants tels que l'eau et la lumière, en vue de mettre en évidence d'éventuelles tolérances à des pertubations environnementales liées à l'instabilité de certains habitats.

Une conclusion générale relie, en dernier lieu, l'ensemble des résultats obtenus et tente d'en donner une interprétation cohérente dans l'optique des questions soulevées en introduction.

CHAPITRE I

PRESENTATION GENERALE DU COMPLEXE POLYPLOIDE *HOLCUS MOLLIS* L.

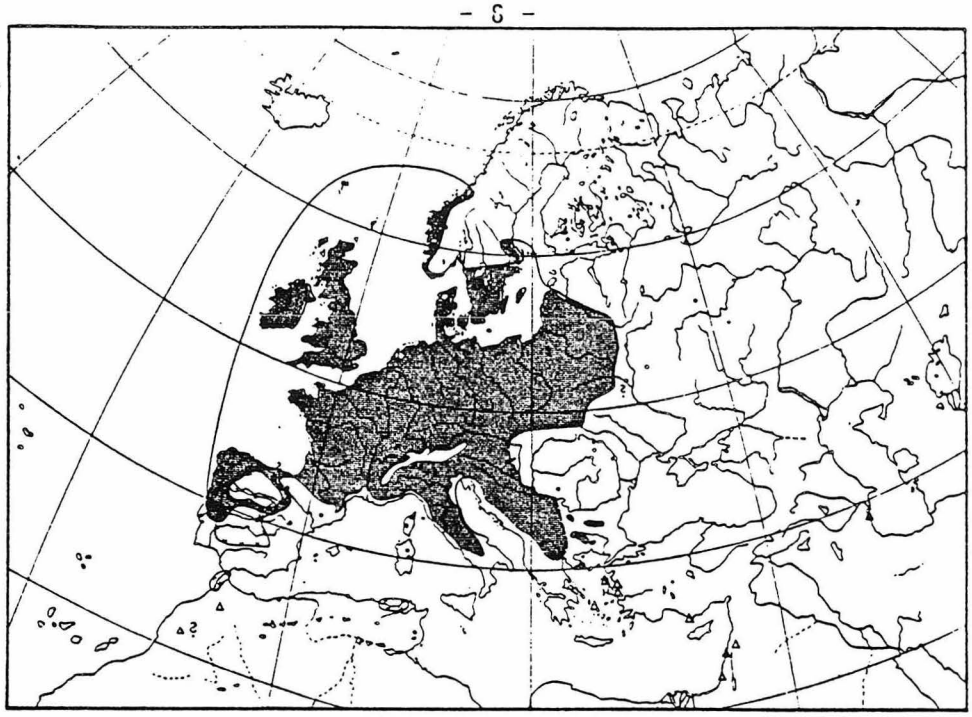
INTRODUCTION

Ce premier chapitre fait le point sur l'ensemble des connaissances actuelles concernant le taxon *Holcus mollis* L. Bien que la nature du mémoire relève plus des concepts de Biologie des Populations que de ceux de la Biosystématique, l'ensemble des données exposées par la suite sert de base à la démarche générale du travail entrepris.

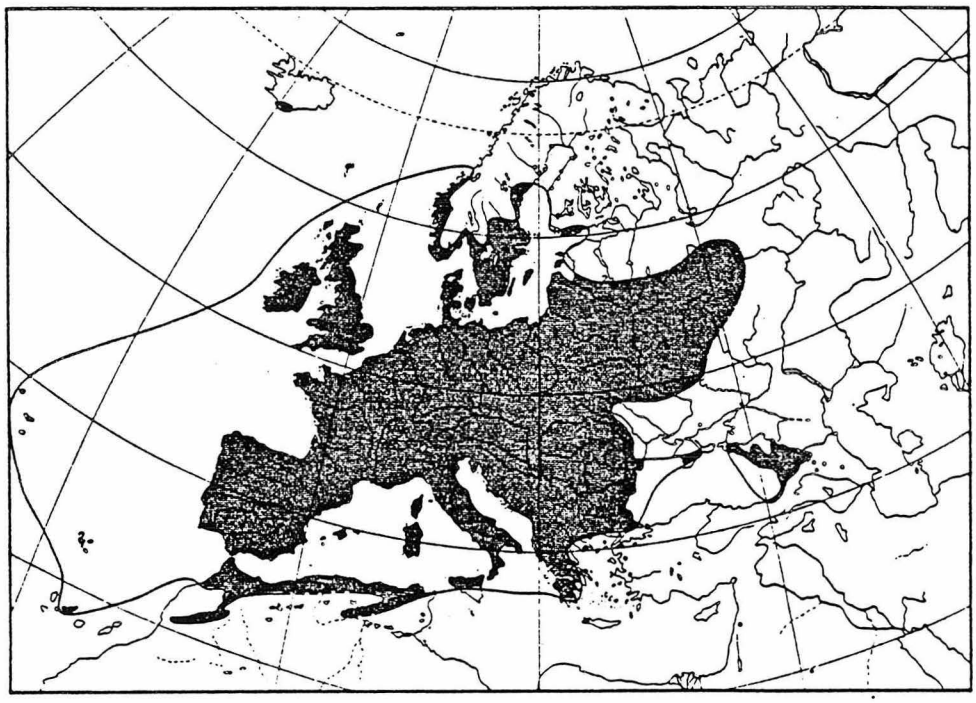
Le genre *Holcus*, qui fait partie de la tribu des AVENAE, famille des POACEES, compte huit espèces (TUTIN, 1980):

- *Holcus grandiflorus* Boiss. et Reuter (répartition : Sud-Ouest de l'ESPAGNE).
- *Holcus caespitosus* Boiss. (répartition : ESPAGNE, Sierra Nevada).
- *Holcus lanatus* L. (répartition : EUROPE sauf au Nord-Est et à l'extrême Nord)
- *Holcus mollis* L. (répartition : voir paragraphe suivant)
- *Holcus setiglumis* Boiss. et Reuter (répartition : Sud de l'EUROPE).
- *Holcus notarisci* Nyman. (répartition : Nord-Ouest de l'ITALIE).
- *Holcus rigidus* Hochst. (répartition : ACORES).
- *Holcus gayanus* Boiss. (répartition : Nord-Ouest de l'ESPAGNE et Nord du PORTUGAL).

Ce sont des espèces pérennes ou annuelles possédant une inflorescence en panicule avec des épillets comprimés latéralement.



Holcus mollis L.
H. setosus TRIN.
H. reuteri BOISS.
H. gayanus BOISS.



Holcus lanatus L.

Figure 2

AIRE DE REPARTITION DES DEUX ESPECES

HOLCUS MOLLIS L. et HOLCUS LANATUS L.

(MEUSEL H., JAGER E. & WEINERT E., 1965 - Vergleichende Chorologie der zentraleuropaeischen Flora, Veb Gustav Fischer Verlag, Jena, p.45, 46).

Parmi cet ensemble, deux taxons sont sympatriques dans la majeure partie de leurs aires et en étroite relation cytotaxonomique d'un point de vue historique : *Holcus mollis* L. et *Holcus lanatus* L.. Le cas d'*H. lanatus*, bien que méritant également de l'intérêt, n'est pas traité en tant que tel dans ce mémoire. Il sera toutefois évoqué comme élément de compréhension et de comparaison lors de la discussion de certains résultats.

I.1 Rappel bibliographique sur l'espèce *Holcus mollis* L.

I.1.1 Chorologie

On rencontre *H. mollis* dans toute l'Europe, de l'étage planitiaire à l'étage montagnard (GUINOCHET et de VILMORIN, 1978), excepté à l'extrême Nord et l'extrême Sud-Est (Fig. 2). Son aire atteint probablement son extrême limite nord vers 62°N en Norvège. L'espèce est signalée aux Carpathes et jusqu'à 47°E environ en U.R.S.S. (OVINGTON and SCURFIELD, 1956). Elle semble absente du domaine méditerranéen bien que MAIRE (1955) décrive une variété "*triflorus*" de l'espèce en Afrique du Nord. Par contre, on note sa présence dans l'Ouest de la péninsule ibérique.

D'après HITCHCOCK (1935), *H. mollis* a été introduite aux U.S.A. à partir de l'Europe, et s'est répandue de l'état de Washington jusqu'en Californie.

En comparaison, le taxon voisin *H. lanatus* possède une aire de répartition plus étendue (Fig. 2), puisqu'on le trouve non seulement dans toute l'Europe mais également en AFRIQUE du NORD (Maroc, Algérie, Tunisie), dans les îles Canaries, à Madère et aux Açores. Il est d'autre part introduit à l'Est de l'Asie (Chine, Japon), en Afrique du Sud, en Australie, Nouvelle-Zélande, U.S.A. et Islande (BEDDOWS, 1961).

I.1.2 Ecologie et phytosociologie.

Les auteurs (TUTIN, 1980; COSTE, 1937; GUINOCHET, 1978; GRENIER et GODRON, 1856) décrivent *H. mollis* comme une espèce calcifuge ayant un preferendum écologique pour les sols sablonneux, siliceux. Selon SCURFIELD

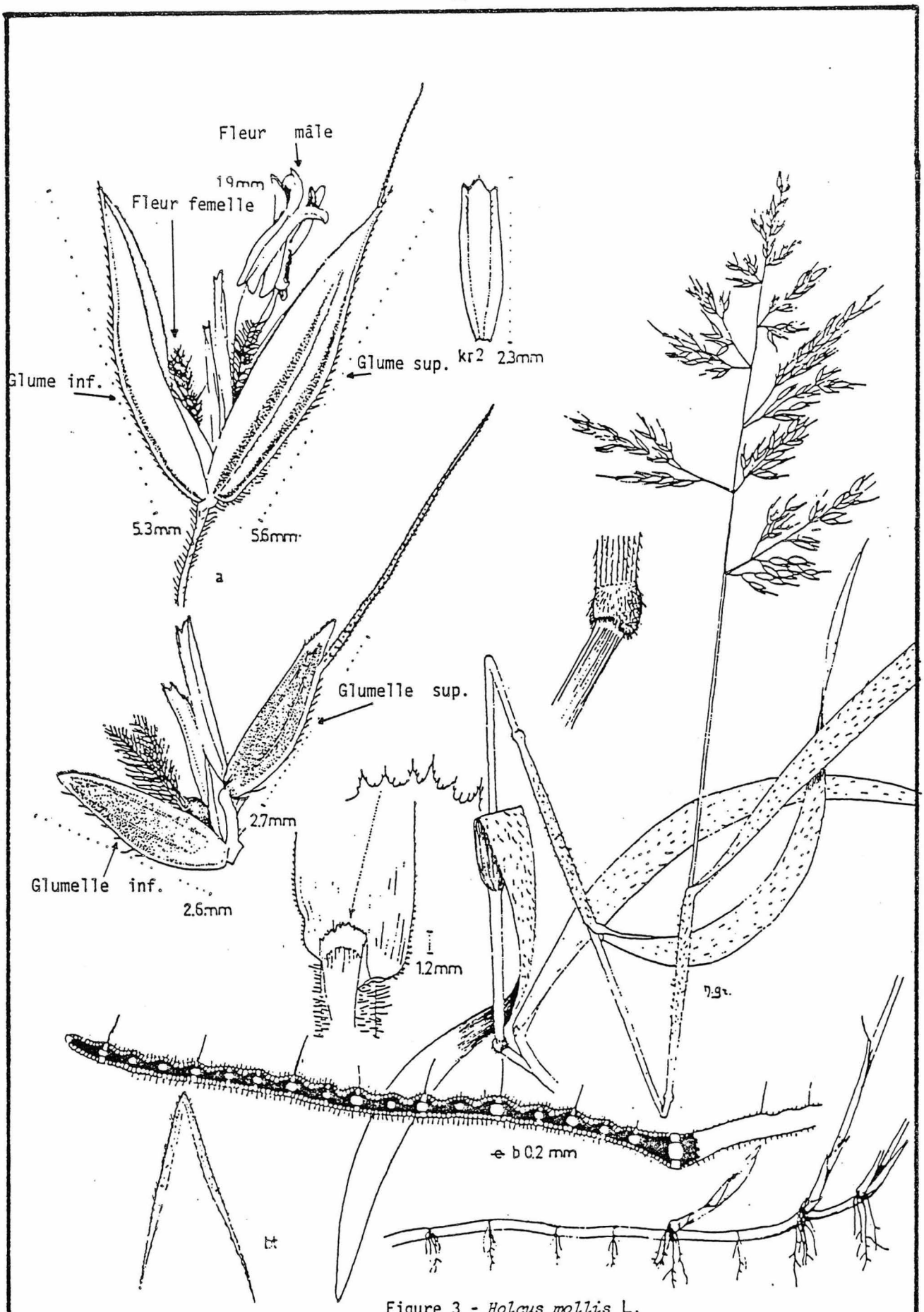


Figure 3 - *Holcus mollis* L.
d'après Atlas van de Nederlandse Grassen.

et BOSWELL (1953), l'espèce serait plutôt caractéristique des stations ombragées sur sol acide et favorisée par des teneurs en $NH4^+$ et $NO3^-$ élevées.

D'après MONTEGUT (1983), *H. mollis* se trouve en FRANCE souvent associée à des sols issus de la dégradation des roches primaires (granites, schistes, etc ...).Elle est également répandue dans les régions constituées de grandes étendues sableuses (Fontainebleau, Sologne, Lande de Gascogne) dont le défrichement, loin de faire disparaître cette espèce, a amplifié sa capacité naturelle d'"extension végétative".

On trouve *H. mollis* dans les communautés forestières acidophiles des Quercetalia robori-petraeae R. Tx. 1931 et des Fagetalia (ex. : Luzulo-Fagion, de FOUCAULT, 1983), dans les manteaux (ex. : Lonicero-Rubion ulmifolii, de FOUCAULT et al.) et dans les landes (Erico-Genistetalia) qui leur sont associés. Elle se développe également dans les forêts "hygrophiles" des Alnetalia glutinosae (GUINOCHET et de VILMORIN, 1978; OBERDORFER, 1978), et par ailleurs, est considérée comme caractéristique de l'Holco mollis-Quercetum pyrenaicae (dans les Quercetalia pubescentis Br. Bl. 1931) par BRAUN-BLANQUET et al. (1956). On la rencontre également dans les ourlets acidiphiles atlantique et subatlantique (Teucrion scorodoniae all. nov. de FOUCAULT), les pelouses (Sedo-Scleranthetea Br.-Bl. 1955) et les landes des Calluno-Ulicetea Br.-Bl. et Tx. 1943.

I.1.3 Morphologie et biologie florale.

Holcus mollis L. est une espèce rhizomateuse de 30 à 80 cm, pubescente ou glabrescente, velue aux noeuds (COSTE, 1937) (Fig. 3), qui tient probablement son nom au manque de "maintien" de ses feuilles, retombant le long des chaumes. L'observation de coupes transversales de feuilles montre en effet l'absence presque totale de tissu de soutien (sclérenchyme)(METCALFE, 1960).

Les épillets renferment deux fleurs, la supérieure mâle et l'inférieure hermaphrodite (GRENIER et GODRON, 1856); l'arête de la glumelle est exserte, d'abord droite, puis genouillée, mais jamais en crochet. Cette dernière particularité permet de distinguer sans ambiguïté

NOMBRES[1] de CHROMOSOMES chez HOLCUS

H. lanatus L.	14	Avdulov	1928[2]	U.R.S.S.
	14	Stählin	1929	Allemagne de l'Ouest
	14	Parodi	1946	Argentine
	14	De Litardière	1949	France
	14	Beddows & Jones	1953	Grande-Bretagne
	14	Tateoka	1955	Japon
	14	Löve & Löve	1956	Islande
	14	Jones	1957	Grande-Bretagne
	14 + 0-2B	Bosemark	1957	S Suède
	14 + 0-2B	Böcher & Larsen	1958	cf. note[3]
	14	Hedberg & Hedberg	1961	Pays de Galles
	14	Gadella & Kliphuis	1968	Pays-Bas
	14 + 0-2B	Skalinska & al.	1967	Pologne
	14	Curran	1968	Irlande
	14	Taylor & Mulligan	1968	Iles Queen Charlotte
	14	Fernandes & Queiros[4]	1969	Portugal
	14	Laane	1969	Norvège
	14	Pohl & Davidse	1971	Costa Rica
	14	Queiros[5]	1973	Portugal
	14 + 0-2B	Queiros	1974	Portugal
	14	Majovski & al.[6]	1974	Tchéchoslovaquie
H. mollis L.	14, 28	Stählin	1929	Allemagne de l'Ouest
	28	Löve & Löve	1945	Suède
	28	De Litardière	1949	France
	28, 35, 42	Beddows & Jones	1953	Pays de Galles, France
	28, 35, 42, 49	Jones 1954,	1957	Grande-Bretagne
	35	Harberd	1967	Ecosse
	28	Gadella & Kliphuis	1967	Pays-Bas
	14	Kozhuharov & Kuzmanov	1968	Bulgarie
	14, 28	Fernandes & Queiros	1969	Portugal
	28, 35	Slalinska & al.	1971	Pologne
	28, 35	Walter	1973	Pologne
	28	Löve & Kjellqvist	1973	Espagne
	28	Queiros	1974	Portugal
	28, 35, 42	Walter	1977	Pologne
H. lanatus L. x *mollis* L.	21	Jones	1958	Ecosse
	21	Carroll & Jones	1962	Ecosse, Pays de Galles Angleterre
	21	Beddows	1971	station expérimentale de Aberystwyth
H. setiglumis Boiss.	14 + 2B	Queiros	1973	Portugal
H. mollis L. x *setiglumis* Boiss.	21 + 0,2-3H	Queiros	1973	Portugal
H. gavanus Boiss.	8	De Litardière	1949	France
	8	Fernandes	1950	Portugal
	8	Fernandes & Queiros	1969	Portugal
H. caespitosus Boiss.	14	Küpfer	1969	Espagne

1 - ne sont reportés ici que les comptages effectués personnellement parles auteurs.
2 - in Avdulov 1931, sub nomen *H. lanatus* var. *argenteus (Ag.) R.& S.*
3 - Autriche, Belgique, Danemark, Iles Feroe, France, Allemagne, Hongrie, Irlande, Jersey, Norvège, Pologne, Portugal, U.R.S.S.(Crimée), Yougoslavie.
4 - sub nomen *H. lanatus* var. *lanatus* et *H. lanatus* var. *vaginatus Willk.*
5 - sub nomen *H. lanatus* var. *vaginatus Willk.*
6 - sub nomen *H. lanatus* var. *vaginatus Willk.*

Tableau I - Ensemble des comptages effectués sur Holcus (d'après ZANDEE, 1981).

possible les épillets de l'espèce *H. mollis* par rapport à ceux de *H. lanatus*.

L'espèce se reproduit surtout végétativement; dans les stations boisées, en particulier, *Holcus mollis* L. ne fleurit pas. Ceci est probablement dû à un déficit d'éclairement car les pieds d'origine forestière fleurissent en culture. Dans les autres types de stations, la floraison s'effectue de juin à septembre (GUINOCHET et de VILMORIN, 1978). La pollinisation, comme chez la plupart des graminées, est anémophile.

OVINGTON et SCURFIELD (1956) signalent que la production des pousses plagiotropes à partir d'un rhizome profond s'effectue de mars à octobre. Enfin, les jeunes rhizomes ne se développent pas avant la fin juin.

I.2 Analyse infraspécifique du complexe polyploïde *Holcus mollis* L.

I.2.1 Caryologie

Depuis WEIN (1914), l'espèce *H. mollis* a fait l'objet de nombreuses investigations caryologiques. La plupart des auteurs sont d'accord pour distinguer dans ce complexe polyploïde cinq cytotypes : 2X, 4X, 5X, 6X, 7X, avec X = 7 comme nombre de base (Tab. I).

I.2.1.1 Le cytotype diploïde, 2n = 14.

Il est opportun d'évoquer l'existence d'une controverse à propos de ce cytotype. Celui-ci est signalé pour la première fois en 1929, par STÄHLIN, en Bavière et en Allemagne de l'Ouest.

Cette observation est rapportée telle quelle, non seulement dans les listes générales (TISCHLER, 1950; DARLINGTON and WYLIE, 1955; FEDOROV, 1969), mais aussi dans celles des auteurs ayant travaillé par la suite sur ce taxon (BEDDOWS and JONES, 1953; OVINGTON and SCURFIELD, 1956; JONES, 1958; SKALINSKA et al. 1971; WALTER, 1973, 1977).

Ce n'est qu'en 1981, lors d'un travail de synthèse, que ZANDEE signale l'erreur (de frappe?) : la plaque métaphasique correspondante présente en fait 28 chromosomes au lieu de 14.

Le véritable diploïde a depuis été identifié de façon certaine en Bulgarie (KOZHUHAROV et KUZMANOV, 1968) et au Portugal (FERNANDES et QUEIROS, 1969)

1.2.1.2 Fréquences relatives et distribution des différents cytotypes.

D'après les déterminations chromosomiques recensées par ZANDEE (1981) pour l'Europe (Tab. I), portant sur 574 individus de cette espèce, il ressort que 24,9% des comptages appartiennent au cytotype tétraploïde, 62,5% au pentaploïde et 12,2% à l'hexaploïde. Les cytotypes diploïde et heptaploïde sont les plus rares, ce dernier ayant uniquement été trouvé en Grande-Bretagne par JONES (1954, 1957). WALTER (1977) recense en Pologne uniquement les cytotypes tétraploïde, pentaploïde et hexaploïde. En France, il n'a été trouvé que les formes polyploïdes les plus fréquentes : tétraploïde (de LITARDIERE, 1949) et pentaploïde (JONES, 1957). Nos travaux sur des populations de la région parisienne confirment ces résultats (LAMADE et BLAISE, 1985).

I.2.1.3 L'hybride triploïde, 2n = 21.

WEIN, le premier, en 1914, met en évidence dans le massif du HARZ, au Nord de l'Allemagne, l'existence d'un hybride naturel entre *H. mollis* et *H. lanatus*. En 1938, BEDDOWS obtient un hybride artificiel à partir des deux espèces considérées alors comme étant toutes deux diploïdes. Mais l'observation de la très forte stérilité mâle des hybrides F1 met en doute l'égalité du nombre chromosomique des parents. La découverte inopinée de l'existence d'une série polyploïde chez *Holcus mollis* relance l'intérêt pour ce genre (BEDDOWS, 1971). En fait, l'hybride obtenu entre les deux espèces s'avère triploïde (2n = 21), issu du croisement entre la forme tétraploïde (2n = 28) de *Holcus mollis* L. et *Holcus lanatus* L. (2n = 14). Outre l'Allemagne et la Grande Bretagne, cet hybride est également signalé au Portugal (QUEIROS, 1973).

I. 2. 1. 4 Morphologie des différents chromosomes chez *Holcus mollis* L. et *Holcus lanatus* L.. Comparaison des caryotypes.

I.2.1.4.1. Marqueurs chromosomiques chez le genre *Holcus*.

JONES (1958) a mis en évidence la présence de types de chromosomes possédant un bras terminé par un satellite (Fig. 4). Parmi ces chromosomes, appelés "SAT-chromosomes", on distingue des "short-sat" et des "long-sat" suivant la longueur du bras ne portant pas le satellite.

Un autre type de chromosomes a pu être identifié sur *Holcus*, caractérisé par la présence d'une étroite constriction secondaire sur un bras ("SC- chromosomes"). Le tableau II montre la répartition de ces chromosomes pour les deux espèces : on note chez *Holcus lanatus* L. la présence d'une paire de "long sat" et de "sc-chromosomes".

La fréquence de ces différents types de chromosomes n'est pas la même dans chaque forme polyploïde de l'espèce *H. mollis* :

- Il existe une paire de "short sat" chez la forme tétraploïde et trois chromosomes de ce type (non appariés) dans la forme hexaploïde.
- Le cytotype pentaploïde compte une paire de "short-sat", un "long-sat" et un "sc-chromosome".
- L'hybride interspécifique triploïde possède un chromosome de chacun des types définis.

Ces types chromosomiques, tels de réels marqueurs, vont permettre d'établir avec une certaine validité la génèse des différentes formes polyploïdes observées chez l'espèce *Holcus mollis* L.

I.2.1.4.2. Comparaison des caryotypes observés chez *Holcus lanatus* et *Holcus mollis*.

A partir de matériel récolté en Pologne, WALTER (1977) a défini les caryotypes des espèces *H. lanatus* et *H. mollis*, mais uniquement dans le cas du second, pour les deux cytotypes tétraploïde et pentaploïde. Cet auteur a pu effectuer les remarques suivantes : les caryotypes de *H. mollis* et *H. lanatus* présentent un haut degré de symétrie (Fig. 5, seuls les idiogrammes sont représentés).

FIGURE 4

a - "short SAT"
b - "long SAT"
c - "SC. chromosome"

Marqueurs chromosomiques dans le genre HOLCUS

(d'après JONES, 1958).

Nombre de chromosomes	Fréquence des marqueurs chromosomiques		
	short SAT	long SAT	SC-chromosome
H. lanatus			
2n = 14	-	2	2
H. mollis			
2n = 28	2	-	-
2n = 35	2	1	1
2n = 42	3	-	-
H. lanatus x *H. mollis*			
2n = 21	1	1	1

Frequences respectives des trois types de marqueurs chromosomiques chez HOLCUS

(d'apres JONES, 1958)

Tableau II -

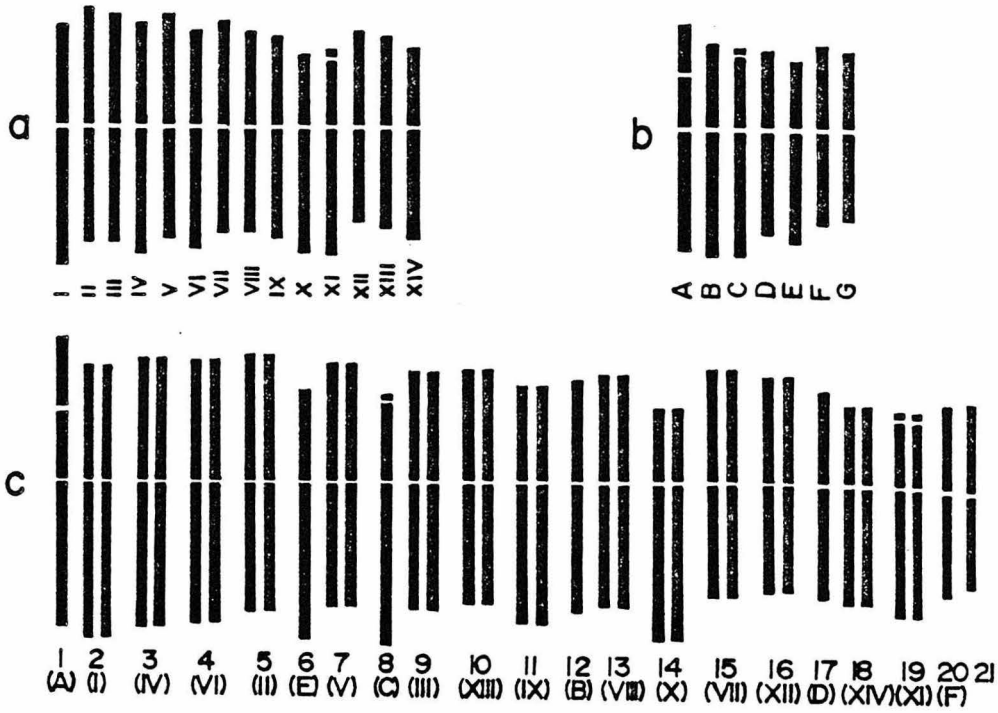


Figure 5 - Genre HOLCUS : idiogrammes.

a : stock haploïde de *Holcus mollis*, 2n = 28

b : set haploïde de *Holcus lanatus*, 2n = 14

c : idiogramme de *Holcus mollis* , 2n = 35

(d'après WALTER, 1977).

Le cytotype tétraploïde compte 14 paires de chromosomes pouvant être considérées comme presque homologues, dont une paire de "short-sat chromosomes". Les individus pentaploïdes comptent 14 paires de chromosomes homologues, semblables à ceux des tétraploïdes, dont une paire de short-sat et 7 chromosomes non appariés. Dans le groupe du stock haploïde , le plus long possède une constriction secondaire (SC-chromosome). Un des chromosomes satellifères (short-chromosome) a un bras plus long que ceux décrits chez les tétraploïdes. Le caryotype de *H. lanatus* L. comprend 7 paires de chromosomes dont une paire présentant une constriction secondaire. Ce caryotype possède une paire de chromosomes satellifères dont la longueur correspond à celle des "sat-chromosomes" de l'espèce *Holcus mollis* L.

Lorsqu'on effectue une analyse comparative des trois caryotypes , on peut montrer que les deux lots de 14 paires de chromosomes chez la forme tétraploïde et la forme pentaploïde sont équivalents. Les 7 chromosomes non appariés du cytotype pentaploïde peuvent être mis en comparaison avec ceux de l'espèce diploïde *H. lanatus* .

I.2.1.4.3 Chromosomes surnuméraires

Des chromosomes B, dits encore accessoires (chromosomes plus petits que les autres, de type hétérochromatique, ne présentant pas d'appariement à la méiose), ont été observés dans le genre *Holcus*, plus précisement chez *H. lanatus* , par BOSEMARK (1957), BöCHER et LARSEN (1958), SKALINSKA et al. (1971) (2n = 14 + 0 - 2B) ainsi que par QUEIROS (1973) pour quelques individus triploïdes (2n = 21 + 0 - 3B). ZANDEE (1981) confirme ces résultats, ainsi que la possibilité de la présence de ce type de chromosome chez le cytotype pentaploïde de l'espèce *H. mollis* . De tels chromosomes semblent rares parmi les espèces polyploïdes.

Plusieurs auteurs ont établi une corrélation entre la présence des chromosomes B et la distribution écologique des populations dans des habitats extrêmes où cette structure semble significative (GORENFLOT et RAICU, 1980). Il paraît indéniable que ces chromosomes surnuméraires ont un rôle relativement important dans la variabilité génotypique et dans l'adaptation des organismes aux variations du milieu. Ce point semble se vérifier pour *H. mollis* : en effet on note la présence de ces chromosomes B

dans la forme pentaploïde, celle-ci ayant une plus large amplitude écologique que les autres cytotypes.

I.2.1.5. Appariements chromosomiques.

Il existe une grande variabilité intra- et intercytotype lorsqu'on observe les configurations méiotiques. Elles ont été bien analysées par ZANDEE (1981) pendant la métaphase 1 de la méiose des cellules mères des grains de pollen.

On remarque, pour le cytotype tétraploïde, la formation essentiellement de bivalents, souvent accompagnés dans des proportions aléatoires de monovalents, trivalents et de tétravalents.

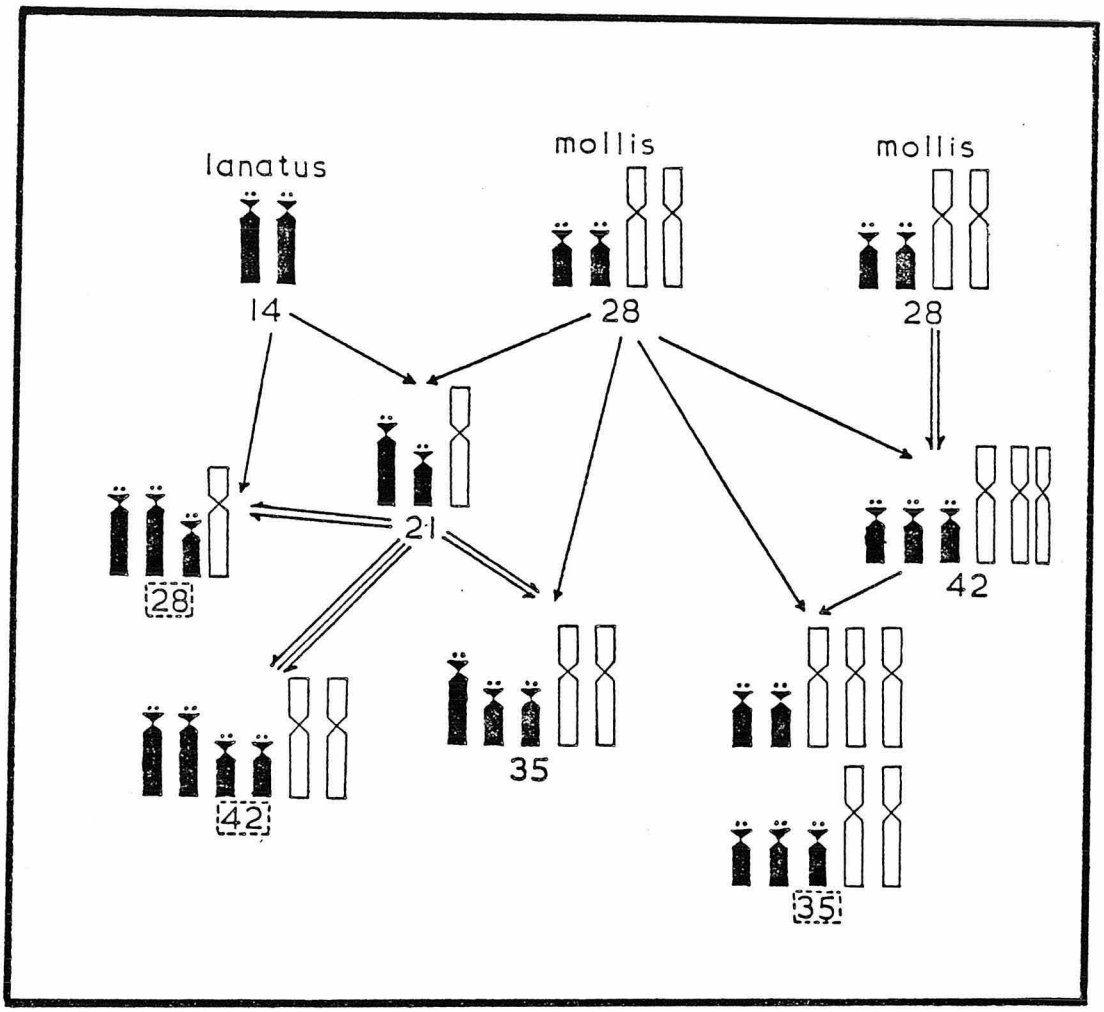
Chez les individus pentaploïdes étudiés par ce même auteur, on note la présence de bivalents et d'univalents. La proportion de ces derniers est significativement plus importante chez les pentaploïdes.

Des investigations du même ordre ont été également effectuées chez des individus triploïdes. ZANDEE (1981) y observe un trés grand nombre d'univalents ainsi qu'une absence quasi certaine d'association d'ordre supérieur.

I.2.2 Origine des cytotypes les plus répandus.

Parmi l'ensemble de ces observations, l'existence d'un hybride naturel interspécifique, la présence de marqueurs chromosomiques "cytospécifiques" et l'aspect des appariements chromosomiques lors des gamétogénèses respectives sont autant d'éléments permettant d'établir des hypothèses sur l'origine des cytotypes.

Seule celle du cytotype tétraploïde demeure encore à l'heure actuelle assez obscure. JONES (1958) suppose qu'il s'agit d'un allopolyploïde, c'est-à-dire impliquant une hybridation préliminaire. Deux principales remarques peuvent justifier cette hypothèse : lors des appariements chromosomiques à la méiose, la formation de tétravalents est en trop faible fréquence pour assimiler ce cytotype à un autopolyploïde, de



ORIGINE DES DIFFERENTS CYTOTYPES DE HOLCUS MOLLIS (JONES, 1958).

Figure 6

LEGENDE

1 flèche : gamète réduit

2 flèches : gamète non réduit

3 flèches : gamète comportant 3 génomes

plus l'ensemble du génome semble plutôt comporter deux stocks chromosomiques homologues, au lieu de quatre (par exemple on trouve seulement une paire de "sat-chromosomes" au lieu de deux). Mais on peut supposer que les parents diploïdes à l'origine de ce cytotype ont certainement des stocks chromosomiques voisins, ce qui explique la formation de tétravalents.

En fait la distinction entre auto- et allotétraploïde s'avère assez arbitraire. Au cours des dernières années, s'est développée la conviction d'une redondance possible dans les formes alléliques d'un génôme diploïde, la polyploïdie ne serait alors qu'une forme plus généralisée de cette redondance (DEMARLY, 1977).

Les autres formes polyploïdes dérivent des tétraploïdes (Fig. 6). Le cytotype hexaploïde proviendrait de l'union d'un gamète réduit et d'un non réduit de la forme tétraploïde (ZANDEE, 1981).

C'est essentiellement la découverte d'un hybride interspécifique naturel (voir 1.2.1.3) et de marqueurs chromosomiques communs entre *H. lanatus* et le cytotype pentaploïde qui a permis de confirmer l'origine hybride (récente) de ce dernier : celui-ci proviendrait d'un back-cross par un gamète non réduit de l'hybride triploïde naturel *(H. lanatus* (2x) x *H. mollis* (4x)) (Fig. 6). En effet, on peut penser que la fusion d'un gamète hybride non réduit (3x = 21) avec un gamète réduit du cytotype tétraploïde (n = 2x = 14) peut donner la forme pentaploïde (2n = 35) (ZANDEE,1981). Cette hypothèse semble appuyée par les observations morphologiques, embryologiques et caryologiques effectuées par WALTER (1977, 1980).

La présence de la forme pentaploïde dans les séries polyploïdes des Graminées n'est pas des plus fréquentes. Citons toutefois, à titre d'exemple : *Agrostis stolonifera* (2n = 28, 35, 42) (BJöMAN, 1954), *Agropyron duvalii* (2n = 35, 42), *Agropyron acutum* (2n = 35) (SIMONET, 1934).

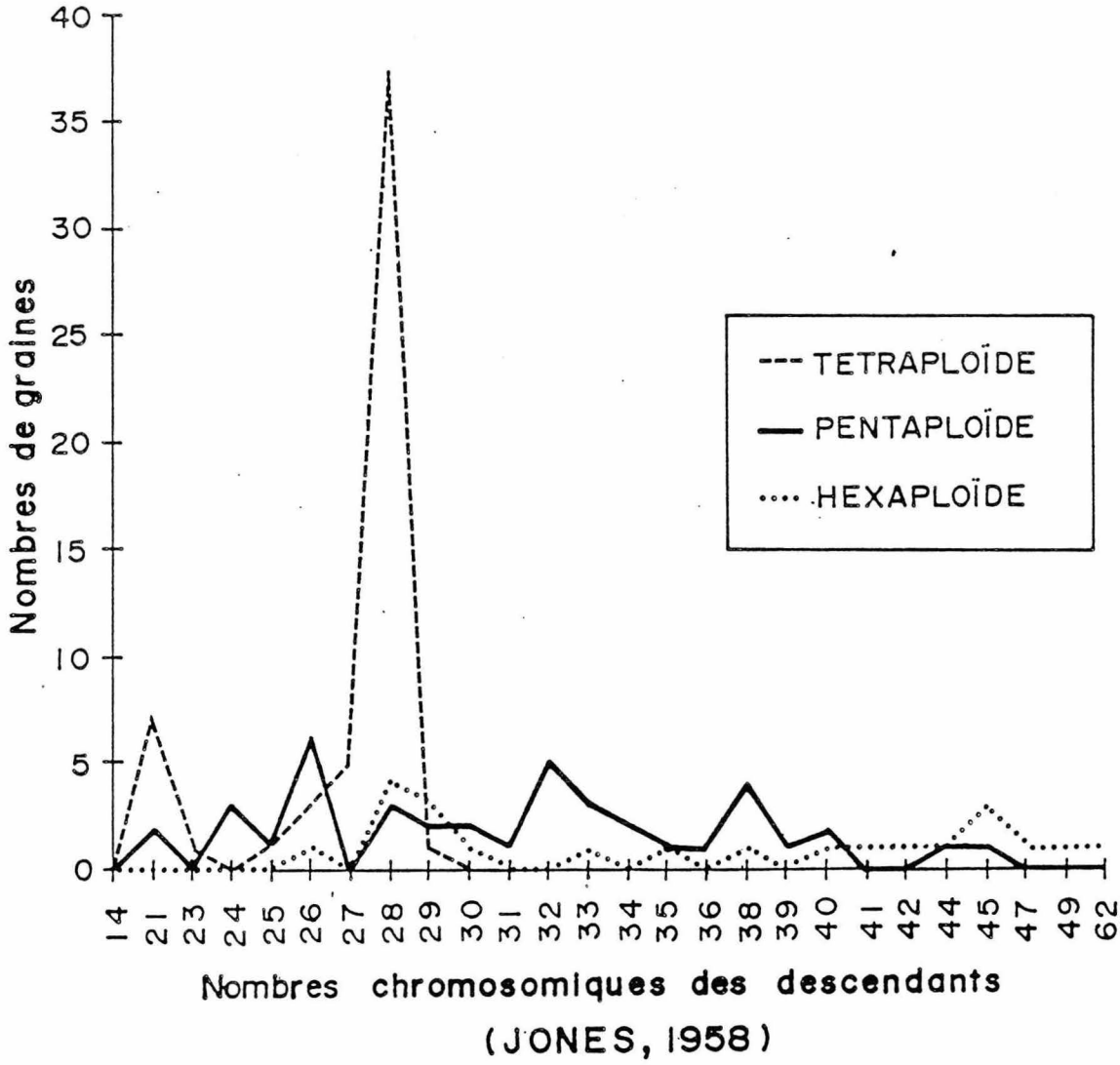


Figure 7 - Nombres chromosomiques des descendants des cytotypes tétraploïde, pentaploïde et hexaploïde de l'espèce *Holcus mollis*.

I.2.3 Biologie comparée de la reproduction des cytotypes tétraploïde et pentaploïde.

L'ensemble des auteurs accorde aux deux formes tétraploïde et pentaploïde d'*H. mollis*, une forte stérilité contrebalancée par une reproduction végétative importante.

Des études embryologiques (WALTER, 1980) portant sur les deux cytotypes ont permis de faire les constatations suivantes :

- au niveau du grain de pollen, la formation des tétrades chez les individus tétraploïdes s'effectue normalement, conduisant à la production de grains de pollen viables entre 90% et 96% des cas. A l'opposé, les méioses dans les anthères des individus pentaploïdes se montrent fortement pertubées, ce point étant en corrélation étroite avec l'origine hybride de cette forme polyploïde ainsi qu'à la nature impaire du nombre chromosomique. On y note des phénomènes de dégénérescence à tous les niveaux lors de la formation des grains de pollen. Cependant le test à l'acétocarmin montre que la viabilité du pollen ainsi formé se situe entre 51% et 74%.

- au niveau de la formation des ovules, on observe des phénomènes de dégénérescence dans 20% des cas pour la forme tétraploïde. Ce même développement pour le cytotype pentaploïde est très perturbé. On observe jusqu'à 54% de dégénérescence du sac embryonnaire (au stade huit noyaux).

L'ensemble de ces phénomènes semble expliquer la faible production de semences par l' espèce.

D'une manière globale, sans tenir compte du cytotype, le pourcentage de germination est faible. Selon JONES (1958), en Grande-Bretagne, il ne dépasse pas 5% (JONES, 1958). D'après les travaux effectués par DVORAK (1969, 1970), les caryopses issus des fleurs les plus basses dans la panicule ont un pourcentage de germination supérieur à celui des caryopses issus des fleurs les plus hautes . WALTER (1980), sur du matériel polonais, montre que le pourcentage de germination du cytotype tétraploïde est de 16,7% et celui du pentaploïde de 3,6%.

Nature du croisement	A	B	C	D	E
I. Interspécifique (♀ × ♂)					
(a) 2n = 14 x 28	10	8	1024	1-438	128
28 x 14	14	11	485	1-114	44
(b) 2n = 14 x 35	10	4	58	1- 47	16
35 x 14	13	7	143	1-114	20
(c) 2n = 14 x 42	4	3	8	1- 4	3
42 x 14	7	4	136	3- 70	34
(d) 2n = 14 x 49	5	1	1		
49 x 14	1	1	9		
II. Inter-cytotypes (Holcus mollis) (♀ × ♂)					
(a) 2n = 28 x 35	2	0	0		
35 x 28	3	2	55	3- 52	28
(b) 2n = 28 x 42	10	3	160	1-136	53
42 x 28	1	1	1		
(c) 2n = 28 x 49	2	2	8	3- 5	4
49 x 28	1	1	20		
(d) 2n = 35 x 42	1	0	0		
42 x 35	1	1	3		
(e) 2n = 35 x 49	0	-	-		
49 x 35	2	2	10	1- 9	5
(f) 2n = 42 x 49	0	-	-		
49 x 42	3	2	135	51-84	67
III. Intra-cytotypes (Holcus mollis)					
(a) 2n = 28 x 28	7	5	282	1-145	56
(b) 2n = 35 x 35	11	7	172	1- 75	25
(c) 2n = 42 x 42	9	5	39	2- 25	8
(d) 2n = 49 x 49	2	2	67	20-47	33
IV. Entre triploïdes et cytotypes de H. lanatus et H. mollis					
(a) 2n = 21 x 14	21	9	46	1- 18	5
(b) 2n = 21 x 28	31	3	8	1- 4	3
(c) 2n = 21 x 35	4	1	6		
(d) 2n = 21 x 42	4	2	18	1- 17	9
(e) 2n = 21 x 49	1	1	46		
V. Entre aneuploïdes et Holcus lanatus					
23, 26, 33, 41 x 14	1	0	0		
VI. Intrafertilité (Holcus lanatus)					
14 x 14	11	9	1885	18-515	209

A Nombre de croisements
B Nombre de croisements produisant des semences
C Nombre total de semences
D Nombre de graines/ panic. (bornes)
E Moyenne

RESUME DE L'ENSEMBLE DES CROISEMENTS POSSIBLES CHEZ HOLCUS.

(d'après BEDDOWS, 1971)

Tableau III -

Lorsqu'on examine le nombre chromosomique des descendants obtenus en pollinisation libre pour les cytotypes tétraploïde, pentaploïde et hexaploïde, les résultats sont les suivants (JONES, 1958) : la forme tétraploïde est stable, puisqu'on observe une descendance essentiellement à 28 chromosomes. Le cytotype pentaploïde donne des plantules dont le nombre chromosomique est indifféremment compris entre 21 et 45, y compris 2n = 35 chromosomes (Fig. 7). La forme hexaploïde donne des descendants compris entre 26 et 62 chromosomes. Ces types chromosomiques ne se retrouvant pas dans la nature, il serait intéressant de chercher à connaître les mécanismes de sélection jouant sur l'élimination de formes polyploïdes non "conformes" au schéma structural du taxon *Holcus mollis* L..

I.2.4 Fertilité dans le genre *Holcus*

BEDDOWS (1971) a réalisé trois types de croisements à l'intérieur du genre *Holcus* : en premier lieu, ont été effectués tous les types d'hybridations interspécifiques possibles entre l'espèce *Holcus lanatus* L. et quatre formes polyploïdes (tétraploïde, pentaploïde, hexaploïde et heptaploïde) de *H. mollis*; il a observé par la suite la fertilité à l'intérieur des quatre cytotypes cités précédemment, puis l'autocompatibilité de ces derniers a été testée. Les résultats de ces croisements sont rassemblés dans le TABLEAU III.

I.2.4.1 Hybridations interspécifiques

L'obtention d'hybrides expérimentaux est possible dans trois types de croisements sur quatre. Le croisement le plus favorable s'effectue avec le cytotype tétraploïde (a). On note un indice de fertilité (nombre moyen de plantules obtenues à partir de 100 épillets) allant de 9 à 30. On obtient plus de descendants lorsque le tétraploïde est le parent mâle (128 germinations contre 44 suivant le sens du croisement). Cette tendance est inversée pour le cytotype hexaploïde (34 germinations par croisement, lorsque celui-ci est le parent femelle, contre 3 quand il est le parent mâle (c). Par contre, le sens du croisement semble indifférent pour la forme pentaploïde (b). Le croisement le plus défavorable est l'hybridation entre *H. lanatus* et le cytotype heptaploïde : pas de descendants quel que soit le sens du croisement.

A	B	C	D	E	F	G	H
H. mollis							
2n = 28	32	173	7	11	38	3-4	63-1
2n = 35	32	183	11	35	274	7-8	91-5
2n = 42	10	81	8	38	362	9-5	79-9
2n = 49	2	23	2	23	450	19-5	?
2n = 14 x 35 (F1 = 20-27)	23	77	0	-	-	-	?
Triploïdes 2n = 21	7	12	0	-	-	-	femelles partiellement stériles
H. lanatus							
2n = 14	44	213	28	172	1077	6-3	623-1

A Valence chromosomique
B Nombre d'individus testés
C Tests d'autofécondation
D Nombre d'individus donnant des descendants
E Nombre de tests d'autofécondation donnant des descendants
F Nombre total de descendants
G Nombre moyen de descendants par test d'autofécondation
H Comparaison avec une fécondation libre (moyenne/individu)

AUTOCOMPATIBILITE
DANS LE GENRE HOLCUS
(d'apres BEDDOWS, 1971)

Tableau IV -

I.2.4.2 Hybridations entre cytotypes d'*H. mollis*

Les possibilités d'obtenir des descendants dans ce type de croisements sont très limitées (TABLEAU III) contrairement à ce qu'on pourrait attendre, vu les compatibilités avec *H. lanatus* .

- (a) Hybridation entre tétraploïde et pentaploïde :

On observe des descendants dans le cas où le pentaploïde est le parent femelle. On note des indices de fertilité assez faibles (6,8; 1,1)

- (b) Hybridation entre tétraploïde et hexaploïde :

On obtient des descendants uniquement lorsque le tétraploïde est le parent femelle. Les indices de fertilité pour les croisements effectués sont de 0,2 , 1,7 , 14,5 .

- (c) Hybridation entre tétraploïde et heptaploïde :

Quelque soit le sens du croisement, celui-ci est relativement stérile. Quand le tétraploïde est le parent femelle les indices de fertilité sont de 0,2 et 1,9.

- (d) Hybridation entre pentaploïde et hexaploïde :

On ne peut obtenir de descendance quel que soit le sens du croisement.

-(e) Hybridation entre pentaploïde et heptaploïde :

Lorsque le cytotype heptaploïde est le parent femelle, le croisement donne plus (mais toujours peu) de descendants.

-(f) Hybridation entre heptaploïde et hexaploïde :

Le croisement est favorable lorsque le cytotype heptaploïde est le parent femelle, on obtient des indices de fertilité de 15 et 6.

I.2.4.3 Autocompatibilité dans le genre *Holcus*.

BEDDOWS (1971) effectue une comparaison entre les résultats obtenus en fécondation libre et en autofécondation pour *H. lanatus*, ainsi que pour les cytotypes tétraploïde, pentaploïde, hexaploïde et heptaploïde de *H. mollis* (TABLEAU IV). Il ressort très nettement que le taxon *Holcus lanatus*

L. est auto-incompatible et que cette situation se retrouve globalement pour l'ensemble des cytotypes cités précédemment.

I.2.5 Répartition écologique des différents cytotypes de l'espèce *Holcus mollis* L.

Comme cela a été évoqué auparavant, les cinq cytotypes ne s'avèrent pas présenter la même répartition écologique. Le cytotype tétraploïde a été rencontré de façon très préférentielle dans les groupements forestiers et ourlets associés (de LITARDIERE, 1949; WALTER, 1973) : chênaies acides, humides ou sèches, pinèdes xérophiles , taillis de noisetiers ,bétulaies , aulnaies . Par contre, il s'observe très rarement en prairie ou en talus (JONES, 1954; WALTER, 1973). Dans ce dernier cas, le cytotype tétraploïde, contrairement aux observations effectuées en région parisienne, est souvent en mélange avec les cytotypes pentaploïde et hexaploïde.

En comparaison, le cytotype pentaploïde semble avoir une amplitude écologique plus large . Sa présence a été notée aussi bien dans des milieux plus ou moins ouverts et monostrates comme certaines friches sableuses , que dans des landes (par exemple, à *Sarothamnus scoparius* L.), des prairies (JONES, 1954, 1958), talus et bords de routes, et enfin dans des groupements préforestiers et forestiers (JONES, 1954; 1958) ainsi que les ourlets et manteaux correspondants.

Nos observations personnelles, dans le territoire considéré, coïncident globalement avec ces données générales, mais les précisent du point de vue phytosociologique.

En région parisienne, le cytotype tétraploïde fréquente exclusivement les forêts acidiphiles du Quercion robori-petraeae R. Tx. 1931 sur sol lessivé ou podzolique. Il peut se trouver également en lisière (Trifolion medii Th. MULLER 1961, sous-alliance du Trifolio-Teucrienion scorodoniae Knapp 1976) et dans les clairières de ces chênaies (Epilobion angustifolii R. Tx. 1950). Par contre, la forme pentaploïde s'observe aussi bien dans les communautés initiales des successions secondaires que sur les talus de bords de route, dans les prairies et enfin dans les communautés forestières.

I.3 Perspectives.

La synthèse bibliographique précédente suggère, à notre avis, trois perspectives de recherche intéressantes sur le taxon *H. mollis*.

La première concerne l'éclaircissement des phénomènes intervenant dans la reproduction (étude caryologique précise de la descendance de tous les cytotypes du complexe) en vue d'expliquer le maintien de telles entités génomiques au sein du complexe.

La deuxième, en étroite relation avec le volet précédent, peut consister en une approche biosystématique ultrafine (étude de l'ADN, électrophorèse etc...), pouvant permettre de déceler des relations géniques précises entre les cytotypes, donc une meilleure compréhension de la génèse du complexe.

La troisième, celle que nous avons retenue, est de tenter d'expliciter les répartitions écologiques différentielles des deux cytotypes les plus répandus par une analyse comparée de leur comportement écophysiologique, en particulier vis-à-vis de contraintes expérimentales concernant quelques facteurs discriminant de leur environnement.

CHAPITRE II

MATERIEL ET STATIONS D'ETUDE. METHODOLOGIE.

II. 1. Echantillonnage

Il porte sur un ensemble de populations naturelles de *H. mollis* localisées au Sud-Ouest de la région parisienne, dans le Hurepoix (quelques populations ne provenant pas du Hurepoix ont néanmoins fait l'objet d'une identification chromosomique).

Les deux cytotypes étant indiscernables morphologiquement, il est nécessaire de vérifier l'identité chromosomique de chaque population récoltée. Par ailleurs, les caractéristiques de la station d'origine sont précisement définies, afin de mettre éventuellement en évidence des corrélations entre la distribution des deux formes polyploïdes et certains facteurs écologiques.

II. 1.1. Choix des stations

Le plan d'échantillonnage prend en compte, d'une part les données bibliographiques, d'autre part la répartition écologique différentielle des deux cytotypes.

Outre les types d'habitats respectifs, les plus représentatifs, des deux formes polyploïdes (forêt, friche), des récoltes ont également été réalisées :

- dans des stations écologiquement intermédiaires où les deux cytotypes sont susceptibles de se trouver en contact, ceci dans un périmètre géographique restreint (en lisière, par exemple).

Populations pentaploïdes	Nombre chromosomique	Origine géographique et écologique	N° de l'expérience où cette population est présente	Analyse de sol N° d'identification	N° de Relevé floristique
P 1	2n = 35	Villiers-le-Bâcle Bord de chemin forestier GEO-ALLIARION	5	SP1	RP1
P 2	2n = 35	Bullion Jeune friche (6 mois)	3 4	SP2	RP2
P 3	2n = 35	Bullion Jeune friche (2 ans)	3 4	SP3	RP3
P 4	2n = 35	Bullion Bois, taillis de chênes pédonculés	1 2 3 4 5	SP4	RP4
P 5	2n = 35	St-Cyr-sous-Dourdan Friche de 6 à 7 ans	6	SP5	RP5et9
P 6	2n = 35	St-Cyr-sous-Dourdan Friche de 1 an	1 2	SP6	RP6
P 7	2n = 35	St-Cyr-sous-Dourdan Friche, ronces	6	SP7	RP7
P 8	2n = 35	Bullion Forêt, chênaie acidiphile	5 6	SP8	RP8
P 9	2n = 35	St-Cyr-sous-Dourdan Friche, Sarothamnus	6	SP5	RP5et9
P 13	2n = 35	Villiers-le-Bâcle Bord de chemin forestier (année différente)	6	SP13	RP1
P 19	2n = 35	Bullion Vieille friche (15 ans)	4	SP19	RP19

Populations tétraploïdes	Nombre chromosomique	Origine géographique et écologique	N° de l'expérience où cette population est présente	Analyse de sol N° d'identification	N° de Relevé floristique
T 1	2n = 28	Orsay Bois de la Grille Noire	1 2 3 5	ST1	RT1
T 3	2n = 28	Orsay Bois de Launay	1 2 5	ST3	RT3
T 4	2n = 28	Auffargis Bois à tendance CARPINION	3	ST4	RT4
T 5	2n = 28	Auffargis Forêt, futaie de chênes	3 5	ST5	RT5
T 7	2n = 28	Limours Bois	5	ST7	RT7
T 8	2n = 28	St-Cyr-sous-Dourdan Forêt	6	ST8	RT8

TABLEAU VI

POPULATIONS UTILISÉES DANS LA PARTIE EXPÉRIMENTALE AVEC LE N° DE L'EXPÉRIENCE OÙ ELLES SONT RESPECTIVEMENT PRÉSENTES, L'ANALYSE DE SOL CORRESPONDANTE, AINSI QUE L'IDENTIFICATEUR DU RELEVÉ FLORISTIQUE DE LA STATION.

- dans des stations soumises à de fortes contraintes anthropogènes comme les talus, les bords de route et les chemins forestiers .

La prise en compte de ces types de biotopes peut en effet contribuer à mieux saisir la nature des pressions sélectives intervenant dans la discrimination écologique des deux formes polyploïdes.

II. 1.2. Mode de récolte

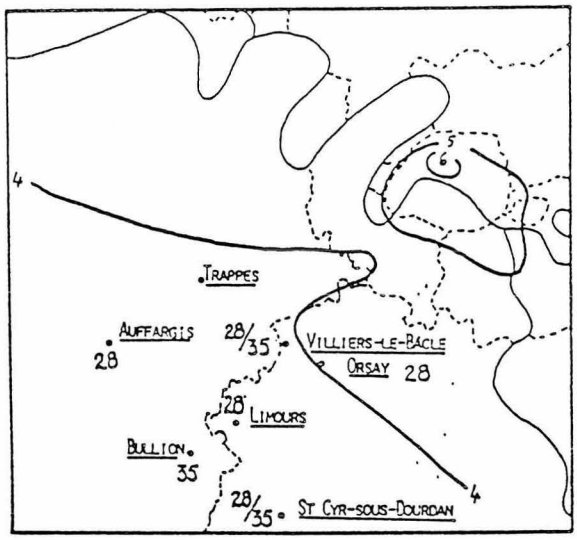
Le mode de prélèvement des populations sur le terrain doit dépendre du régime préférentiel de reproduction de l'espèce.

Dans la mesure où celui-ci est essentiellement végétatif, il a été prélevé, pour chaque population, des éclats de rhizomes distants d'au moins dix mètres les uns des autres, afin d'augmenter les chances d'échantillonnage de génotypes différents. Le principal avantage de prélever des rhizomes est de recueillir ainsi des génotypes directement issus de la sélection environnementale, par rapport aux semences représentant de nouvelles combinaisons génotypiques. Cependant, un problème important réside dans le fait de prélever parfois, malgré les mesures d'échantillonnage précédentes, plusieurs fois le même génotype.

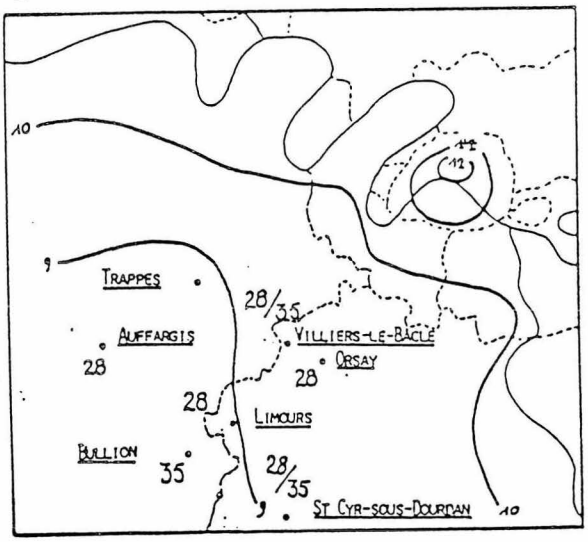
Afin de pallier cette difficulté, il a été effectué quelques tests enzymatiques, malheureusement restés trop limités, sur les estérases et les péroxydases anodiques. L'observation des plaques (Annexe II) permet d'écarter l'hypothèse du clone dans la plupart des cas.

La poursuite de telles investigations s'avèrerait du plus haut intérêt (essai de stabilisation d'un zymmogramme sur les marqueurs enzymatiques précédents, évolution de l'expression allélique au cours de la croissance, etc ...) pour mettre en évidence certaines liaisons géniques au niveau de populations en contact.

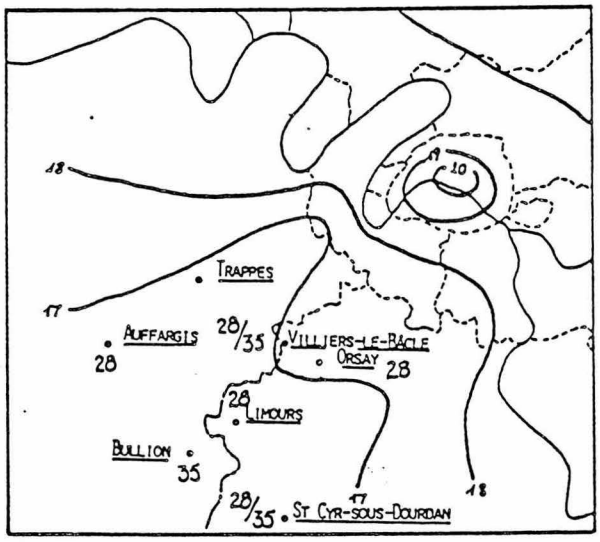
Chaque éclat est ensuite repiqué au jardin expérimental avant d'être ultérieurement utilisé pour l'identification du niveau de ploïdie ou pour une expérience.



Températures moyennes hivernales. Isothermes. (d'après CALVET, 1984).

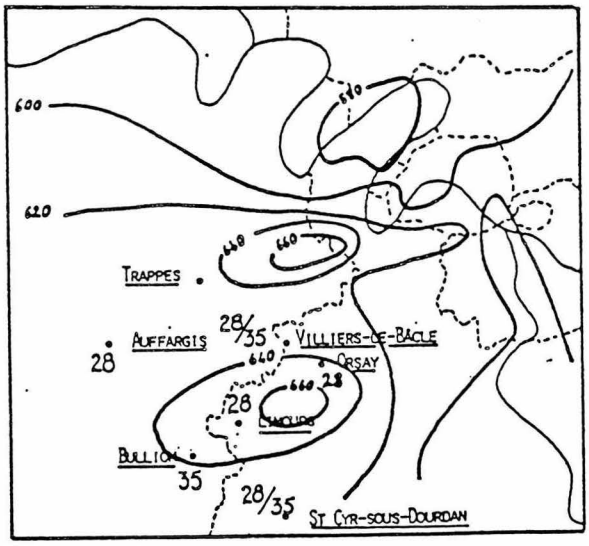


Températures moyennes de printemps. Isothermes. (d'après CALVET, 1984).



CARTE 2

Températures moyennes estivales. Isothermes. (d'après CALVET, 1984)



CARTE 3

Isohyètes, d'après CALVET, 1984)

II. 1.3 Populations échantillonnées

L'ensemble des populations récoltées, soit 39 populations, est répertorié dans le tableau V (Annexe II), avec, pour chacune, l'énoncé des caractéristiques géographiques et stationnelles ainsi que son identification chromosomique.

Parmi les 39 populations échantillonnées, 17 ont été retenues pour expérimentation (chapitres IV et V).

Elles se rapportent à six localités distinctes (Carte 1, Annexe II) : AUFFARGIS, BULLION, LIMOURS, ORSAY, ST-CYR-SOUS-DOURDAN, VILLIERS-LE-BACLE. Les caractéristiques des 17 populations figurent au tableau VI. Les relevés floristiques (15 au total, P1 et P13 d'une part, P5 et P9 d'autre part ayant des stations communes) sont reportés en annexe (Annexe II). Les analyses de sol correspondants à ces stations figurent au tableau VII.

II. 2. Caractéristiques des stations

II. 2.1. Contexte climatique

Le climat du Hurepoix est de type séquanien, avec une température moyenne annuelle avoisinant 10°C, le nombre moyen de jours de gel étant de 56, avec une pluviométrie totale annuelle comprise entre 600 et 670 mm. Ce macroclimat fait transition entre les régions océaniques à climat armoricain (11°C et 12°C) et celles à climat de type vosgien (température moyenne annuelle inférieure à 10°C (MULLER, 1957).

Le tableau VIII (Annexe II) fournit les données climatiques régionales (période de 1951 à 1980) pour Trappes, Rambouillet et Gometz-le Châtel.

Selon les températures moyennes hivernales (Carte 2), il est possible de classer les stations considérées en fonction de l'isotherme de 4°C.

- < 4° C : stations de St Cyr, Bullion, Limours, Auffargis, Villiers-le-Bâcle.
- > 4°C : stations d'Orsay.

Pour les températures moyennes du printemps (carte 2), l'isotherme 9°C peut être discriminant :

- < 9°C : stations de Bullion, Auffargis et Limours.
- > 9°C : stations de St Cyr, Villiers et Orsay.

Par rapport à l'isotherme d'été (Carte 2) 17°C, les stations se répartissent ainsi :

- < 17°C : stations de St Cyr, Bullion, Limours et Auffargis.
- > 17°C : stations d'Orsay et de Villiers.

La moyenne annuelle du rayonnement solaire global quotidien est de 3097 w/m2 (CALVET, 1984) pour la station de Trappes, voisine de l'ensemble des stations d'étude.

Du point de vue pluviométrique, le Hurepoix se comporte globalement comme l'une des régions les plus sèches du Bassin de Paris (MULLER, 1957).

Dans le détail, la zone d'étude peut être subdivisée ainsi selon les isohyètes :

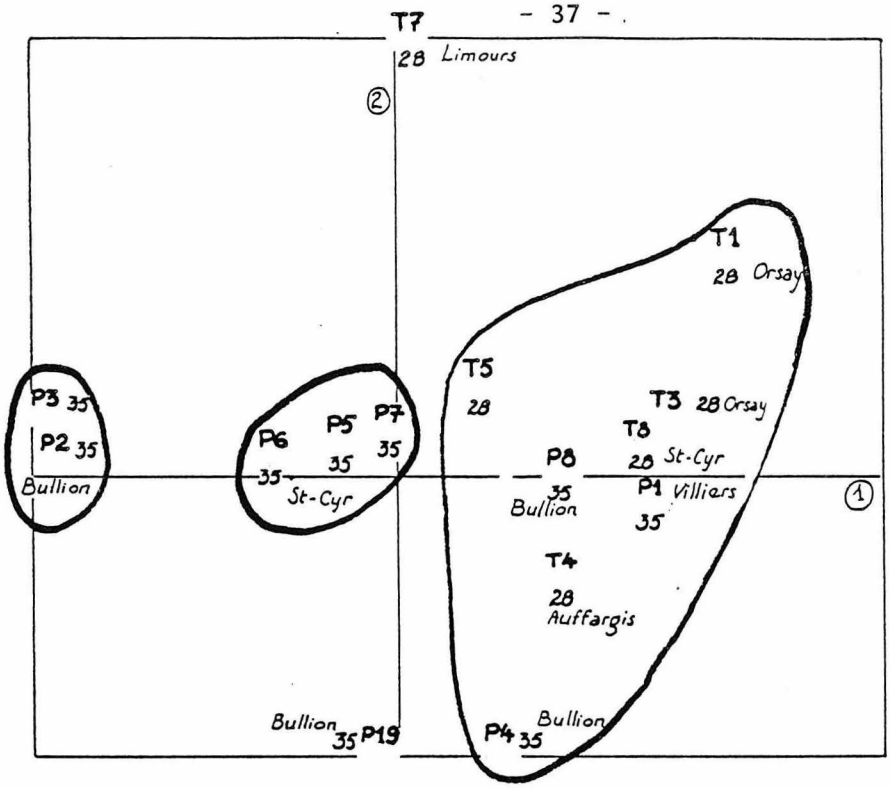
- de 640 à 660 mm : stations de Bullion, de Limours et d'Orsay (carte 3).
- de 620 à 640 mm : zone légèrement plus sèche avec les stations de St Cyr, Auffargis, Villiers-le-Bâcle (Carte 3).

Auffargis est donc la station la plus froide (été, hiver, printemps), tandis qu'à l'opposé Orsay est la plus chaude ainsi que la plus arrosée.

II. 2.2. Analyse floristique

Les 15 relevés floristiques effectués (Leur caractérisation synsystématique a été déterminée grâce à la clé de détermination des groupements végétaux de l'Ile de France , LACOURT, 1981) ont été soumis a une analyse factorielle des correspondances (BENZECRI, 1966). La figure 8 correspondant à la projection des relevés sur le plan formé par les axes 1 et 2, ainsi que 1 et 3 (les plans 2-3, 1-4 sont à voir en annexe, Annexe II) montre la discrimination de trois groupes de relevés s'échelonnant le long de l'axe 1.

- Groupe 1 (extrémité négative de l'axe 1) : relevés RP2, RP3



ANALYSE FACTORIELLE DES CORRESPONDANCES (Axe 1 - Axe 2).

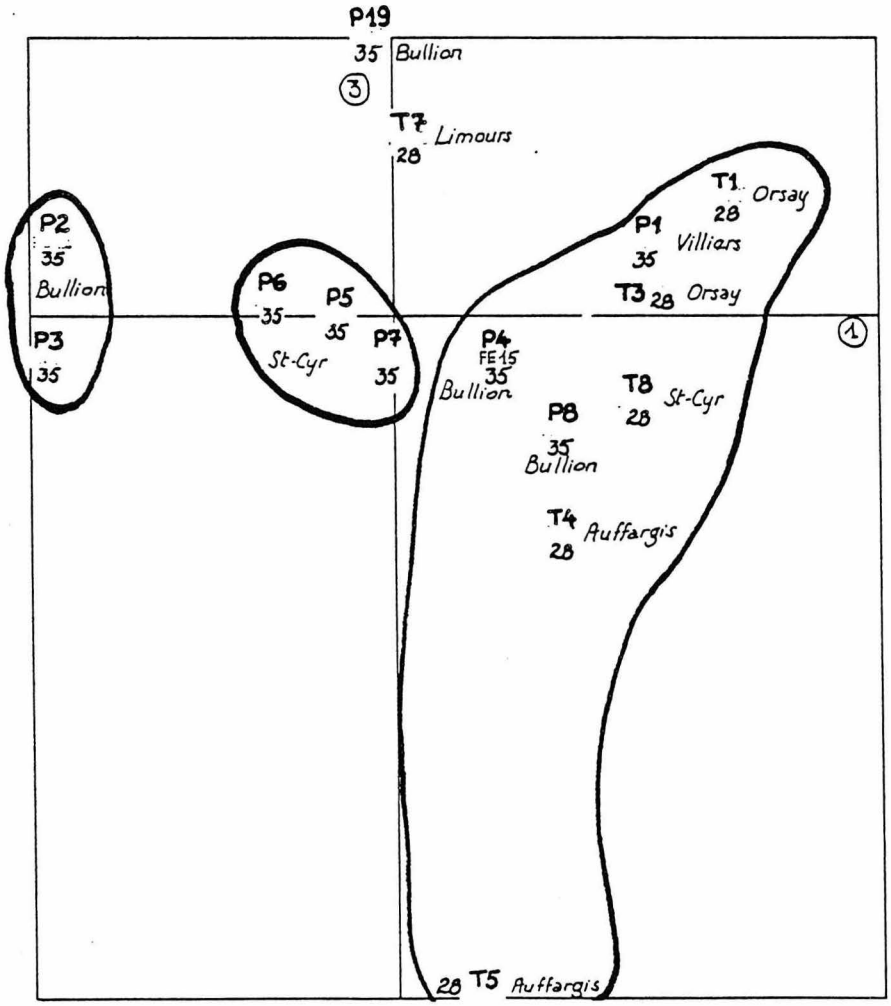


Figure 8 - Cartes de l'analyse factorielle des correspondances. Celle-ci a été effectuée sur les rélevés des stations des populations utilisées dans la partie expérimentale.

(Bullion), correspondant au premier stade de la succession (jeunes friches) pouvant être rapportés aux Stellarietea mediae.

- Groupe 2 : relevés RP6, RP5 et 9, RP7 représentatifs de stations de lisières forestières ou de stades préforestiers du Quercion robori-petraeae.

- Groupe 3 (partie positive de l'axe 1) : RP8, RT4, RT8, RP1, RT3, RP4, RT5, RT1 correspondant à des stations typiquement forestières (à l'exception de RP1 relatif à un bord de chemin forestier).

Enfin, indépendamment des groupes ainsi mis en évidence, deux relevés s'individualisent nettement aux extrémités de l'axe 2 :

- RT7 : relevé de LIMOURS (Ormaie avec un cortège d' espèces du Trifolion medii Th. Müller 1961.

- RP19 : mélanges d'espèces des Epilobietea angustifolii R. Tx. et Prsg. 1950 et du Trifolio-Teucrienion scorodoniae Knapp. 1976.

Ils correspondent à des stades dynamiques intermédiaires.

L'axe 1 s'avère très nettement représentatif d'un gradient d'évolution dynamique de la végétation. Par rapport aux populations, les groupes 1 et 2 ne concernent que la forme pentaploïde, par contre les deux cytotypes se trouve en mélange dans le groupe 3.

Ceci confirme pleinement les caractères de distribution propres aux deux niveaux de ploïdie soulignés précédemment.

II. 2.3. Caractéristiques édaphiques

Les différents substrats susceptibles d'affleurer dans le Hurepoix sont les suivants (MULLER, 1957) :

- le limon des plateaux (dépôt quaternaire)
- les sables de Lozère et argile à meulière (Burdigalien).
- des bancs de grès (Stampien).
- les sables de Fontainebleau (Stampien).
- les argiles avec respectivement :
    - les marnes à huîtres (Aquitanien)
    , les argiles vertes (Sannoisien)
    - les marnes blanches (Sannoisien).

Nos quinze stations d'étude se rencontrent exclusivement sur sable de Fontainebleau. Ceux-ci peuvent-être contaminés par des colluvions (stations T1, T3) ou par le limons des plâteaux (T5). Deux stations se trouvent aux contact entre les sables et les marnes (T1 et P1) (tableau V, Annexe II).

Sur l'ensemble des sols correspondants aux 15 stations d'étude ont été effectuées les analyses suivantes :

+ granulométrie (de la terre fine, c'est-à-dire sur les particules < 2mm)
+ carbone organique et matière organique
+ azote total (KJELDAHL)
+ pH (eau)
+ acide phosphorique (TRUOG)
+ éléments majeurs (calcium, magnésium, potassium)
+ nitrates et ammonium

Les caractéristiques hydriques n'ont malheureusement pas pu être envisagées.

II. 2.3.1. Prélèvement des échantillons

Pour chaque station, ont été prélevés au moins cinq échantillons de sol, dans la profondeur d'enracinement (indépendamment des horizons), sur l'emplacement même des populations de l'espèce étudiée. Ceux-ci sont par la suite homogénéisés pour chaque station et tamisés à 2 mm (sur la terre séchée et pulvérisée).

II. 2.3.2. Résultats (tableau VII)

+ La granulométrie

L'analyse a été effectuée selon les normes suivantes : sables

Analyses / Populations / Sols	35 P2 SP2	35 P3 SP3	35 P6 SP6	35 P5 SP5	35 P7 SP7	35 P19 SP19	28 T7 ST7	28 T5 ST5	35 P4 SP4	35 P8 SP8	28 T4 ST4	28 T8 ST8	35 P1 SP1	28 T3 ST3	28 T1 ST1
Granulométrie (1/1 000ème)															
Argile	0	1	63	56	69	0	66	113	6	42	53	44	74	54	71
Limon fin	177	168	80	46	50	180	39	274	128	29	25	53	95	50	93
Limon grossier			90	50	52		47	316		44	52	76	162	84	162
Sable fin	823	831	513	556	680	820	372	144	866	791	742	643	560	585	520
Sable grossier			254	292	149		476	153		94	128	184	109	227	154
Carbone organique (1/1 000ème)	-	-	7.2	6.0	8.3	-	14.4	35.1	-	18.7	19.7	15.3	19.3	40.5	20.1
Matière organique (1/1 000ème)			12.3	10.3	14.2		24.7	60.3	-	32.1	33.8	26.3	33.1	69.6	34.5
C/N	13.91	11.6	12	12.76	12.76	13.33	13.09	20.28	14.05	15.45	15.39	20.13	14.19	18.4	19.51
pH eau	5.0	4.8	4.4	4.6	4.8	5.6	4.5	4.1	4.5	4.4	4.2	4.1	6.0	4.5	4.1
Acide phosphorique (1/1 000ème)	0.13	0.13	0.1	0.1	0.06	0.03	0.02	0.02	0.03	0.03	0.03	0.02	0.07	0.03	0.02
Calcium MEq.p1000	0.9	1.0	0.2	0.1	0.8	1.6	1.9	0.2	2.4	1.0	0.7	0.3	5.1	4.7	0.6
Magnésium	0.06	0.1	0.06	0.04	0.18	0.14	0.29	0.11	0.33	0.13	0.21	0.08	0.5	0.38	0.16
Potassium	0.182	0.322	0.153	0.162	0.226	0.136	0.142	0.142	0.234	0.11	0.142	0.089	0.393	0.223	0.147
NO_3^- (ppm)	-	-	0.83	1.94	2.95	-	5.62	0.3	-	2.2	0.84	1.95	3.09	0.56	7.09
NH_4^+ (ppm)	-	-	3.5	6.2	4.5	-	3.0	10.3	-	11.8	6.5	4.2	3.8	5.3	4.5
Azote total (p.1000)	-	-	0.60	0.47	0.65	-	1.10	1.73	-	1.21	1.28	0.76	1.36	2.2	1.03

Tableau VII - Résultats des analyses de sol à partir des échantillons prélevés dans les stations des populations utilisées dans la partie expérimentale.

grossiers (2 à 0.2 mm), sables fins (0.2 à 0.02 mm), limons grossiers et fins (0.02 à 0.002 mm), argiles (- de 0.002 mm).

Selon les proportions respectives de ces catégories, la localisation des sols pour les différentes stations analysées au sein du triangle des textures (Fig. 9) permet de les rattacher globalement au type sablo-limoneux, plus rarement limono-sableux (stations SP1 et ST1) ou limoneux fin (station ST5), ceci en relation avec les substrats respectifs.

Pour au moins neuf stations, les sables fins prédominent (de 32 à 79%). Dans ce cas, en raison de leur tendance en tassement sous l'effet des pluies, le sol devient "battant" et imperméable en surface, relativement asphyxiant pour les racines (SOLTNER, 1985).

+ La matière organique

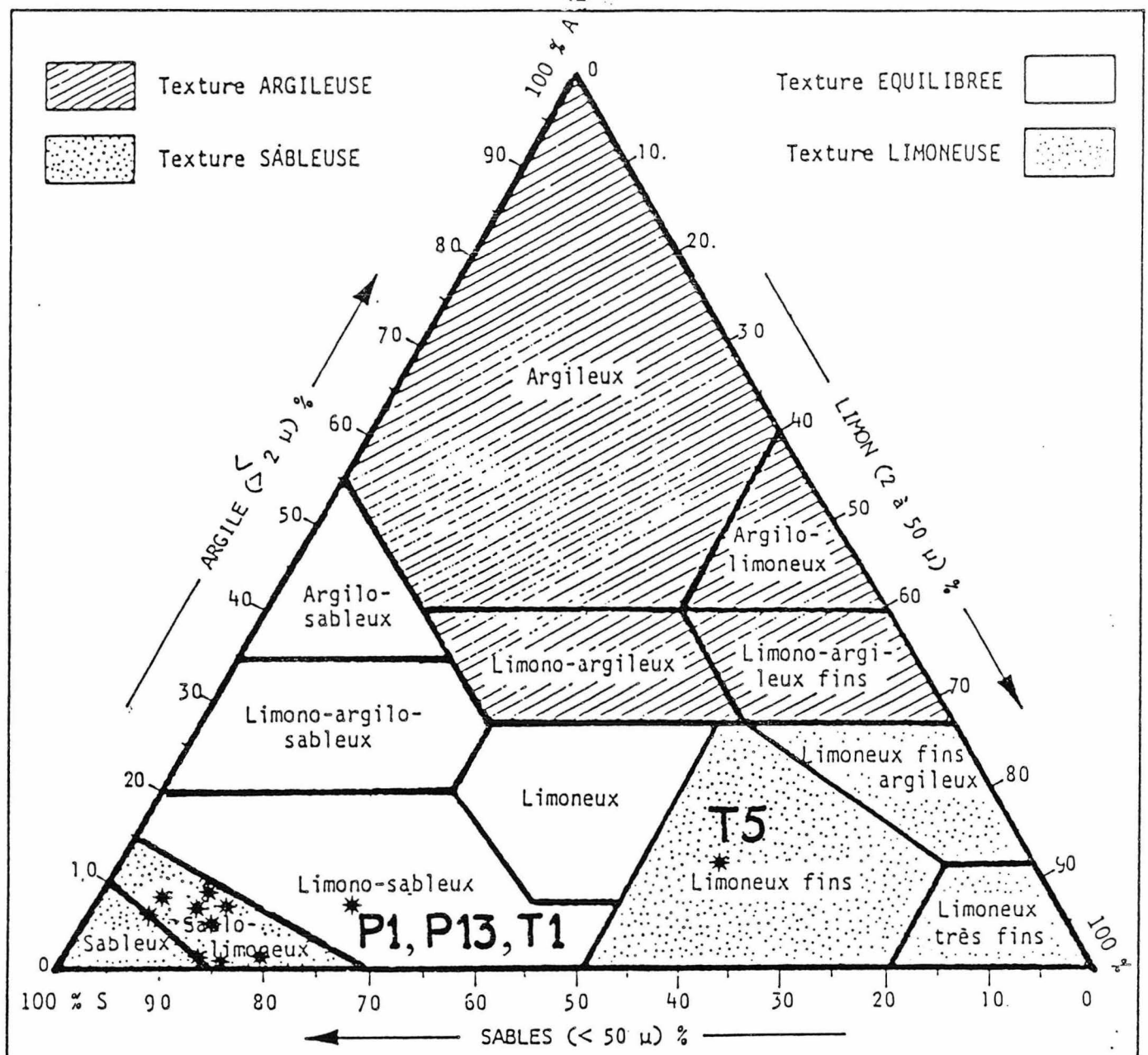
Elle oppose nettement les stations de friches (SP6, SP9, SP7) et les stations "forestières" (ST7, ST5, SP8, ST4, ST8, SP1, SP13, ST3 et ST1). En effet, on remarque une faible teneur pour le premier groupe (de 10 à 14 pour 1000) tandis que celle-ci augmente de 24 jusqu'à 70 (pour 1000) pour le deuxième (Tableau VII).

+ L'azote total

De même que pour la matière organique, la teneur en azote établit une distinction entre les stations de friche (SP6, SP5, SP7), avec une teneur de 0,6 à 0,65 pour 1000, et les stations forestières (de ST7, ST5, SP4, SP8, ST4, ST8, SP1, ST3 et ST1), celle-ci variant de 0,76 à 2,2 pour 1000.

+ Le rapport C/N

Consécutivement à ce qui vient d'être vu, on note un accroissement de ce rapport des stades de friches (SP2, SP3, SP6, SP5 et SP7) aux stades plus franchement forestiers (SP19, ST7, ST5 ... ST1). En effet, celui-ci se situe entre 11 et 14 pour le premier groupe cité, indiquant une relativement bonne activité biologique malgré un pH acide; Ce même rapport



Triangle des textures.
(d'après le Soil Survey Manual, 1951)

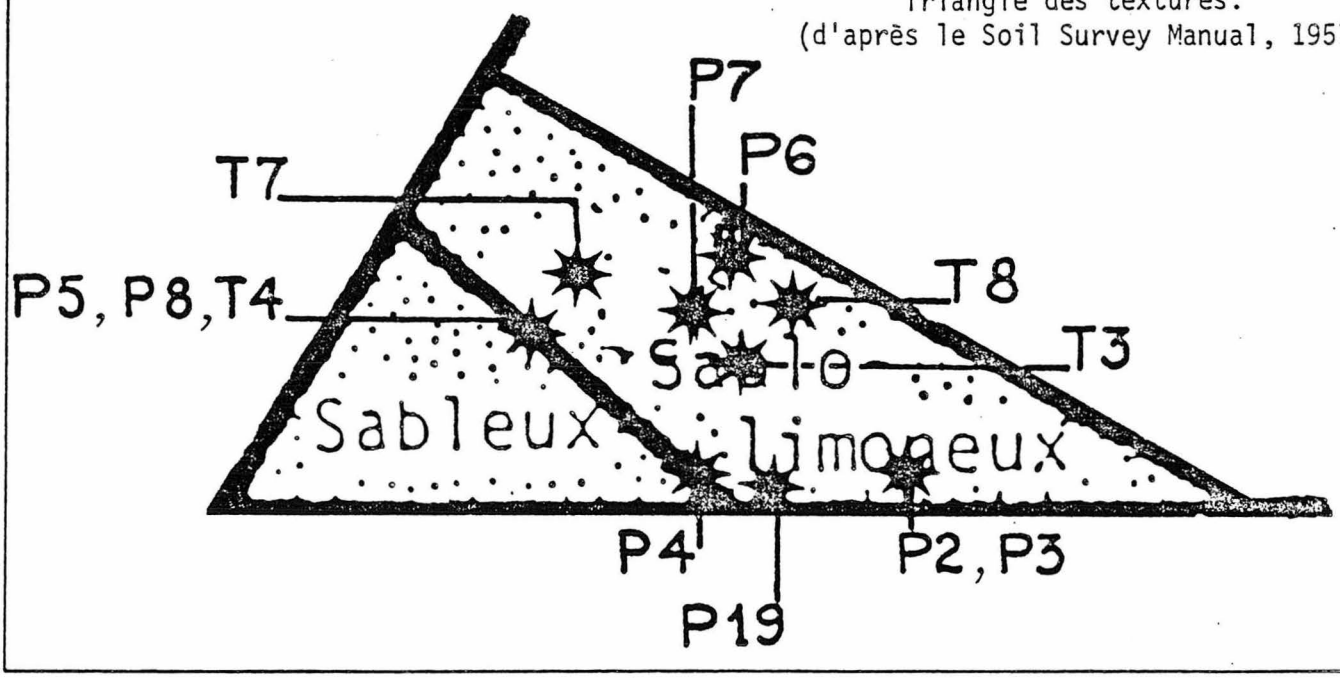


Figure 9

est compris entre 13 et 20 (stade préclimacique), montrant une mauvaise activité, surtout pour les dernières stations forestières.

+ L'acide phosphorique

Sa teneur diminue des stations de jeunes friches (SP2 à SP5) aux stations forestières types, ce qui peut s'expliquer par la présence de restes d'engrais dans les parcelles les plus récemment cultivées. Cette observation est en accord avec ce qui est signalé généralement le long des stades d'une succession secondaire (ESCARRE et al, 1983).

+ Les éléments majeurs (calcium, magnésium, potassium)

La teneur de calcium est en général faible (de manière attendue puisque l'espèce *Holcus mollis* est plutôt calcifuge). On peut toutefois observer des valeurs nettement plus élevées pour les stations SP1 et ST3, en relation avec la nature de substrats (marnes pour SP1 et présence de colluvions dans ces deux stations). On observe les mêmes tendances pour le magnésium et à un degré moindre pour le potassium.

+ Les nitrates et l'ammonium

Le taux d'ammonium est dans l'ensemble largement supérieur à celui des nitrates, à l'exception des stations ST1 et ST5.

II. 3. Méthodologie

Celle-ci concerne l'étude caryologique ainsi que la partie expérimentale. Les détails propres à chaque type d'expérience seront spécifiés dans les chapitres ultérieurs.

II. 3.1. Identification chromosomique du matériel

II. 3.1.1. Technique d'étude de la mitose

Après repiquage des éclats de rhizomes au jardin expérimental et reprise (il est nécessaire d'avoir de très jeunes racines), on prélève sur chaque individu des apex racinaires qui, dans un premier temps, sont prétraités durant 1 h à 1 h 30 dans une solution saturée à l'α bromonaphtalène.

Les méristèmes sont ensuite fixés dans l'alcool acétique (trois parties d'alcool absolu et une partie d'acide acétique) et placés au freezer à - 15°C jusqu'à la réalisation des écrasements. Avant la coloration, les méristèmes sont hydrolysés dans une solution HCl normale à 60°C , pendant environ 10 minutes. La coloration des chromosomes est obtenue avec le réactif de Schiff (pendant 20 minutes). Pour accentuer la coloration, on effectue l'écrasement des apex (colorés) dans une goutte de carmin acétique à 45% (OSTERGREEN et HENSEN, 1962).

II. 3.1.2. Technique d'étude de la méiose

Des épis sont prélevés, encore dans leur gaine, puis fixés dans l'alcool acétique (3/1). Deux méthodes sont utilisées pour la coloration des anthères :

1. On effectue une coloration au réactif de Schiff pendant 20 minutes après hydrolyse et on écrase les anthères entre lame et lamelle dans une goutte de carmin acétique.

2. On procède directement à la coloration au carmin acétique après mordancage dans l'acide acétique à 45 %, soit de la panicule entière, soit épillet par épillet. On écrase entre lame et lamelle.

II.3.2. Préparation du matériel

Suivant le plan d'expérimentation (indiquant la nature et le nombre

des individus, appartenant à telle ou telle population), on place chaque éclat de rhizome (après repiquage ou pas) dans un pot en matière plastique noire, complètement étanche (dimension 11/12 cm). Ces pots sont remplis de manière homogène (contrôle de la quantité de sol par pesée individuelle de chaque pot) avec un mélange de sable de Fontainebleau et de terre de jardin. Ces mélanges sont effectués en différentes proportions, en fonction des expériences. On a réalisé cinq types de milieux de culture différents : soit du sable ou de la terre pure, soit une combinaison des deux dans les proportions 50/50, 25/75 ou 75/25.

II.3.3. Caractéristiques hydriques des sols de culture.

Les mesures suivantes on été effectuées (Tab. VIII) :

+ La capacité au champ : celle-ci est obtenue avec la méthode classique de la trompe à eau (BOUYOUCOS, 1929). Il a été effectué trois répétitions par type de mélange.

+ Le point de flétrissement permanent : les échantillons de sol sont placés dans un récipient hermétique contenant une solution saturée à 20% d'oxalate d'amonium (80 g d'eau et 20 g d'oxalate). On place le récipient à température constante et on pèse les échantillons à intervalles réguliers jusqu'à l'obtention d'un poids constant. Cet équilibre est obtenu pour 16 atmosphères (DUCHAUFOUR, 1984).

II.3.4. Système de culture

Pour deux expériences (expériences 5 et 6) a été construit un bati d'éclairage en cornière, comprenant trois compartiments recevant chacun une intensité lumineuse différente. Le schéma expérimental est montré à la figure 10.

On dispose de :

MELANGE	N° répétition	Capacité au champ		Point de flétrissement permanent	
		H%	H%	H%	H%
SABLE (pur)	1	4.1	$\bar{m}$	0.1	$\bar{m}$
SABLE (pur)	2	4.9	4.7	0.1	0.1
SABLE (pur)	3	5.1		0.1	
TERRE (100%)	1	26.5	$\bar{m}$	6.2	$\bar{m}$
TERRE (100%)	2	23.5	24.5	6.0	5.7
TERRE (100%)	3	23.5		4.8	
TERRE (75%) et 25% sable	1	13.9	$\bar{m}$	4.2	$\bar{m}$
TERRE (75%) et 25% sable	2	15.0	14.5	4.7	4.4
TERRE (75%) et 25% sable	3	14.6		4.3	
TERRE (50%) et 50% sable	1	12.3	$\bar{m}$	3.8	$\bar{m}$
TERRE (50%) et 50% sable	2	8.0	9.8	4.2	3.7
TERRE (50%) et 50% sable	3	9.1		3	
TERRE (25%) et 75% sable	1	8.6	$\bar{m}$	1.1	$\bar{m}$
TERRE (25%) et 75% sable	2	9.2	8.9	1.7	1.3
TERRE (25%) et 75% sable	3	8.8		1.2	

Tableau VIII - Capacité au champ et point de flétrissement permanent des sols expérimentaux.

+ 8 lampes Hg 400 w réparties au dessus de la surface de culture à deux hauteurs différentes.

+ 8 ventilateurs (débit : 320 m^3/h; puissance 8 x 18 w) disposés de façon à ventiler efficacement surtout le compartiment le plus éclairé.

+ 8 panneaux de moustiquaire texiglas vert servant à réaliser un "ombrage" croissant (en fait, une diminution de l'intensité lumineuse) dans deux compartiments.

+ un système d'horloges relié aux lampes et aux ventilateurs.

L'ensemble repose sur deux grandes dalles en béton, placé dans une serre en conditions contrôlées. La photopériode est de 16h.

II. 3.5. Appareils de mesure

Pour les expériences 5 et 6, des mesures de potentiel hydrique sur les individus des populations impliquées ont nécessité l'emploi d'une chambre à pression (mesure du potentiel total suivant SCHOLANDER et al., 1965).

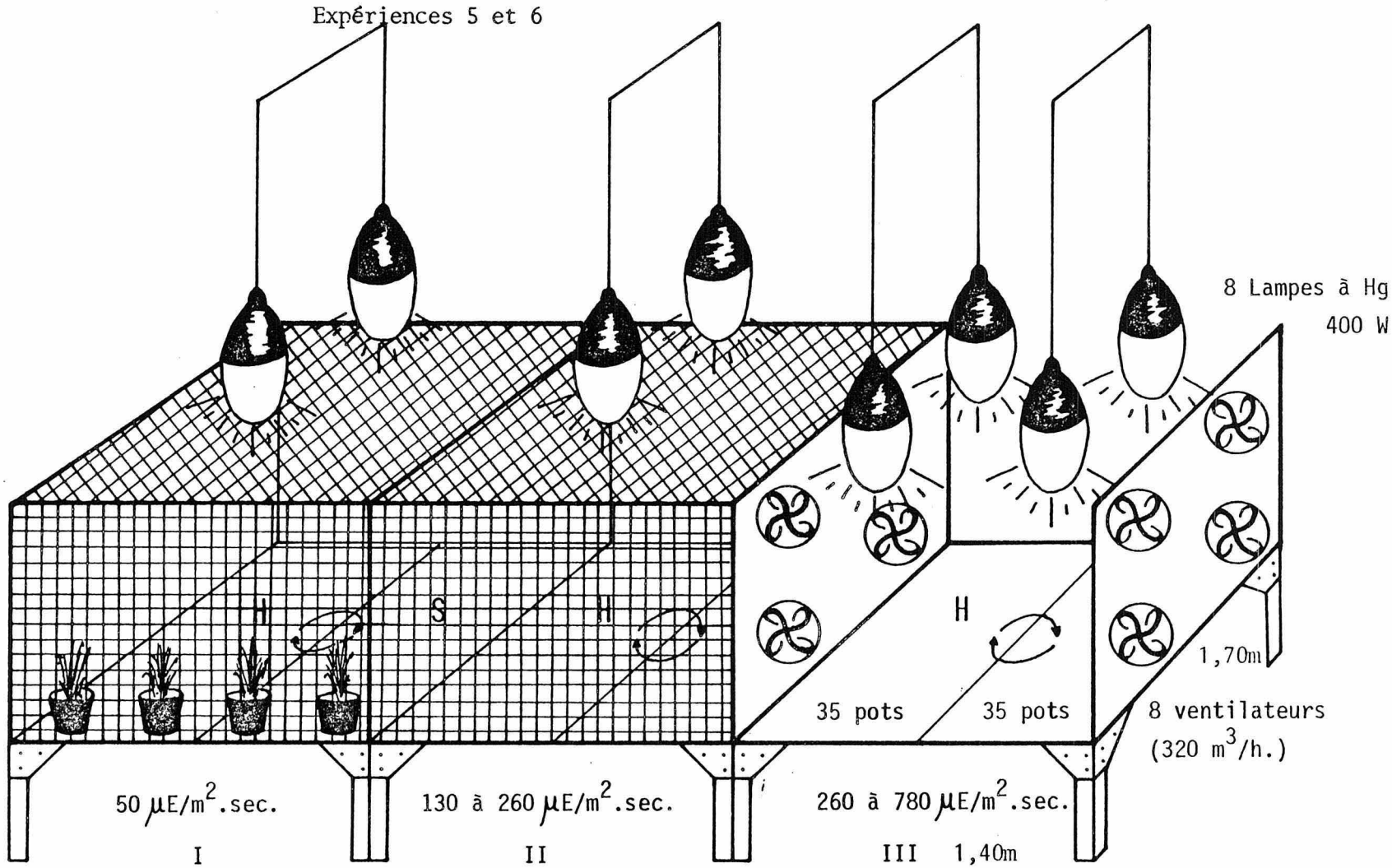
Lors de ces mêmes expériences, il a été réalisé sur chaque individu des mesures de conductance stomatique au poromètre (modèle Delta-T devices).

II. 3.6. Obtention des données

Comme déjà spécifié précédemment, les critères d'analyse sont les différentes allocations de biomasse sur l'ensemble de l'appareil végétatif. En effet, les populations étudiées fleurissant très erratiquement lors des expériences, il est difficile, voire impossible, de faire une analyse statistique correcte sur les panicules.

En cas de développement, celle-ci est rajoutée à la biomasse aérienne.

Figure 10 - Expérience du gradient hydrique et lumineux (schéma expérimental).



LEGENDE
- H : arrosage manuel au-dessus de la capacité au champ (tendance hydrique humide).
- S : arrosage manuel au-dessus du point de flétrissement (tendance hydrique sèche).

A la fin de chaque expérience, on sacrifie tous les pots, puis on récolte la totalité des parties aériennes et souterraines.

Après la récolte des parties aériennes, chaque individu est placé sous l'eau afin de séparer, avec le maximum de précaution, l'ensemble du système souterrain.

Les parties aériennes et souterraines récoltées sont ensuite placées à l'étuve à une température de 80°C pendant trois jours. On pèse la matière sèche en effectuant la distinction suivante :

+ pour les parties aériennes, on sépare les parties sèches des autres.

+ pour les parties souterraines, on sépare les rhizomes de l'ensemble des racines.

II. 3.7. Traitement des données

Le volume des données recueillies nécessitait l'application de tests et traitements statistiques visant à mettre en évidence d'éventuelles différences significatives, d'une part entre cytotypes, d'autre part pour l'ensemble de l'échantillon au niveau inter- et intrapopulation.

Selon les cas, plusieurs types d'analyses ont été effectués :

- Analyses de variances :

Pour chaque expérience, on a défini le nombre de facteurs controlés : 1 (ou 2) pour les traitements, 1 pour la population ou le nombre chromosomique. On effectue une analyse de variance (modèle croisé) avec 2(ou 3) facteurs afin de définir l'effet respectif de chaque facteur intervenant dans l'expérience, en ayant préalablement dégagé l'interaction possible entre ceux-ci. Il est rappellé que des tests de normalités (analyse des distributions des résidus, test sur la symétrie et l'aplatissement) sont effectués pour chaque variable étudiée toujours pour les mêmes groupements définis.

Des comparaisons de moyennes interpopulations et intercytotypes sont effectuées avec le test de Student (la limite du seuil de signification

étant 10%, compte-tenu du faible nombre des répétitions, ceci afin de pouvoir dégager certaines tendances réelles, intéressantes à signaler) et avec le test de Newman Keuls (groupes homogènes), avec un seuil de signification de 5% . Les analyses se font respectivement sur les groupes:

- traitements x populations (analyse de type A)
- traitements x cytotypes (analyse de type B)

- Régressions linéaires simples :

Pour chaque régression, les tests suivants ont été effectués :

- sur le coefficient de régression : un test de signification réalisé par l'analyse de la variance (DAGNELIE, 1975).
- sur le coefficient de corrélation : un test de conformité permettant de situer celui-ci par rapport aux valeurs critiques.

Afin de comparer plusieurs droites (comparaisons deux à deux), on a effectué des tests de parallélisme selon la formule :

* à effectif égal, pour comparer la droite 1 et 2 :

$$tobs = |b1 - b2| \times \sqrt{(n-2)\, SCEx \;/\; ((\; SCEy.x)1 + (SCEy.x)2}$$

avec b1 = coefficient de regression de la droite 1
b2 = coefficient de regression de la droite 2
SCEx = somme des carrés des écarts
SCEy.x1 = somme des carrés des écarts résiduelle (droite 1)
SCEy.x2 = somme des carrés des écarts résiduelle (droite 2)

-Analyses discriminantes et factorielles des correspondances.

L'ensemble de ces analyses a été effectué avec les moyens informatiques suivants :

. microordinateur ALCYANE (programmes mis au point par J.P. BRIANE).
. microordinateur compatible PC (utilisation de logiciels tels que STATISTIX et STATITCF).

La plupart des graphiques ont été réalisés grâce au logiciel CHART.

CHAPITRE III

CARYOLOGIE

Bien que l'ensemble de ce travail ne soit pas préférentiellement axé sur l'analyse des structures cytogénétiques propres aux deux formes polyploïdes, l'observation de plaques métaphasiques révèle de nombreux points intéressants, susceptibles de faire l'objet de travaux ultérieurs.

III.1 Identification chromosomique des populations

Sur 39 populations, 18 sont tétraploïdes et 10 pentaploïdes. Une population à 14 chromosomes (L1) s'est avérée appartenir à l'espèce *Holcus lanatus*.

Les résultats de ces comptages sont présentés dans le tableau général V (annexe II). La proportion relative de chacune des formes polyploïdes étant en étroite relation avec l'échantillonnage, il est impossible de conclure sur la plus grande fréquence de l'un ou l'autre des cytotypes.

Toutefois, les cytotypes 4X et 5X ayant été seuls recensés, l'hypothèse de l'absence probable des autres cytotypes en région parisienne peut être avancée, ce qui tend à remettre en cause le schéma général de la génèse du complexe.

III.2 Mitoses chez les deux cytotypes

La présence de chromosomes satellifères chez les deux formes polyploïdes concernées a pu être mise en évidence sur quelques plaques métaphasiques et ainsi confirmer certaines données bibliographiques.

Ainsi, pour la population tétraploïde T4 (Auffargis), la présence d'une paire de "short sat" (en accord avec la bibliographie) et parfois d'un seul de ces chromosomes a pu être observée.

Pour la population pentaploïde P6 (St Cyr) ont été mis en évidence de façon certaine deux "short Sat" et un "long Sat", ainsi qu'un sc-chromosome.

De manière générale, on peut remarquer que ces marqueurs chromosomiques ne sont pas souvent visibles sur *H. mollis* , ce qui peut conduire à des erreurs d'interprétation ; il est donc difficile d'énoncer de conclusions à ce sujet.

Notons qu'un comptage effectué sur la population d'*H. lanatus* L1 (Auffargis) a permis d'observer la présence de chromosomes B (en accord avec la bibliographie).

III. 3 Configurations méiotiques chez les deux cytotypes

L'étude cytologique de *H. mollis* ayant été entreprise et menée à bien par de nombreux auteurs, il nous a surtout importé dans un premier temps d'apporter de nouveaux résultats dans la distinction des deux cytotypes, plutôt que de confirmer (ou infirmer) les données antérieures. Nos observations ont porté sur deux populations :

- T6, population tétraploïde (Auffargis).
- P1, population pentaploïde (Villiers-le-Bâcle).

L'étude cytologique de cette dernière est du plus grand intérêt, car il s'agit d'une population pentaploïde en contact avec une population tétraploïde (voir paragraphe suivant).

L'observation de cellules de la population T6 montre un déroulement régulier de la méiose (pl. I). On dénombre dans toutes les cellules, lorsque celles-ci sont interprétables, 14 bivalents, au stade diacinèse (on voit le nucléole sur B et C). Ils ont différentes conformations, le plus souvent en anneaux, parfois en V ou en poisson (pl. I, C).

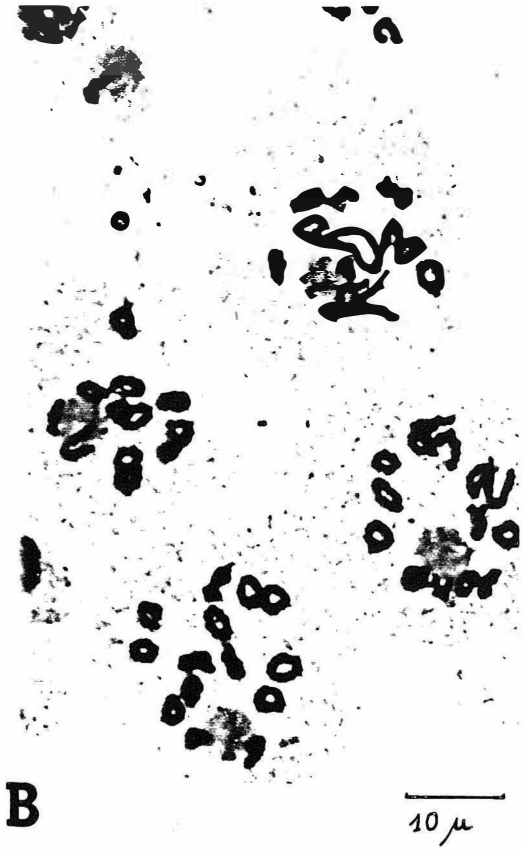
Dans certaines cellules, on observe deux groupes de bivalents réunis, formant un huit (pl. I, C). Il est à noter que ZANDEE (1981), dans l'ensemble de ces observations, ne recense que 1 à 13 bivalents par plaque.

PLANCHE I

CYTOTYPE TETRAPLOIDE. *Holcus mollis* L.
Plaques méiotiques au stade diacinèse.
Population T6. Auffargis.

A : vue d'ensemble. Méioses régulières.
dénombrement de 14 bivalents par cellule.

B et C : liaisons de bivalents avec le nucléole indiquant la présence de chromosomes satellifères.
Configurations de bivalents en anneaux, en V et en poisson



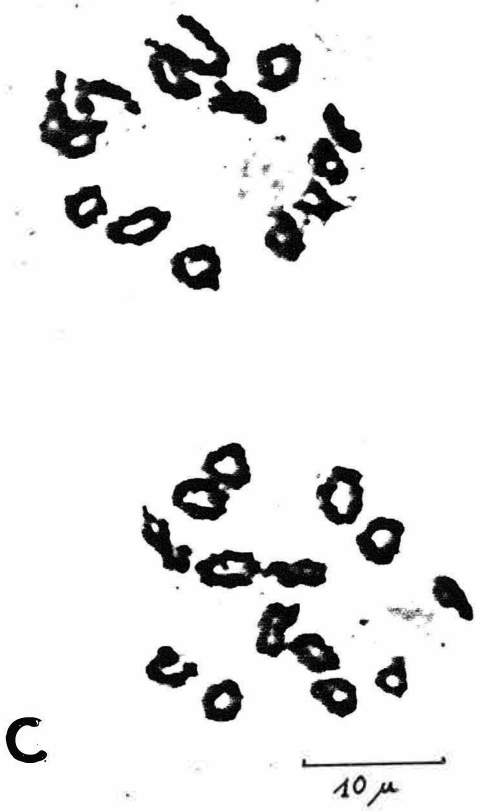


planche I

PLANCHE II

CYTOTYPE PENTAPLOIDE. *Holcus mollis* L.

Plaques métaphasiques I. Méioses.
Population P1. Villiers-le-Bâcle.

A : liaison suprachromosomiques (LS). Dénombrement de sept chromosomes B et C liés.

D : chromosomes retardataires à l'anaphase I. Exemple de ségrégation génomique.(SG).

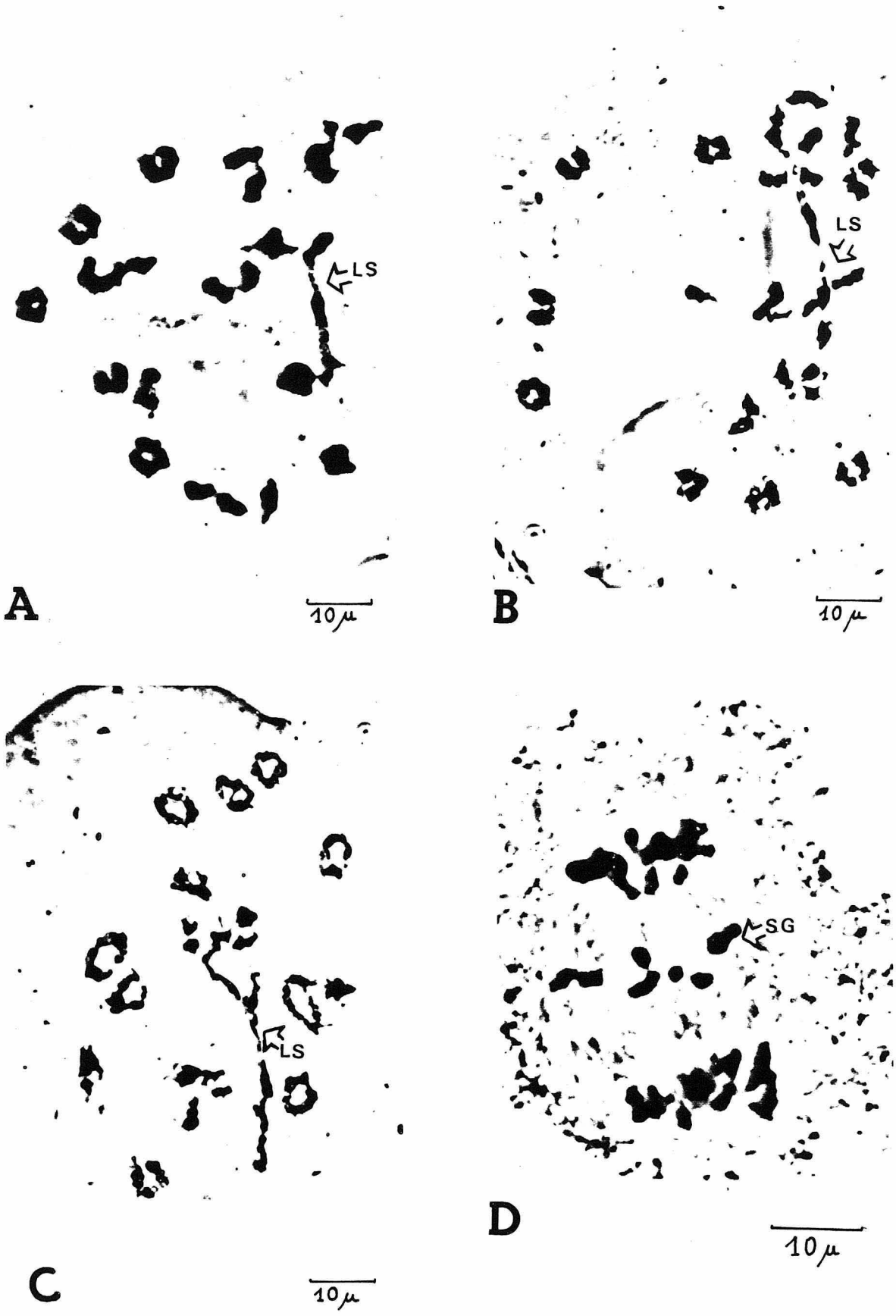


planche II

Des bivalents (2 ou 3) sont toujours liés au nucléole : ceci indique la présence d'organisateurs nucléolaires comme les chromosomes satellifères.

D'après ce qui précède, il pourrait y avoir plus de deux chromosomes satellifères chez certains individus tétraploïdes.

Ces quelques résultats ne permettent pas de soulever l'ambiguïté existant sur l'origine du cytotype tétraploïde.

Si celui-ci était un autopolyploïde, on pourrait dénombrer quatre chromosomes satellifères au lieu de deux (bien que ceux-ci ne soient pas toujours visibles facilement), ainsi qu'un nombre de tétrades plus important que celui effectivement observé dans les configurations meiotiques tétraploïdes. En tant qu'allopolyploïde, on devrait s'attendre à observer plus de méïoses anormales.

Il s'agit sans doute d'un allopolyploïde segmentaire en cours de diploïdisation.

Il est évident que cette distinction entre auto- et allopolyploïde ne relève pas toujours d'observations réelles, la plupart des génomes des complexes polyploïdes montrant des degrés divers de réarrangement de la garniture chromosomique.

L'observation du déroulement de la méiose chez la population pentaploïde P1 révèle certaines anomalies (pl. II).

On note des chromosomes retardataires à l'anaphase I (pl. II, D). Il y a beaucoup de bivalents, mais on observe une forte tendance à former des univalents (ceci en accord avec JONES, 1958; WALTER, 1977; ZANDEE, 1981).

Sur une population pentaploïde en mélange entre *H. lanatus* et *H. mollis*, ZANDEE signale l'observation d'une plaque métaphasique avec 34 monovalents.

Par rapport aux auteurs précédemment cités, nous sommes amenée à faire une remarque supplémentaire compte-tenu de l'observation des plaques méiotiques A, B, C, D de la planche II.

Sommes-nous en présence d'un exemple de ségrégation génomique ?

Cette question est la conséquence de l'observation de liaisons suprachromosomiques (DUPRAW, 1970) entre plusieurs chromosomes. Il est parfois possible de dénombrer à peu près sept chromosomes dans ces

liaisons. Ceux-ci peuvent représenter un stock haploïde complet de l'espèce *H. lanatus*.

Une autre observation (pl. II, D) est la présence de sept chromosomes retardataires lors de l'anaphase I, pouvant , comme précédemment représenter le stock haploïde de *H. lanatus*.

Ces observations très ponctuelles, mais néanmoins intéressantes car nouvelles pour le taxon, méritent confirmations par des investigations plus nombreuses sur des populations pentaploïdes provenant de différentes origines écologiques. Une étude cytogénétique plus appronfondie (étude de l'hétérochromatine par exemple) pourrait également permettre d'énoncer de plus sérieuses hypothèses.

Un autre centre d'intérêt : l'étude du stade "télophase II", qui permettrait d'observer la formation des tétrades.

III. 3 Révision de la génèse du complexe *H. mollis*.

L'ensemble des remarques précédentes incite à réviser certains aspects de la phylogénie du complexe *H. mollis* tel qu'il a été décrit dans la bibliographie.

Le principal point de contradiction avec l'hypothèse de JONES (1958) est l'absence de l'hybride (3X) en région parisienne.

Sauf lacune dans l'échantillonnage, nous pouvons donc supposer que cet "intermédiaire" n'existe pas dans l'origine du cytotype pentaploïde. Il est vrai que les hybrides triploïdes de certaines séries polyploïdes sont très difficiles à mettre en évidence, en raison de leur extrême rareté. On peut citer la proportion de 7 pour 4000 comptages effectués par ZOHARY et NUR (1959) pour *Dactylis glomerata*, sur des populations d'Israël.

Quelle serait donc l'origine des individus pentaploïdes ?

Les trois possibilités énoncées ci-dessous ne sont pas exclusives, et interviennent sans doute simultanément :

- par descendance directe : la descendance pentaploïde n'est pas stable, on obtient tous les nombres chromosomiques (comptages bibliographiques et personnels) et relativement peu souvent 35 (JONES, 1958). Ce faible pourcentage d'individus obtenus par reproduction sexuée

(puisque ce cytotype n'est pas apomictique) suffit-il à maintenir un certain polymorphisme au sein de ces populations permettant d'expliquer l'amplitude écologique de cette forme polyploïde ?

- par multiplication végétative. Celle-ci est très importante, mais les aptitudes colonisatrices de nouveaux habitats propres au cytotype pentaploïde ne peuvent être dans leur ensemble mises au compte de ce seul type de phénomène.

D'autre part, le polymorphisme mis en évidence par électrophorèse sur des enzymes tels que les estérases et les péroxydases anodiques permet d'écarter complètement l'exclusivité de ce mode de reproduction.

- par hybridation. Contrairement au modèle proposé par JONES, nous éliminons la possibilité d'un intermédiaire hybride triploïde intervenant dans la formation du pentaploïde (cet évènement paraissant trop peu probable), mais nous envisageons plutôt une fusion directe d'un gamète mâle non réduit provenant du tétraploïde (4X = 28) avec un gamète réduit du taxon *H. lanatus* (X = 7).

Les points suivants permettent d' appuyer cette hypothèse :

- D'après les observations effectuées par WALTER (1980), il apparaît de nombreux phénomènes de dégénerescence lors de la macrosporogénése du tétraploïde, alors que la microsporogénèse conduit à un pollen viable dans 90 % à 96 % des cas.

- la production de descendants hybrides est favorisée lorsque *H. mollis* est le parent mâle.

- on trouve très souvent des individus de *H. lanatus* à proximité des populations pentaploïdes, ceci indiquant *H. lanatus* comme parent femelle (voir les relevés en annexe).

Le seul obstacle à cette interprétation est la probabilité d'occurence de la fécondation avec un grain de pollen non réduit. Il serait intéressant pour appuyer cette hypothèse d'analyser très finement les configurations méiotiques des tétraploïdes et d'effectuer des comptages sur les caryopses (par panicule) provenant d'*H. lanatus*, afin d'estimer le taux de réussite de cet évènement.

III. 5 Réalisation d'un transect : caryologie et répartition écologique.

Les deux cytotypes n'ont jamais été identifiés en mélange sur l'ensemble des stations étudiées, mais ils se trouvent en contact pour deux d'entre elles, T8 (St-Cyr-sous-Dourdan) et P1 (Villiers-le-Bâcle). Celles-ci, qui témoignent d'une sympatrie presque totale des deux cytotypes, constituent des zones de choix pour la distinction des facteurs environnementaux intervenant dans la répartition respective des deux cytotypes.

Ces stations présentant de nombreux facteurs communs (au niveau quantitatif et qualitatif), l'identification du ou des facteurs discriminants s'avère en effet plus aisée.

Le transect a été établi dans une zone intermédiaire entre des friches (fond de vallée) sur marnes marquées par une action antropogène importante dont résulte une nitrophilisation de la communauté végétale et un taillis de châtaignier (plâteau) sur sable de Fontainebleau et colluvions.

Suite à cette observation, une étude floristique (relevé) et caryologique (identification chromosomique) a été effectuée pour P1 (Villiers-le-Bâcle), selon un transect AB (Fig. 11) d'une longueur totale de 16 m, correspondant à huit placettes de 4 m^2.

Des mesures de pH (8 au total) complètent les observations précédentes. La synthèse des résultats est présentée sur la figure 11 et tableau IX.

L'évolution de la composition floristique de A à B, marquée par une diminution progressive de la richesse spécifique (le nombre d'espèces par placette passant de 21 à 10), traduit le passage d'une communauté de lisière ombragée du Geo-Alliarion Oberdorfer 1957 (*Glechoma hederacea*, *Geranium robertianum*, *Poa nemoralis*, *Moehringia trinervia*, *Stellaria holostea*), à tendance nettement nitrophile (espèces des Artemisietea vulgaris : *Galium aparine*, *Galium crutiata*, *Lapsana communis* et *Urtica dioica*) vers un groupement de chênaie acidiphile typique (*Luzula forsteri*, *Deschampsia flexuosa*).

D'autre part, il existe manifestement un gradient hydrique

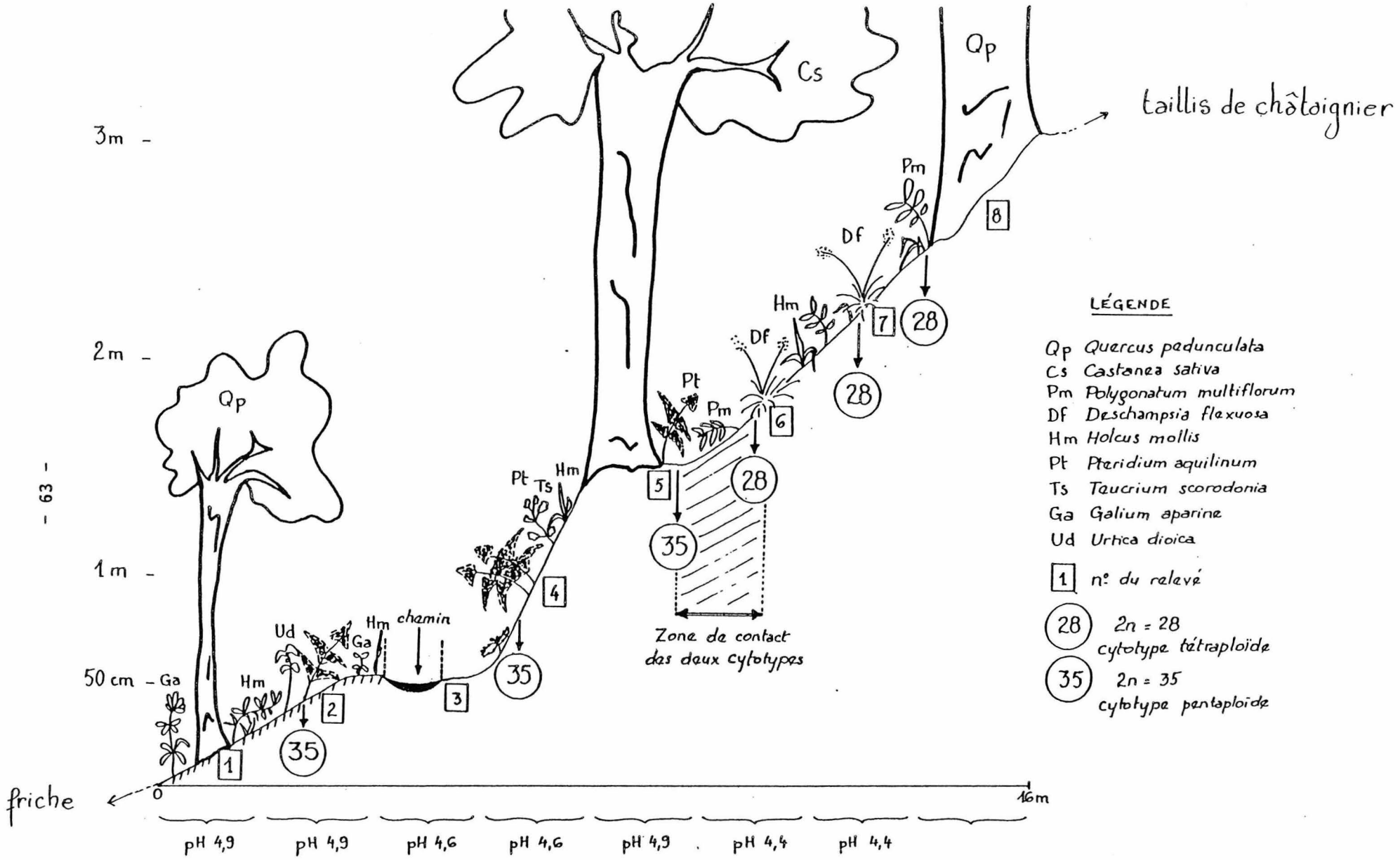


Figure 11 - Réalisation d'un transect , commune de Villiers-le-Bâcle, lieu-dit La Barrerie, Domaine de la Tête Ronde (Longueur 16 m, dénivelé 3m). **Distribution spatiale en 1986.**

sens du transect	A →							B
Cytotypes	35	35	35	35	35	28	28	28
relevés	1	2	3	4	5	6	7	8
Galium cruciata L.	+							
Taraxacum officinale Weber	+							
Rosa arvensis L.	+							
Glechoma hederacea L.	+	+						
Veronica chamaedrys L.	+	+						
Galium aparine L.	+	+						
Populus tremula L.	+	+						
Poa nemoralis L.	+	+						
Urtica dioica L.	+	+						
Geranium robertianum L.	+	+	+					
Heracleum sphondylium L.	+	+	+					
Stellaria holostea L.	+	+	+	+				
Moehringia trinervia (L.)Clairv.	+		+	+				
Pteridium aquilinum (L.)Kuhn.	+	+	+	+	+	+		
Castanea sativa Miller	+	+	+	+	+	+	+	
Holcus mollis L.	+	+	+	+	+	+	+	+
Rubus fruticosus L.	+		+	+	+	+	+	+
Prunus avium L.	+	+	+	+		+	+	
Polygonatum multiflorum (L.)All.	+		+		+	+	+	+
Quercus pedunculata Ehrh.	+	+	+	+	+	+	+	+
Hieracium laevigatum Willd.	+	+	+	+			+	+
Lapsana communis L.		+						
Circaea lutetiana L.		+						
Viola riviniana Rchb.		+	+					
Solidago virga-aurea L.		+			+			
Teucrium scorodonia L.			+	+	+	+		
Hedera helix L.			+	+	+	+	+	+
Lonicera periclymenum L.			+	+	+	+	+	+
Crataegus monogyna Jacq.			+	+			+	
Carex pilulifera L.				+	+			
Luzula forsteri (L.)DC.				+	+		+	
Galeopsis tetrahit L.				+	+		+	+
Deschampsia flexuosa (L.)Trin.						+	+	
Corylus avellana L.								+

Tableau IX - Contenu floristique des 8 placettes sur un transect de 16 m, à Villiers-le-Bacle, lieu-dit La Barrerie, Domaine de la Tête Ronde. (1986)

décroissant le long du transect, compte-tenu de la topographie et de la roche mère. Les premières placettes, plus proches des marnes, doivent présenter une hydromorphie temporaire comme en témoigne une discrète tendance vers l'Alno-Padion (présence de *Circea lutetiana* et d'*Heracleum sphondylium*), comparativement aux dernières , localisées sur substrat filtrant (sable de Fontainebleau et colluvions).

Les individus d'*Holcus mollis* se répartissent de manière significative le long de ce transect : les tétraploïdes sont localisés dans la partie haute (chênaie acidiphile) correspondant à la portion la plus sèche, la plus oligotrophe et la plus acide du transect (pH 4,4).

Les pentaploïdes figurent dans les placettes 1 à 5, c'est à dire dans la partie la plus humide, la plus nitrophile et sensiblement la moins acide (pH 4,9; 4,6).

Le passage entre les deux formes polyploïdes s'effectuant entre la 5 ème et la 6 ème placette, on peut reconnaître une possiblité de transgression du pentaploïde dans des habitats en principe plus propices aux tétraploïdes, confirmant ainsi la amplitude écologique supérieure du cytotype pentaploïde.

Cette localisation différentielle traduit donc les "sensibilités" respectives des deux cytotypes à des facteurs écologiques précis : humidité, conditions édaphiques, pH. Par contre , il est difficile de se prononcer sur la valeur discriminante du facteur lumière, dans le cadre de ces observations, dans la mesure où les quelques mesures effectuées le long de ce transect, semblent révéler des éclairements sensiblement équivalents au niveau des différentes placettes.

CHAPITRE IV

REPONSES DE POPULATIONS DE *H.mollis* SUIVANT DIFFERENTES RESSOURCES NUTRITIVES.

Dans ce chapitre, sont abordées deux manipulations ayant pour but d'analyser les réponses de populations de *H. mollis* appartenant aux deux types chromosomiques, tétraploïde et pentaploïde, suivant différentes ressources nutritives.

Dans la première expérience, les populations sont placées d'une part dans leur propre sol, d'autre part dans ceux des autres populations concernées par l'expérience (tab. XI).

Dans la deuxième, on considère l'action d'un ajout d'engrais à teneur en éléments minéraux connue sur ces mêmes populations.

Les expériences I et II ont été effectuées au même moment, dans des conditions d'éclairement naturel et d'alimentation hydrique identiques (arrosage manuel et eau de pluie).

IV.1 Expérience I : Réponses de populations de *H. mollis* selon le type de sol.

Il s'agit d'une expérience classique (ESCARRE et al, 1985), qui offre le double avantage d'être simple dans sa réalisation et de permettre d'établir quelques corrélations entre les observations effectuées sur le terrain et les faits expérimentaux.

Expérience I : Réponses des populations suivant le type de sol				
	Sol d'origine des quatre populations			
sols	ST1 Forêt	SP6 Friche	SP4 Forêt	ST3 Forêt
Populations	Combinaisons			
T1 (28, forêt)	(T1,ST1)	(T1,SP6)	(T1,SP4)	(T1,ST3)
P6 (35, friche)	(P6,ST1)	(P6,SP6)	(P6,SP4)	(P6,ST3)
P4 (35, forêt)	(P4,ST1)	(P4,SP6)	(P4,SP4)	(P4,ST3)
T3 (28, forêt)	(T3,ST1)	(T3,SP6)	(T3,SP4)	(T3,ST3)

Avec 5 répétitions par bloc. (T1,ST1) veut dire population T1 dans le sol ST1.

Expérience II : Influence d'un apport en éléments nutritifs		
	Traitements	
	témoin (t)	plus engrais azoté (eaz)
Populations		
T1 (28, forêt)	(T1, t)	(T1, eaz)
P6 (35, friche)	(P6, t)	(P6, eaz)
P4 (35, forêt)	(P4, t)	(P4, eaz)
T3 (28, forêt)	(T3, t)	(T3, eaz)

Avec 5 répétitions par bloc.(T1,t) veut dire la population T1 dans le traitement témoin.

Tableau XI - Descriptif des expériences I et II.

IV.1.1 Protocole expérimental.

On met dans chaque pot un éclat de rhizome provenant des individus récoltés (dans cette expérience, il est placé un individu par pot). On veille à ce que les éclats démarrent en même temps.

Le protocole concerne quatre populations récoltées sur le terrain, chacune représentée par cinq individus, et leur sol d'origine.

On utilise pour cette expérience deux populations tétraploïdes (T1 et T3 d'Orsay) et deux populations pentaploïdes (P6 de St Cyr-sous-Dourdan et P4 de Bullion). Les deux tétraploïdes sont bien entendu forestières, tandis que les deux pentaploïdes se distinguent par leur origine écologique : P6 provient d'une jeune friche (début de succession), P4 d'une chênaie acidiphile (fin de succession).

Chaque type de sol est prélevé jusqu'à dix cm de profondeur, puis il est tamisé et nettoyé des divers débris végétaux avant d'être réparti de façon homogène dans chaque pot. Par la suite, on place chaque population dans les quatre types de substrat, en effectuant toutes les combinaisons possibles . Cela donne un total de 80 pots. Ces derniers sont placés au "jardin expérimental", dans des conditions d'éclairement naturel et d'alimentation hydrique homogènes (arrosage manuel et eau de pluie) , pendant une durée de quatre mois (de juillet à octobre 1985).

Les correspondances entre les types de sols et les populations sont les suivantes : le sol SP6 correspond à celui prélevé avec la population P6, SP4 avec P4, ST1 et ST3 avec T1 et T3.

IV.1.2 Résultats.

IV.1.2.1 Phénomènes d'interaction.

Deux analyses de variances (type A et B) à deux facteurs ont été réalisées sur l'ensemble des données (tab. XII).

Celles-ci visent à dégager des interactions possibles entres les deux facteurs suivants : "type de sol" (traitement) et "population" pour la

Variables	Analyse de l'interaction entre (A) traîtements et populations.			Analyse de l'interaction entre (B) traîtements et cytotypes.		
	Traîtements	Populations	Interaction	Traîtements	Cytotypes	Interaction
Feuilles vertes	* * *	* * *	*	* * *	N.S.	N.S.
Feuilles sèches	* * *	* * *	* * *	* * *	N.S.	+
Racines	* * *	* * *	+	* * *	*	N.S.
Rhizomes	* * *	* * *	* * *	* * *	* * *	+
Biomasse Aérienne	* * *	* * *	*	* * *	N.S.	N.S.
Biomasse Souterraine	* * *	* * *	* * *	* * *	+	N.S.
B.S. / B.A.	* * *	N.S.	N.S.	* * *	N.S.	N.S.
Biomasse Totale	* * *	* * *	* * *	* * *	* * *	*

Tableau XII - Expérience 1 - Tableau d'analyse de variance à 2 facteurs (modèle croisé)
Niveau de signification : Test de Fisher (* * * < 1%, * * = 1%, * < 5%, + = 5%, N. S. = non significatif)

première analyse (A), "type de sol" et "cytotype" pour la deuxième analyse (B).

Rappellons qu'au sens statistique on entend par "interaction" entre deux facteurs le fait que l'action de l'un des deux facteurs contrôlés ne soit pas indépendante de celle de l'autre.

Dans l'ensemble des analyses, deux sortes de variables sont considérées: les variables dites mesurées, feuilles vertes (FV) (feuilles et parties de feuilles ayant conservé une activité chlorophyllienne lors de la récolte finale), feuilles sèches (FS) (entité foliaire, sans activité chlorophyllienne lors de la récolte) , racines (RAC), rhizomes (RHI), et les variables dites "cumulées", la biomasse aérienne (BA = FV + FS), la biomasse souterraine (BS = RAC + RHI), le rapport BS/BA . Il est évident que les tendances observées lors des analyses sur les premières variables ont une influence certaine sur le deuxième groupe de variables.

De manière générale, pour les deux analyses (A) et (B), le facteur "traitement" a un effet hautement significatif (<1%) quelle que soit la variable considérée.

En (A), on remarque un effet très important du facteur "population" pour l'ensemble des variables (sauf pour BS/BA) et une interaction hautement significative (<1%) entre populations et types de sols au niveau de la production des rhizomes (cela entraînant une répercussion sur les variables cumulées BS et BT) ainsi qu'au niveau des feuilles sèches, avec cette fois une faible incidence sur BA. Ceci démontre l'influence prépondérante du type de sol sur la production en M. S. de chaque population, les autres conditions environnementales comme l'éclairement et l'alimentation hydrique restant suffisantes et homogènes.

En (B), l'effet du facteur "cytotype" s'avère significatif au niveau des racines (<5%) et des rhizomes (<1%), avec une répercussion sur la biomasse souterraine et la biomasse totale. Par contre, il existe une faible interaction entre les facteurs "traitement" et "cytotype" pour les rhizomes et pour la biomasse totale.

IV.1.2.2 Effet du type de sol sur la production de M.S..

La production en M.S., en ce qui concerne la biomasse totale, est significativement plus importante pour les quatre populations (T1, T3, P4 et P6) dans les trois sols forestiers (ST1, ST3 et SP4) (Fig.13). La plus faible production est observée , pour l'ensemble des populations, dans le sol SP6 provenant d'une jeune friche (St Cyr).

Toutefois on peut effectuer, en fonction de certaines variables, une distinction à l'intérieur du groupe des sols forestiers. En effet, la plus faible production racinaire est observée dans le sol de Bullion (SP4), pour les quatre populations, avec une répercussion logique pour les variables cumulées comme la biomasse souterraine et la biomasse totale. Les résultats relatifs aux deux autres sols (ST1 et ST3) sont similaires quelle que soit la variable considérée.

Les données des analyses concernant ces sols (tab. VII, chap. II) peuvent être mises en rapport avec ces résultats.

La population P6 (friche, St Cyr) est issue d'un milieu pauvre en azote et en matière organique alors que les deux autres populations forestières proviennent de sols relativement plus riches en ces même éléments.

En effet, on constate le taux de matière organique le plus élevé pour ST3 (6,9%), pratiquement réduit de moitié pour ST1 (3,4%), celui-ci n'atteignant plus que 1,2% pour SP6 (friche).

Par contre, ne possédant pas de données sur ces deux éléments pour le sol SP4, il est difficile de se prononcer sur le comportement de cette population compte-tenu de son origine.

IV.1.3.3 Comparaison du comportement des populations par type de sol.

Les différences comportementales des populations suivant les quatre sols sont examinées grâce à des comparaisons de moyennes (tab. XIII).

+ c'est la population T1 (Orsay) qui produit significativement le plus de matière sèche, pour ce qui est de la biomasse totale, ceci quel que soit le sol (sauf pour SP6). Elle obtient sa meilleure performance

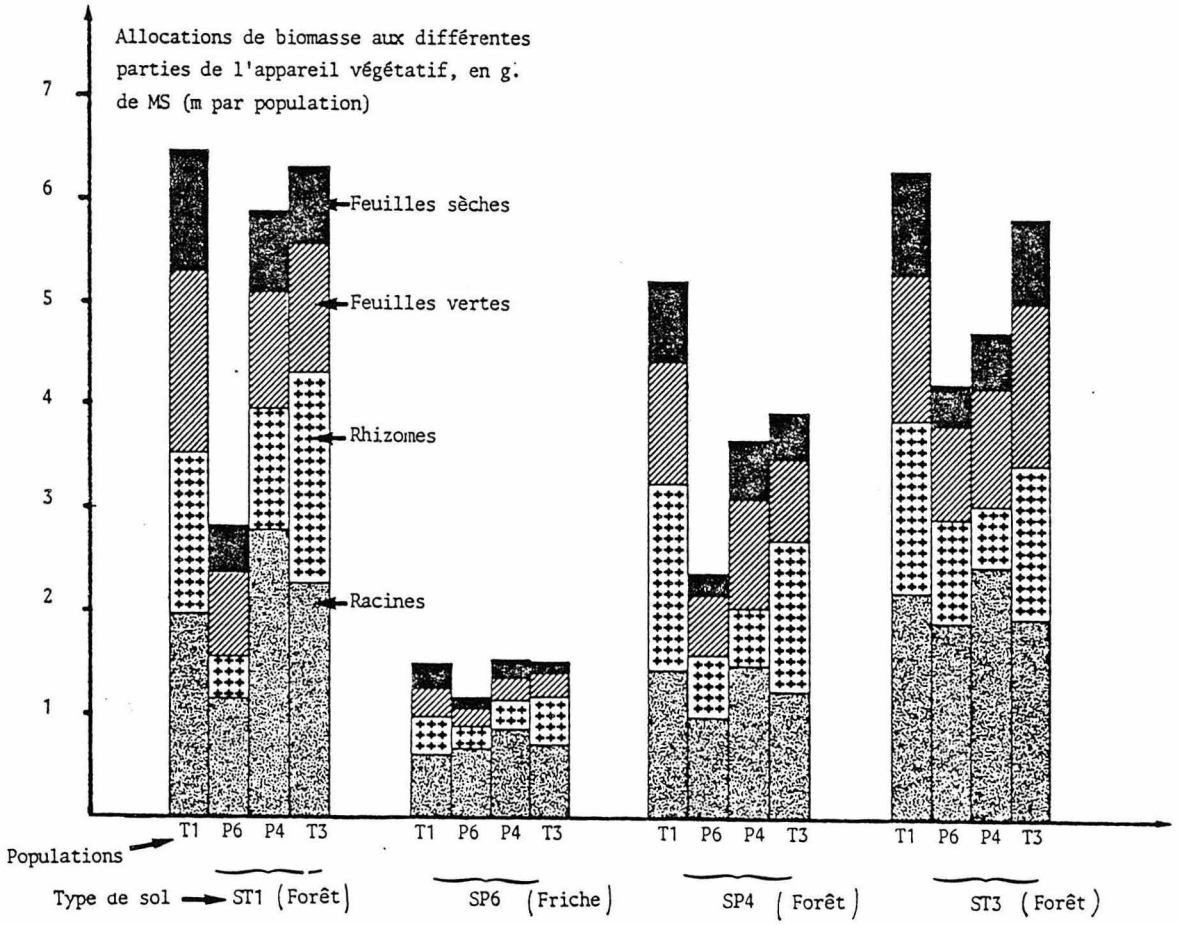


Figure 13 - Effet du type de sol (de friche ou de forêt) sur la production en MS de quatre populations. ST1 est le sol d'origine de la population T1, ST3 de T3, SP6 et SP4 de P6 et P4. Les allocations de biomasse aux différentes parties de l'appareil végétatif sont représentées en quatre figurés pour FV, FS, RHI, RAC.

SOLS →	ST1				SP6				SP4				ST3			
POPULATIONS →	T1	P6	P4	T3	T1	P6	P4	T3	T1	P6	P4	T3	T1	P6	P4	T3
Feuilles vertes en g. de ms	1.782 A	0.818 B	1.141 AB	1.257 AB	0.293 D	0.165 D	0.215 D	0.236 D	1.209 AB	0.600 C	1.071 B	0.813 B	1.431 AB	0.914 B	1.152 AB	1.592 AB
Feuilles sèches	1.186 A	0.456 C	0.802 B	0.773 B	0.245 D	0.098 F	0.166 DE	0.136 E	0.806 B	0.205 D	0.566 BC	0.455 C	0.996 B	0.384 C	0.552 C	0.821 B
Racines	2.021 A	1.178 D	2.836 A	2.312 A	0.634 D	0.687 D	0.895 D	0.706 D	1.472 ABCD	1.007 D	1.450 BCD	1.264 CD	2.234 A	1.934 AB	1.980 AB	1.964 AB
Rhizomes	1.586 A	0.413 C	1.199 AB	2.064 A	0.373 C	0.239 C	0.282 C	0.479 C	1.815 A	0.597 C	0.564 C	1.477 A	1.694 A	1.038 B	0.591 C	1.503 A
Biomasse Aérienne	2.967 B	1.274 C	1.944 C	2.030 C	0.538 E	0.263 F	0.380 F	0.371 F	2.015 C	0.805 D	1.637 C	1.268 C	2.427 C	1.298 C	1.704 C	2.413 C
Biomasse Souterraine	3.607 ABC	1.591 EF	4.035 AB	4.376 A	1.007 F	0.926 F	1.177 F	1.185 F	3.287 C	1.604 EF	2.014 DE	2.741 D	3.928 AB	2.972 CD	2.571 D	3.467 BC
B.S. / B.A.	1.23	1.29	2.11	2.22	1.96	4.90	3.09	3.26	1.66	2.02	1.40	2.20	1.64	2.33	1.84	1.64
Biomasse totale (à 5%)	6.575 A	2.865 D	5.978 A	6.406 A	1.545 D	1.190 D	1.558 D	1.557 D	5.302 AB	2.409 D	3.651 DB	4.009 B	6.355 A	4.269 B	4.276 B	5.879 A

Tableau XIII - Tableau de comparaison des moyennes pour les groupes : Type de sol x population. Test de Student, niveau de signification : 10 %. Les moyennes indicées d'une même lettre ne sont pas significativement différentes à 10%.

dans son sol d'origine. On note chez cette population une quantité de "feuilles sèches" plus importante que pour les trois autres populations, dans les quatre types de sols . Sa production de rhizomes, pour les sols SP6, SP4 et ST3, est significativement plus importante que celle des autres populations.

+ la population P6 (jeune friche . St Cyr sous Dourdan), a la plus faible biomasse totale, ceci quel que soit le type de sol considéré . Elle a une très faible production (relativement aux autres populations) pour l'ensemble des variables,mais surtout en ce qui concerne les rhizomes. Sa meilleure performance relative se situe dans le sol forestier de Bullion (SP4). Cependant, il n'y a pas toujours pour cette population de différences statistiquement significatives.

- La population forestière P4 (Bullion) obtient sa plus importante production globale en M. S. dans le sol ST1, et non dans son sol d'origine. Elle a ainsi dans ST1 une production racinaire significativement très importante par rapport aux autres populations comme T1 et P6. Par contre, elle montre une faible production de rhizomes en général, surtout dans ST3.

- la population T3 (campus d'Orsay) a une très forte production en rhizomes, surtout dans ST1. Sinon, son comportement est en tous points comparable à celui de la population T1, provenant également d'Orsay.

Cette dernière remarque, concernant la similitude de réponse des deux populations tétraploïdes, nous amène d'ores et déjà à mettre l'accent sur les différences comportementales des deux populations pentaploïdes. La différence de leur origine écologique est, sans nul doute, en majeure partie responsable de cette disparité.

IV.1.2.4 Influence du niveau de ploïdie.

L'effet du niveau de ploïdie sur les réponses des populations est significatif seulement pour les variables RAC, RHI et par voie de conséquence pour BS et BT (IV.1.2.1). Ce sont donc ces dernières variables qui sont surtout à considérer (tab. XIV, Annexe IV).

Les points suivants peuvent être dégagés :

Les individus tétraploïdes produisent significativement (<1%) plus de

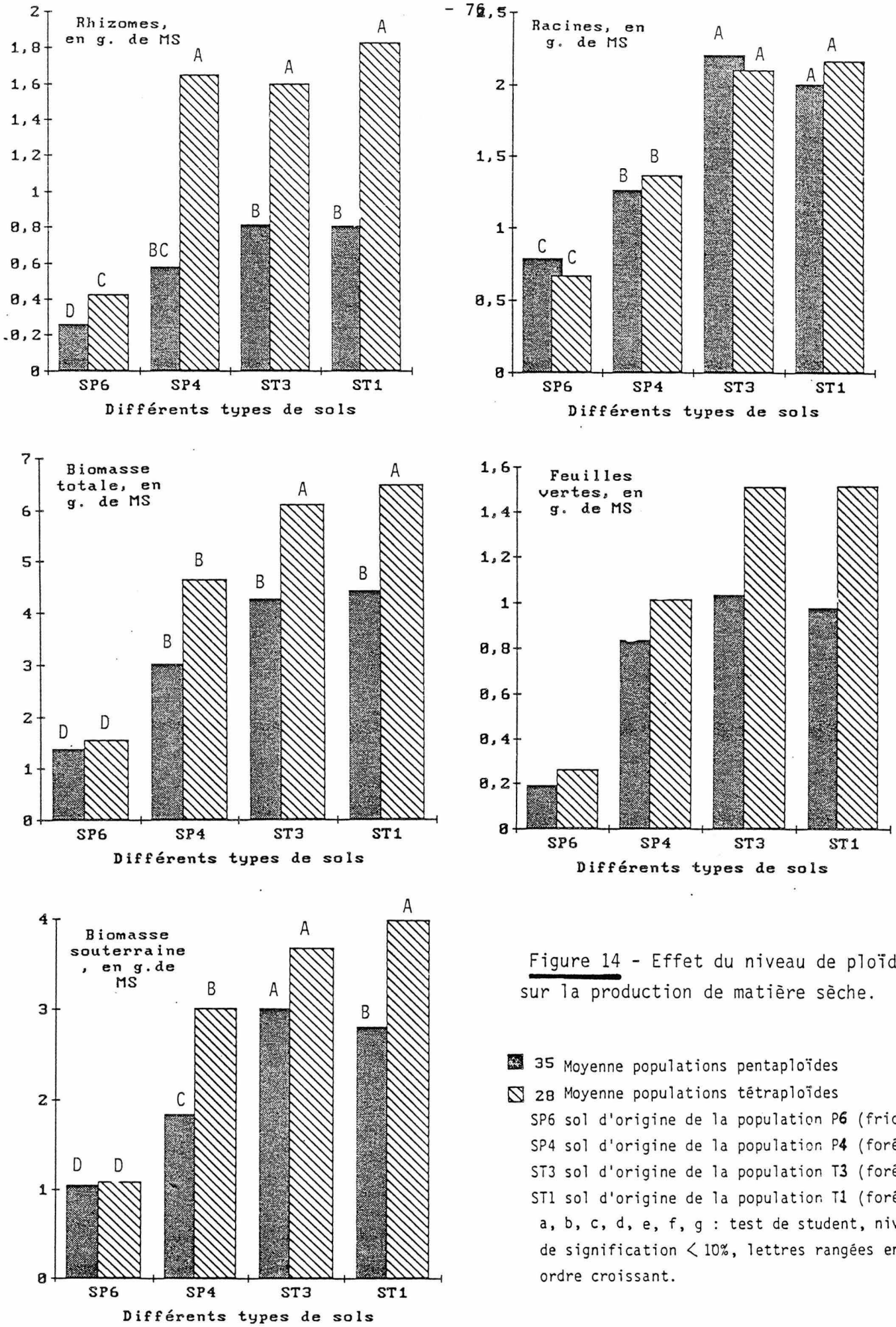


Figure 14 - Effet du niveau de ploïdie sur la production de matière sèche.

35 Moyenne populations pentaploïdes

28 Moyenne populations tétraploïdes

SP6 sol d'origine de la population P6 (friche)

SP4 sol d'origine de la population P4 (forêt)

ST3 sol d'origine de la population T3 (forêt)

ST1 sol d'origine de la population T1 (forêt)

a, b, c, d, e, f, g : test de student, niveau de signification < 10%, lettres rangées en ordre croissant.

rhizomes (Fig. 14), quel que soit le type de sol. Ce résultat serait directement responsable des différences (très significatives) observées sur les variables dites cumulées (BS et BT). Cependant, des différences s'observent également, toujours au profit des tétraploïdes, en ce qui concerne la production en feuilles vertes . Ce résultat est cependant à moduler dans la mesure où il n'apparaît pas de signification (au sens statistique) pour ce facteur (cytotype) lors de l'analyse à deux facteurs (tab. XII).

Enfin, on peut noter une sorte de phénomène de compensation au niveau de la biomasse souterraine : les individus pentaploïdes produisent beaucoup de racines quand la production des rhizomes est très faible, par exemple dans le sol SP6.

IV.1.2.5 Niveau d'indépendance des populations par rapport au sol.

Le calcul suivant, classique en agronomie (FINLAY and WILKINSON, 1963) (mais parfois contesté), complète les observations précédentes. Il permet en effet de bien "visualiser" le comportement des populations en fonction d'une variation environnementale. L'objectif est d'établir, d'un point de vue quantitatif, la relation de dépendance existant entre les sols (ou plutôt la production moyenne totale par type de sol de toutes les populations) et la production effective de chaque population dans chaque sol.

On prend :

p, production en M. S. de chaque individu pour une variable donnée (FV, FS, RAC, RHI)

i, indice de l'individu variant de 1 à 5

j, indice du sol variant de 1 à 4

k, indice de la population variant de 1 à 4

pijk représente la production en M. S. de l'individu i, appartenant à la population k dans le sol j. On désire relier les deux variables X et Y (définies ci-dessous) par une droite de régression linéaire simple, ceci pour chaque population.

pour la population k , les Yk seront équivalents aux pijk (avec i,j variants) :

	POPULATION T1					POPULATION P6					POPULATION P4					POPULATION T3				
	Terme constant	Coeff^{t} de régression	Test (1)	Coeff^{t} de corrélation	Test (2)	Terme constant	Coeff^{t} de régression	Test (1)	Coeff^{t} de corrélation	Test (2)	Terme constant	Coeff^{t} de régression	Test (1)	Coeff^{t} de corrélation	Test (2)	Terme constant	Coeff^{t} de régression	Test (1)	Coeff^{t} de corrélation	Test (2)
Feuilles "vertes"	0.017	1.265	* * *	0.89	* * *	0.001	0.679	* * *	0.87	* * *	0.066	0.903	* * *	0.76	* * *	-0.084	1.153	* *	0.78	* * *
Feuilles sèches	0.026	1.439	* * *	0.94	* * *	-0.019	0.566	*	0.70	* * *	0.0382	0.899	* * *	0.83	* * *	-0.044	1.097	* * *	0.81	* * *
Racines	-0.046	1.040	* * *	0.89	* * *	0.1775	0.6515	* *	0.53	* *	-0.074	1.278	* *	0.78	* * *	-0.057	1.03	* * *	0.90	* * *
Rhizomes	-0.058	1.434	* * *	0.82	* * *	0.118	0.456	*	0.46	* *	-0.008	0.671	* * *	0.65	* * *	-0.050	1.44	* * *	0.78	* * *
Biomasse Aérienne	0.025	1.342	* * *	0.94	* * *	-0.010	0.631	* * *	0.83	* * *	0.119	0.890	* * *	0.79	* * *	-0.228	1.267	* * *	0.84	* * *
Biomasse Souterraine	-0.045	1.170	* * *	0.88	* * *	0.276	0.583	* *	0.53	* *	-0.110	1.053	* * *	0.80	* * *	-0.111	1.186	* * *	0.90	* * *
Biomasse Totale	-0.087	1.260	* * *	0.94	* * *	0.293	0.599	* * *	0.66	* *	0.099	0.0944	* *	0.76	* * *	0.065	1.002	* * *	0.88	* * *

Tableau XV - Indépendance des populations vis-à-vis de l'environnement.
Régression simple.

- Test (1) : test de Fisher (analyse de variance sur la régression).
  test de signification du coefficient de régression
  * * * < 1%, * * = 1%, * < 5%, + = 5%.
- Test (2) : test de conformité du coefficient de corrélation
  (même légende).

- Yk = pijk

et les Xj seront ainsi définis :

- $Xj = 1/20 \sum_{k=1}^{4} [\sum_{i=1}^{5} pijk]$, pour j variant de 1 à 4

On détermine les coefficients a et b de l'équation :

- pour la population k, Yk = b xi + a .

Les calculs ont été effectués pour chaque variable et chaque population. Les droites de régression correspondantes sont reportées, par variable, sur des graphes (Fig. 15).

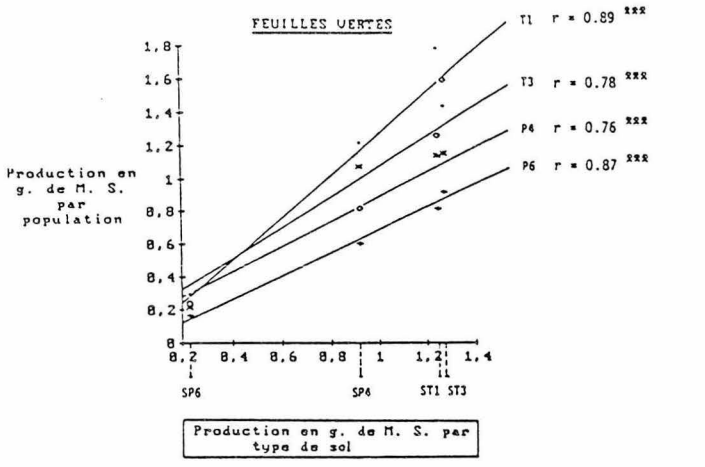
L'ensemble des résultats est présenté sur le tableau XV. Par la suite, des tests de" parallélisme" effectués par variable, sur tous les groupes de deux droites, ont permis de comparer, sans ambiguïté possible, les comportements des populations (tab. XVI).

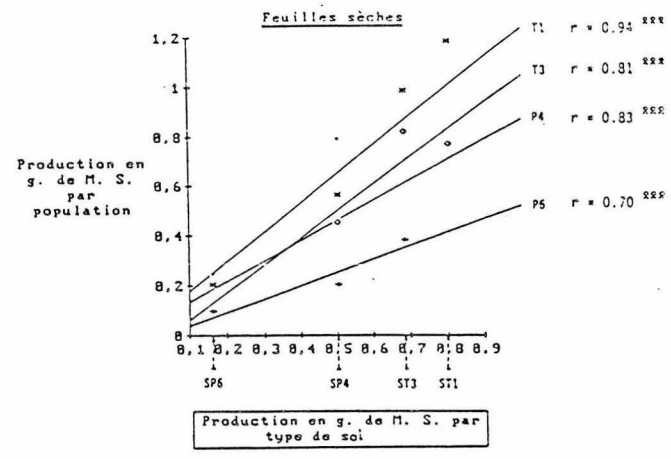
Les tests effectués (ainsi que l'analyse des résidus) font ressortir la légitimité de l'existence de ces droites. Pour déterminer un" niveau d'indépendance" par rapport aux variations du milieu, on s'intéresse à la pente de chaque droite. Afin de rendre les figures plus lisibles, seuls les points moyens par population sont représentés.

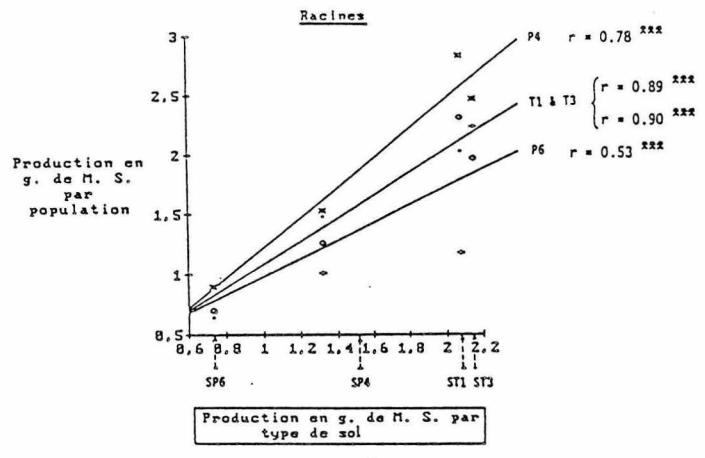
Les remarques suivantes peuvent être effectuées :

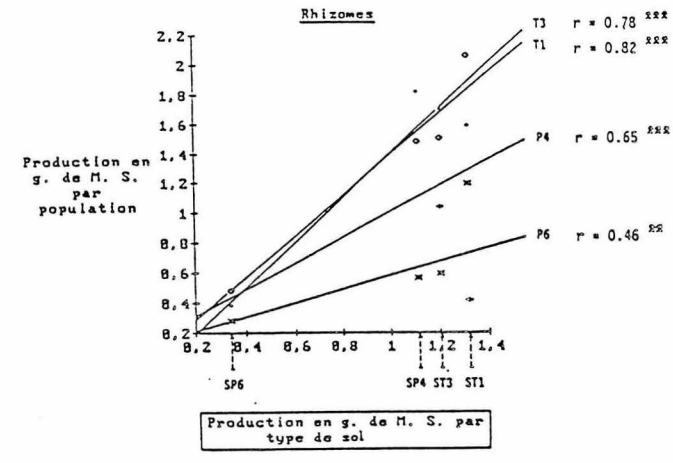
- la population T1 (le Bois de la Grille Noire à ORSAY) produit très significativement plus de "feuilles vertes" lorsqu'elle se trouve dans un sol favorable. Par contre, la population P6 (jeune friche (St Cyr)) est celle qui présente la plus faible pente, et s'avère donc, contrairement à la première citée, moins sujette aux variations environnementales tout au moins en ce qui concerne le sol. Les deux autres populations T3 et P4 ont des comportements intermédiaires (Fig. 15).

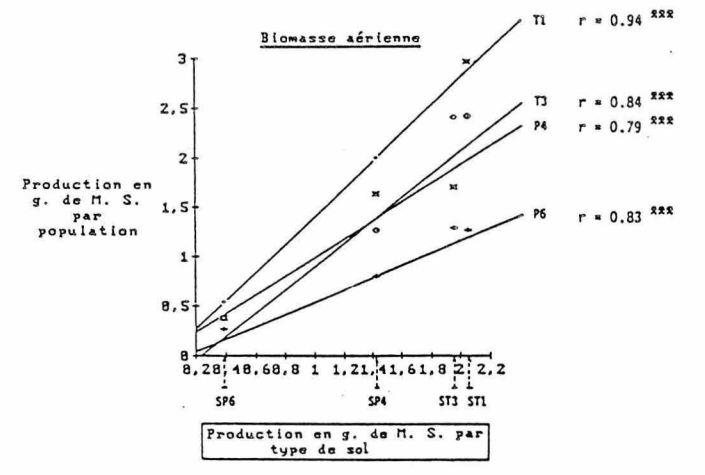
La situation est presque identique en ce qui concerne la quantité de feuilles sèches. Ce sont les populations T1 et P6 qui ont les comportements les plus contrastés.

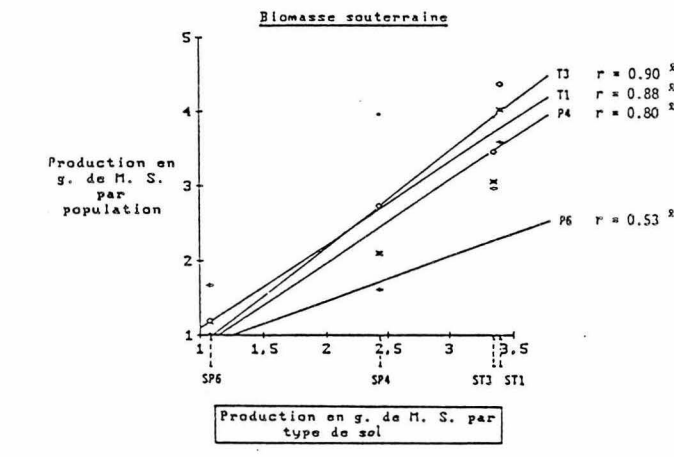


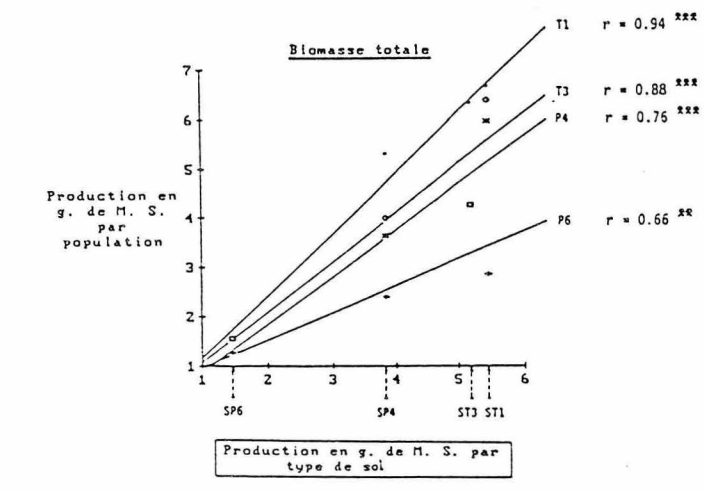












- Population T1
- Population P6
- Population P4
- Population T3

Figure 15

"Indépendance" des populations suivant l'environnement.

Tableau XVI - Test de parallélisme de toutes les populations 2 à 2 pour toutes les variables.

POPULATIONS

VARIABLES		T1	P6	P4	T3	VARIABLES	
Feuilles vertes	P6	0.679 - 1.265 * * *	1.439 - 0.566 * * *	1.439 - 0.899 * * *	1.439 - 1.097 +	T1	Feuilles sèches
	P4	0.903 - 1.265 * * *	0.903 - 0.679 N.S.	0.566 - 0.899 +	0.566 - 1.097 * * *	P6	
	T3	1.153 - 1.265 * * *	1.153 - 0.6919 * *	1.153 - 0.903 N.S.	0.899 - 1.097 N.S.	P4	
Racines	P6	0.651 - 1.04 +	0.456 - 1.434 * * *	0.671 - 1.434 * * *	1.44 - 1.434 N.S.	T1	Rhizomes
	P4	1.278 - 1.04 N.S.	1.278 - 0.651 * * *	0.671 - 0.456 N.S.	1.44 - 0.456 * * *	P6	
	T3	1.03 - 1.04 N.S.	1.03 - 0.651 +	1.03 - 1.278 N.S.	1.44 - 0.671 * *	P4	
Biomasse Aérienne	P6	0.632 - 1.342 * * *	0.583 - 1.171 *	1.053 - 1.171 N.S.	1.194 - 1.170 N.S.	T1	Biomasse Souterraine
	P4	0.891 - 1.342 * * *	0.891 - 0.632 +	1.053 - 0.583 *	1.194 - 0.583 *	P6	
	T3	1.267 - 1.342 N.S.	1.267 - 0.632 * * *	1.267 - 0.891 +	1.194 - 1.053 N.S.	P4	
Biomasse Totale	P6	0.599 - 1.260 * *					
	P4	0.094 - 1.260 * * *	0.094 - 0.599 N.S.				
	T3	1.002 - 1.260 N.S.	1.002 - 0.599 +	1.002 - 0.094 * * *			

Par contre, quelques différences sont à noter au niveau des parties souterraines : pour la production des rhizomes, apparaît une distinction entre deux groupes de droites : T1 et T3 d'une part (ce sont les deux populations tétraploïdes), P4 et P6 d'autre part (populations pentaploïdes). On note donc toujours la même tendance : les deux populations tétraploïdes ont une production en M. S. très influencée par la nature du sol et semblent tirer meilleur parti d'une ressource supplémentaire mise à leur disposition.

En ce qui concerne la production racinaire, les deux populations tétraploïdes ont leurs droites confondues. Elles ont un comportement intermédiaire entre P4 (BULLION), la plus sensible pour cette variable aux conditions du milieu, et P6 (ST CYR), toujours moins sensible aux variations environnementales que les autres populations.

L'ensemble des résultats précédents se retrouve au niveau des variables cumulées : pour la biomasse aérienne, les populations réagissent suivant leur cytotype, avec une distinction significative entre les deux formes polyploïdes. Il n'en est pas tout à fait de même avec la biomasse souterraine : les trois populations forestières se désolidarisent de façon significative de la population de la jeune friche (St Cyr) (Fig.15).

IV.1.2.6 Calculs de NICHE.

Nous avons envisagé le calcul de l'amplitude de la niche écologique "B" ("niche breadth") des populations T1, T3, P6 et P4 par l'application d'expressions ou de modèles mathématiques aux résultats de l'expérience précédente, à notre avis propice à ce genre de traitement.

L'une des formules les plus simples (HULBERT, 1978), celle de LEVINS (1968) explicitée par COLWELL et FUTUYMA (1971), a été utilisée. Elle permet d'établir une comparaison entre les différents comportements d'une population selon plusieurs états d'une même ressource :

$$B = 1 / S \times (\sum pi^2)$$

où S est le nombre d'états d'une ressource considérée et pi, la performance relative (à sa performance dans les autres états) de la population concernée dans l'état i. Ces calculs ont été envisagés pour les variables

	T1 ORSAY	P6 ST-CYR	P4 BULLION	T3 ORSAY
Rhizomes	0.85	0.79	0.79	0.85
Biomasse souterraine / Biomasse aérienne	0.97	0.79	0.92	0.94
Racines	0.87	0.87	0.86	0.86
Biomasse totale	0.84	0.85	0.86	0.85

Tableau XVII - Amplitude de la niche écologique. Formule de LEVINS (1968).

		T1	P6	P4	T3		
Rhizomes	P6	0.828	0.889	0.923	0.819	T1	Biomasse totale
	P4	0.665	0.594	0.865	0.749	P6	
	T3	0.794	0.809	0.665	0.959	P4	

Tableau XVIII - Indice de similarité (formule de SHOENER, 1970).

suivantes : RHI, RAC, BS/BA et BT. B est compris entre 0 et 1. Avec une valeur de B proche de 0, traduisant une amplitude écologique étroite, la population (ou l'espèce) a un comportement de type spécialiste (GARBUTT and BAZZAZ, 1982) par opposition au type "généraliste" (B proche de 1).

Une autre formule a été utilisée : l'indice de similarité de SHOENER (1970) :

$$PS = 1 - 1/2 \sum_{i=1}^{s} |pij - pih|$$

où pij est la performance relative de la population j dans l'état i de la ressource considérée et pih celle de la population h.

Les calculs ont été effectués pour les variables RHI et BT.

Les constations suivantes peuvent être effectuées (tab. XVIII) :

- pour la production des rhizomes, les deux populations pentaploïdes (P6 et P4) semblent avoir une niche plus étroite que les deux populations tétraploïdes (T3 et T1). Pour le "root-shoot", seule la population de friche, P6 (St Cyr) montre une différence, dans le sens d'une amplitude plus étroite.

Mais l'observation la plus intéressante concerne les résultats de l'indice de similarité : on remarque la nette différence de comportement de la population pentaploïde forestière P4 (BULLION), non seulement vis-à-vis des deux populations tétraploïdes forestières, mais également par rapport à la population P6 pentaploïde.

Ceci peut bien entendu être mis en rapport avec l'origine écologique différente des deux populations pentaploïdes (P6 : friche ; P4 : forêt).

Ce résultat semble confirmer une réalité déjà pressentie, à savoir la très grande variété génomique du groupe des populations pentaploïdes dans la zone d'étude, en relation avec les divers types d'habitats colonisés par cette forme polyploïde.

IV.2 EXPERIENCE II: Influence d'un apport en éléments nutritifs.

IV.2.1 Plan d'expérience.

Quatre individus de chaque populations (T1, T3, P4 et P6) sont repiqués par pot sous forme d'éclats de rhizome (on place par pot quatre fragments de rhizome), sans période d'accoutumance au jardin. Les pots contiennent un mélange de 25% de terre et 75% de sable de Fontainebleau. Les caractéristiques édaphiques de ce mélange figurent au tableau . Le dispositif comporte un bloc témoin de 16 pots (4 pop. x 4 ind.) et un bloc de traitement où s'effectue tous les deux jours un apport de 50 ml d'engrais Fison (dont la composition est : azote total = 15 kg/hl; phosphates = 15 kg/hl; potassium = 7 kg/hl. Ceci, compte-tenu des dilutions successives donne le total suivant : azote = 7. 10^{-3} mole / semaine; phosphates = 7. 10^{-4} mole / semaine; potassium = 10^{-3} mole / semaine).

Au bout de quatre mois de traitement (de juillet à octobre 1985), on récolte les parties aériennes et souterraines.

IV.2.2 Résultats.

IV.2.2.1 Phénomènes d'interaction.

Le premier groupe d'analyses , concernant les deux facteurs "traitements" et "populations" (Tab. XIX), révèle l'existence d'une faible interaction pour la production totale de M. S. (BT). Le deuxième groupe d'analyses, prenant en compte les deux facteurs "traitements" et "cytotypes" (Tab. XIX), laisse apparaître une faible interaction pour les variables BA et BT (<5%).

IV.2.2.2 Influence d'un engrais azoté sur la production de M. S.

Cette action est très significative dans le sens d'une augmentation de la production en M. S. (tab.XX) et ce pour toutes les variables. Cet effet est comparativement plus important pour la biomasse aérienne que pour la biomasse souterraine. Il est par ailleurs important de noter la

Variables	Analyse de l'interaction entre traitements et populations.			Analyse de l'interaction entre traitements et cytotypes.		
	Traitements	Populations	Interaction	Traitements	Cytotypes	Interaction
Feuilles vertes	* * *	N.S.	N.S.	* * *	N.S.	N.S.
Feuilles sèches	* * *	N.S.	N.S.	* * *	N.S.	N.S.
Racines	* * *	*	N.S.	* * *	+	N.S.
Rhizomes	* * *	* * *	N.S.	* * *	* *	N.S.
Biomasse Aérienne	* * *	N.S.	N.S.	* * *	N.S.	+
Biomasse Souterraine	* * *	* *	N.S.	* * *	N.S.	N.S.
B.A. / B.S.	* * *	* * *	N.S.	* *	*	N.S.
Biomasse totale	* * *	+	+	* * *	N.S.	+

Tableau XIX - Expérience 2. Effet d'un apport en éléments nutritifs. Tableau d'analyse de variance à 2 facteurs.
Niveau de signification (modèle croisé) :
* * * < 1%, * * = 1%, * < 5%, + = 5%.

proportion considérable de feuilles sèches dans la biomasse aérienne lors de l'addition d'engrais.

Beaucoup d'espèces montrent une réponse phénotypique importante, surtout pour la biomasse aérienne, à un apport d'azote (BERENDSE, 1987).

IV.2.2.3 Réponses des populations

Les comparaisons de moyennes (Tab. XX) permettent de mettre en évidence, principalement pour ce qui concerne les parties souterraines (variables RAC, RHI, BS et BS/BA), un effet du facteur population.

En tenant compte uniquement des précédentes variables, les remarques suivantes peuvent être effectuées :

- la population P4 (BULLION) produit plus de racines que les trois autres, quel que soit le traitement, mais la différence n'est significative que pour le témoin (sans engrais).

- la population T3 (ORSAY) produit plus de rhizomes que les trois autres. Les populations T1 et surtout P6 semblent peu affectées par un apport supplémentaire d'éléments nutritifs.

- la population P6 (friche, St Cyr) a significativement la plus faible biomasse souterraine. Elle produit surtout peu de rhizomes. Ceci entraîne le faible rapport BS/BA observé chez cette population.

De plus cette population, issue d'un milieu pauvre (tab. Ia, en annexe) semble avoir une faible plasticité, ceci étant tout à fait en concordance avec les résultats obtenus à la première expérience (IV.1.2.5).

En général on observe, de façon attendue, une diminution du rapport BS/BA entre le témoin et le traitement avec engrais. On peut remarquer qu'un apport en éléments nutritifs ne modifie pas le comportement relatif des populations entre elles vis-à-vis de cette variable.

Variables \ Populations	Traitement 1 : témoin				Traitement 2 : avec engrais			
	T1	P6	P4	T3	T1	P6	P4	T3
Feuilles vertes en g. de M.S.	1.822 -	2.565 -	1.687 -	1.996 -	3.996 -	3.917 -	3.131 -	3.415 -
Feuilles sèches en g. de M.S.	1.224 -	2.079 -	3.036 -	1.418 -	7.109 -	6.248 -	8.261 -	7.849 -
Racines en g. de M.S.	0.478 D	0.756 C	1.099 B	0.680 c	1.612 A	1.399 AB	2.001 A	1.574 A
Rhizomes en g. de M.S.	0.923 C	0.618 D	0.946 C	1.410 B	1.504 B	0.838 CD	1.780 B	2.839 A
Biomasse Aérienne	3.046	4.645 -	4.724 -	3.415 -	11.105 -	10.165 -	11.399 -	11.264 -
Biomasse Souterraine	1.401 D	1.374 D	2.046 CD	2.090 C	3.116 B	2.237 C	3.781 AB	4.413 A
B.S. / B.A.	0.46 B	0.30 CD	0.44 BC	0.62 A	0.30 CD	0.23 D	0.36 BCD	0.40 BCD
Biomasse Totale	4.458 D	6.018 BC	6.769 B	5.505 C	14.221 A	12.403 A	15.180 A	15.677 A

Tableau X X - Expérience 2. Tableau de comparaison des moyennes (test de Student < 10 %) pour les groupes : traitements x populations.

IV.2.2.4 Effet de la polyploïdie.

On note un effet globalement significatif (tab. XVIII, Annexe IV) pour les variables suivantes : RAC, RHI, BA/BS. Les tétraploïdes ont tendance à produire plus de rhizomes que les pentaploïdes, mais non de façon reellement significative (selon les comparaisons de moyennes) Par contre, les individus pentaploïdes produisent significativement plus de racines que les tétraploïdes, ce dernier point étant significatif lors de l'addition d'engrais (Fig. 16).

IV.3 Discussion.

Rappellons, en bref, les comportements différentiels de chaque population dans les deux expériences :

- la population P6 (friche) : dans la première expérience, elle a une faible production en MS, ceci en considérant l'ensemble des variables. Elle produit surtout peu de biomasse aérienne. Elle possède une faible amplitude écologique (B) pour la variable RHI. Dans la deuxième expérience, elle se montre pour cette même variable peu sensible à l'addition d'engrais. Cette population présente donc une faible plasticité phénotypique.

- la population P4 (forêt) : dans les deux expériences, cette population présente une importante production de racines, ainsi qu'une faible production de rhizomes. De même que pour P6, l'amplitude écologique pour cette dernière variable est faible. Cependant, sa plasticité semble plus importante que la population P6. Le faible indice de similarité entre ces deux populations traduit de grandes différences comportementales, dont il nous appartient d'interpréter l'origine.

- la population T1 (forêt): dans l'expérience 1, elle produit une biomasse totale, très importante, allouée surtout aux rhizomes. (sa production en racine étant faible). Dans les deux expériences, elle présente globalement une grande plasticité comparativement aux autres populations.

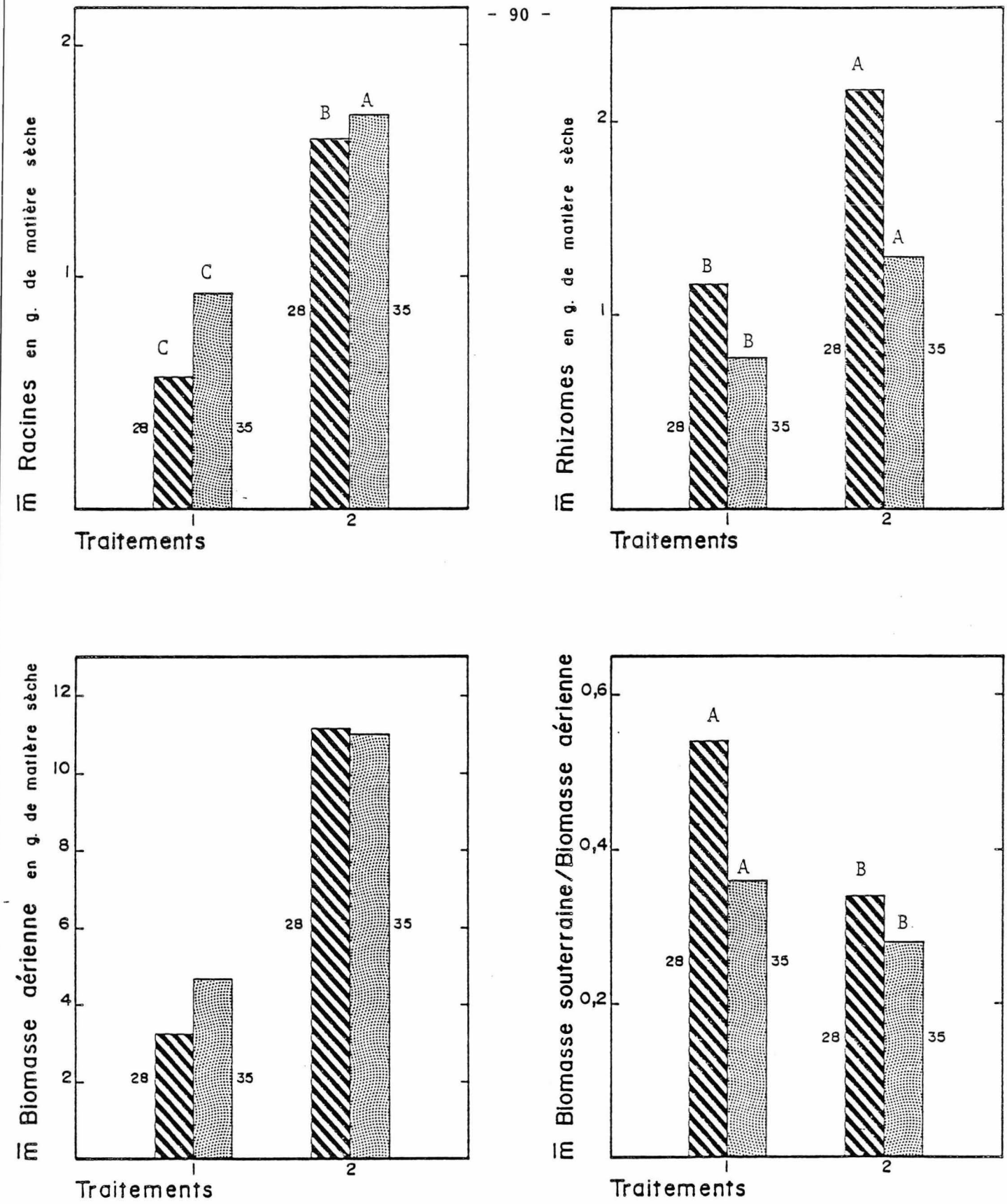


Figure 16 - Réponses des 2 cytotypes à une addition d'engrais :
1 : Témoin, 2 : Avec engrais.

- la population T3 (forêt): sa production en rhizomes est très importante dans les deux expériences. Ceci a pour conséquence un root-shoot très supérieur aux autres populations. De même que la population T1, elle montre une plus grande plasticité que les deux populations pentaploïdes.

Les traitements imposés aux quatre populations de *H. mollis* font ressortir entre elles des différences de comportement qu'il appartient d'interpréter, sans occulter la difficulté résidant dans le passage de l'analyse des données obtenues en conditions contrôlées à des profils observés sur le terrain.

Il ressort de façon très nette que ces différences entre populations sont liées, pour une grande part, à leurs origines écologiques respectives : les trois populations forestières T3 et T1 (ORSAY), P4 (BULLION) produisent globalement plus de biomasse quelles que soient les conditions environnementales (expérimentales). D'autre part, elles tirent mieux parti d'une ressource supplémentaire mise à disposition que la population provenant d'une jeune friche (ST CYR, P6).

Visiblement, ces populations forestières semblent douées d'une plus grande plasticité (on entend par plasticité l'étendue ou l'amplitude des réponses d'une population par rapport à des variations environnementales expérimentales) que la population provenant de friche.

Mais il nous semble que c'est essentiellement la prise en compte de la teneur respective en éléments nutritifs des stations concernées plutôt que la distinction au niveau de la formation (friche ou forêt) qui permet d'émettre quelques hypothèses explicatives des comportements observés.

En effet, la population P6 provient d'une friche dont l'analyse de sol révèle une faible teneur en éléments nutritifs, plus spécialement l'azote (0,06 %) et la matière organique (1,2%). Ceci l'oppose aux deux stations forestières "T3" et "T1", qui, elles présentent des teneurs respectives dans ces mêmes éléments de 0,2% (azote) et 6,9% (MO) pour la première population et de 0,1% (azote) et 3,4% pour la deuxième. Ce point permet d'expliquer la faible plasticité de la population P6 par rapport aux autres. Ce comportement "économe", souvent caractéristique des populations issues de milieu pauvre en éléments nutritifs a déjà été observé dans l'ensemble de la bibliographie et plus récement par BERENDSE and AERTS (1984) sur des populations de *Erica tetralix*.

Par ailleurs, deux variables , RHI et RAC, semblent jouer un rôle très discriminatoire entre les populations tétraploïdes et pentaploïdes.

En effet, les populations tétraploïdes produisent plus de rhizomes que les pentaploïdes. Par contre, la population pentaploïde forestière produit plus de racines.

Ces trois populations (T1, T3 et P4) étant forestières, il est très probable que l'origine de cette importante distinction, dans l'allocation aux parties souterraines est vraisemblablement d'ordre génétique.

Les individus pentaploïdes possèdent dans leur génome sept chromosomes provenant d'un set haploïde complet de *H. lanatus*, espèce cespiteuse. Ceci peut expliquer la faible allocation aux rhizomes de ce cytotype.

Par ailleurs, ce stock chromosomique supplémentaire chez les pentaploïdes peut également expliquer l'existence de potentialités morphogénétiques supplémentaires responsables de différenciations racinaires plus importantes chez cette forme polyploïde.

Un dernier point peut être également souligné : si les tétraploïdes possèdent une plus faible amplitude écologique que les pentaploïdes, par contre ils présentent par rapport à ces derniers une plus grande plasticité phénotypique. Un tel comportement a déjà été observé chez d'autres espèces, comme *Anthoxanthum odoratum* et *Arrhenatherum elatius* (MORAND, 1987).

CHAPITRE V

REPONSE DE POPULATIONS DE *H. mollis* A DES VARIATIONS EXPERIMENTALES DES FACTEURS EAU ET LUMIERE.

Compte-tenu de la large amplitude écologique manifestée par les populations de *H. mollis* en région parisienne, celles-ci pouvant s'observer dans des biotopes aussi différents que les jeunes friches et dans certaines communautés forestières, il s'avère nécessaire d'analyser le rôle de facteurs en principe discriminants, tels que l'EAU et la LUMIERE, dans les répartitions respectives de ces populations.

Il convient toutefois de remarquer que l'influence du facteur LUMIERE sur la répartition différentielle des tétraploïdes et des pentaploïdes paraît d'ores et déjà difficile à interpréter dans la mesure où les deux cytotypes se succèdent parfois le long d'un transect, au long duquel l'intensité lumineuse ne semble pas varier de manière significative (III.5).

Ce chapitre concerne les résultats de quatre expériences (tab. XXI).

Dans les deux premières (expériences 3 et 4), le gradient hydrique est simple et porte, pour l'une, sur des populations appartenant aux deux formes polyploïdes, ceci dans le but d'observer des différences comportementales liées à l'influence du niveau de ploïdie (avec le souci de dégager préalablement les caractéristiques propres à chaque population), pour la deuxième, uniquement sur des populations pentaploïdes de différents stades d'une succession secondaire, en vue de comparer l'importance de leurs pressions sélectives.

Les deux dernières (expériences 5 et 6) ont pour but d'examiner les différentes réponses des populations suivant deux gradients simultanés : un gradient hydrique, avec deux niveaux d'alimentation, et un gradient lumineux avec trois niveaux d'éclairement.

	ANALYSE DE VARIANCE A 2 FACTEURS DE TYPE (A)			ANALYSE DE VARIANCE A 2 FACTEURS DE TYPE (B)		
	Traitements	Populations	Interaction	Traitements	Cytotypes	Interaction
Feuilles vertes	* * *	* * *	+	* * *	+	N.S.
Feuilles sèches	* * *	* * *	N.S.	* * *	* * *	N.S.
Racines	* * *	* * *	* * *	* * *	* * *	* * *
Rhizomes	* * *	* * *	* * *	* * *	+	N.S.
Biomasse aérienne	* * *	* * *	+	* * *	* * *	N.S.
Biomasse souterraine	* * *	* * *	* * *	* * *	* * *	* * *
Biomasse totale	* * *	* * *	* * *	* * *	* * *	* * *
Biomasse souterraine / Biomasse aérienne	* * *	N.S.	* * *	* * *	N.S.	* * *

Tableau XXII - Analyses (A) et (B) de variance à 2 facteurs.
(A) concerne les groupes "traitements x populations"
(B) concerne les groupes "traitements x cytotypes"
niveau de signification * * * < 1%, * * = 1%
* < 5%, + = 5 %, N.S. non significatif.

Dans l'expérience 5, les populations pentaploïdes et tétraploïdes sont toutes forestières, dans la sixième, il s'agit uniquement de populations pentaploïdes appartenant à différents stades de successions secondaires.

V.1 Effets d'un gradient hydrique sur plusieurs populations de *H. mollis*.

V.1.1. Expérience 3. Comportements différentiels des formes tétraploïdes et pentaploïdes vis-à-vis de l'eau.

V.1.1.1 Plan d'expérience.

Il concerne six populations, dont trois populations pentaploïdes de BULLION, P2 (friche âgée de 6 mois), P3 (friche de 2 ans), P4 (jeune bois) et trois tétraploïdes forestières, T1 (ORSAY), T4 et T5 (AUFFARGIS). Huit individus par population sont retenus.

Le gradient hydrique est appliqué à un total de 192 pots placés en serre en conditions contrôlées (sans drainage). Chaque pot est rempli , de façon homogène, de 1 kg du mélange suivant : 3/4 de terre de jardin et 1/4 de sable de Fontainebleau. Ce mélange est caractérisé par une humidité pondérale de 14,5 % pour la capacité au champ et de 4,4 % pour le PFP.

Dans chaque pot, on place un éclat de rhizome (après repiquage au jardin). Au bout de 50 jours, on récupère la biomasse aérienne et souterraine.

Les différents traitements hydriques sont ainsi caractérisés :

* TRAITEMENT I : 30 ml d'H2O par pot tous les deux jours, ce qui correspond environ au PFP.
* TRAITEMENT II : 60 ml d'H2O par pot tous les deux jours.
* TRAITEMENT III : 80 ml d'H2O par pot tous les deux jours.
* TRAITEMENT IV : 145 ml d'H2O par pot tous les 2 jours, ce qui correspond à la capacité au champ.

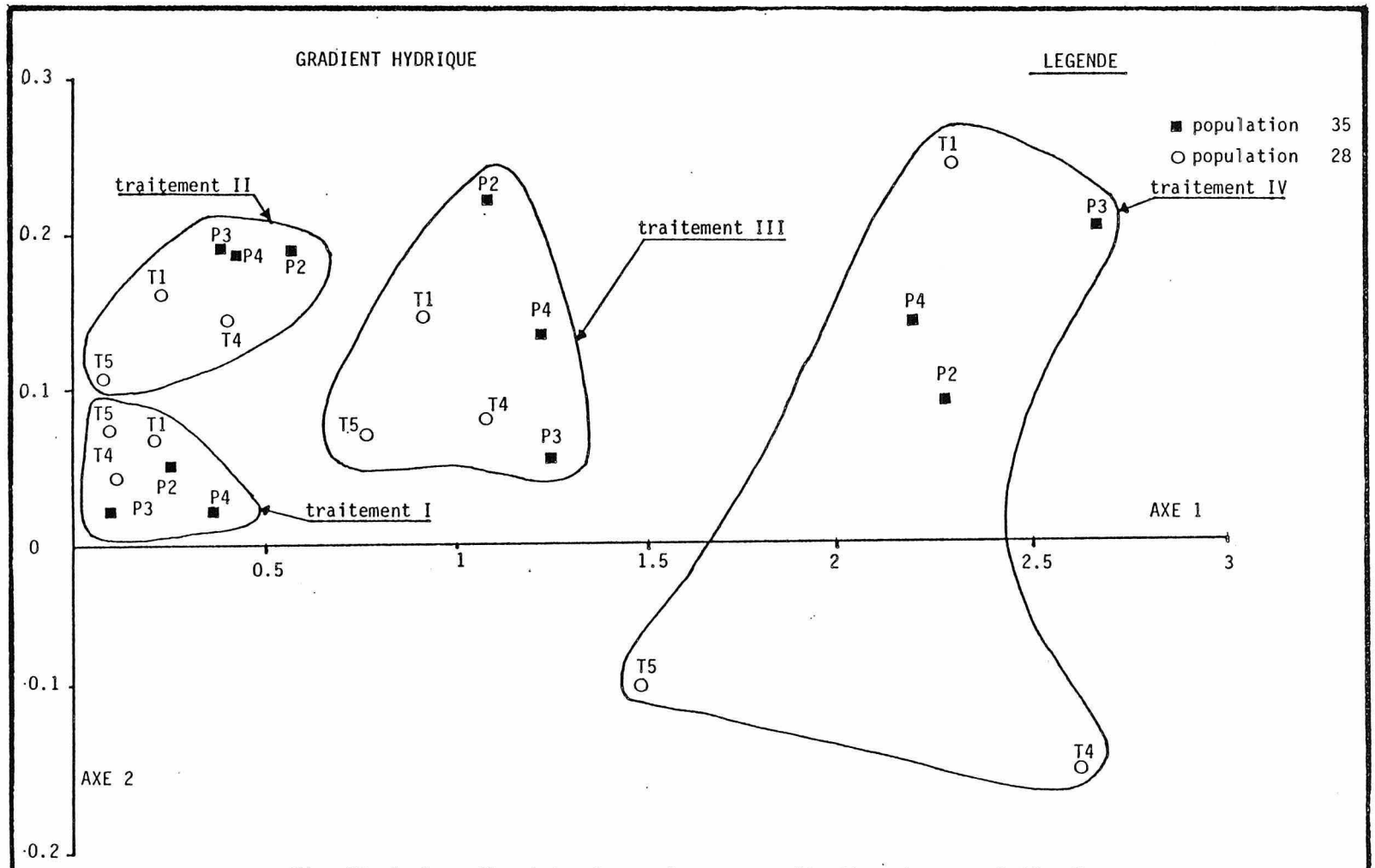


Fig. 17- Analyse discriminante sur les groupes "traitements x populations". Projection Axe 1- Axe 2.

V.1.1.2 Résultats.

V.1.1.2.1 Phénomènes d'interaction.

On remarque, pour l'analyse (A) (tab. XXII) , concernant les groupes "traitements x populations", un effet hautement significatif du facteur traitement (< 1%) pour l'ensemble des variables, sauf pour la variable cumulée BS/BA. Il en est de même pour le facteur population. On note une forte interaction seulement pour les variables souterraines : RAC, RHI et par voie de conséquence BS et BT. Ce dernier point indique de façon évidente et attendue la corrélation existant entre la quantité de M. S. souterraine produite et l'alimentation en eau.

On retrouve pour l'analyse (B), concernant les groupes "traitements x cytotypes", les mêmes remarques que précédemment, à ceci près que les phénomènes d'interaction existent uniquement pour RAC et donc également pour la variable BS.

V.1.1.2.2 Réponses des populations suivant les traitements.

Dans le but de visualiser l'effet du facteur traitement dans l'expression des potentialités phénotypiques des populations, une analyse discriminante a été effectuée sur les groupes "traitements x populations", soit 24 groupes au total.

L'examen des projections sur les axes (1) et (2) suggère les remarques suivantes (Fig.17) : la distance (statistique) entre les populations, c'est-à-dire la variabilité interpopulation, augmente avec les traitements favorables (III et IV), et diminue progressivement pour les traitements à contrainte hydrique sévère (I et II).

On note dans le traitement le plus favorable (IV), pour les populations tétraploïdes (T1, T4 et T5), une dispersion révélatrice d'une grande variablité "intracytotype". Si l'on tente d'interpréter les axes 1 et 2, le premier (dans le sens positif) semble représentatif d'un gradient croissant de production en M. S., des traitements contraignants aux traitements favorables. Le second, plus difficile d'interprétation, pourrait se rapporter à la variation de production de rhizomes (opposition

Variables \ Populations	TRAITEMENT HYDRIQUE I						TRAITEMENT HYDRIQUE II						TRAITEMENT HYDRIQUE III						TRAITEMENT HYDRIQUE IV					
	P 2	P 3	P 4	T 1	T 4	T 5	P 2	P 3	P 4	T 1	T 4	T 5	P 2	P 3	P 4	T 1	T 4	T 5	P 2	P 3	P 4	T 1	T 4	T 5
Feuilles vertes - $\bar{m}$ (en g. de M.S.)	0.180 H	0.439 GH	0.235 H	0.202 H	0.221 H	0.187 H	0.910 EFGH	0.692 FGH	0.691 FGH	0.474 GH	0.545 GH	0.352 H	1.537 CDE	1.545 CDE	1.778 CD	1.362 DEFG	1.622 CDE	1.159 DEFG	2.753 B	3.282 AB	2.845 AB	3.068 AB	3.485 A	2.133 C
Feuilles sèches - $\bar{m}$ (en g. de M.S.)	0.081 -	0.054 -	0.116 -	0.090 -	0.060 -	0.046 -	0.191 -	0.159 -	0.182 -	0.146 -	0.218 -	0.037 -	0.181 -	0.118 -	0.184 -	0.134 -	0.131 -	0.028 -	0.215 -	0.156 -	0.151 -	0.189 -	0.095 -	0.041 -
Racines - $\bar{m}$ (en g. de M.S.)	0.070 E	0.130 E	0.118 E	0.078 E	0.079 E	0.062 E	0.414 DE	0.298 E	0.257 E	0.167 E	0.162 E	0.087 E	0.679 CDE	1.007 C	0.949 CD	0.567 CDE	0.651 CDE	0.383 DE	1.871 AB	2.305 A	2.107 AB	1.639 B	1.896 AB	0.691 CDE
Rhizomes - $\bar{m}$. (en g. de M.S.)	0.089 E	0.130 E	0.156 E	0.166 E	0.132 E	0.192 E	0.380 DE	0.341 DE	0.306 DE	0.205 E	0.156 E	0.216 E	0.733 BCD	0.471 CDE	0.511 CDE	0.551 CDE	0.485 CDE	0.465 CDE	0.841 BC	1.388 A	0.952 B	1.313 A	0.698 BCD	0.461 CDE
Biomasse aérienne - $\bar{m}$ (en g. de M.S.)	0.261 G	0.493 EFG	0.351 FG	0.292 G	0.281 G	0.233 G	1.101 CDEF	0.851 DEFG	0.873 DEFG	0.620 EFG	0.763 DEFG	0.388 FG	1.718 BC	1.663 BC	1.962 B	1.496 BCD	1.753 BC	1.187 CDE	2.968 A	3.438 A	2.996 A	3.257 A	3.580 A	2.174 B
Biomasse souterraine - $\bar{m}$ (en g. de M.S.)	0.159 F	0.260 F	0.274 F	0.244 F	0.211 F	0.254 F	0.794 DEF	0.639 EF	0.563 EF	0.372 F	0.318 F	0.303 F	1.412 CD	1.478 C	1.450 C	1.118 CDE	1.136 CDE	0.848 CDEF	2.712 B	3.693 A	3.059 B	2.952 B	2.594 B	1.152 CDE
Biomasse totale - $\bar{m}$ (en g. de M.S.)	0.420 F	0.753 F	0.625 F	0.536 F	0.492 F	0.487 F	1.895 DEF	1.490 EF	1.436 EF	0.992 F	1.082 F	0.692 F	3.130 CD	3.141 CD	3.422 C	2.614 CDE	2.889 CD	2.035 CDEF	5.680 B	7.131 A	6.055 AB	6.209 AB	6.174 AB	3.326 CD
$\frac{\text{Biomasse souterraine}}{\text{Biomasse aérienne}}$ - $\bar{m}$	0.61 -	0.53 -	0.78 -	0.83 -	0.75 -	1.09 -	0.72 -	0.75 -	0.64 -	0.60 -	0.42 -	0.78 -	0.82 -	0.89 -	0.74 -	0.75 -	0.65 -	0.71 -	0.91 -	1.07 -	1.02 -	0.91 -	0.72 -	0.53 -

Tableau XXIII - Comparaison de moyennes pour l'expérience 4. Test de Newman-Keuls (< 5%) sur les groupes "traitement x population". Les moyennes indicées par les mêmes lettres ne sont pas différentes à 5%.

entre T1 et P3 d'une part et T5 et T4 d'autre part).

Par la suite, des comparaisons de moyennes (test de NEWMANN KEULS avec un seuil de signification inférieur à 5 %) ont été effectuées deux à deux pour les six populations sur l'ensemble des variables (Tab. XXIII).

Elles confirment l'existence de différences significatives entre les populations uniquement pour les traitements III et IV.

La population tétraploïde T5 (futaie d'AUFFARGIS) se distingue nettement des autres dans l'ensemble de ses réponses : elle produit significativement moins de biomasse totale, qu'il s'agisse de FV, FS, RAC et RHI, dans tous les traitements. Il va sans dire que les caractéristiques propres de cette population induisent fortement, dans cette expérience, les conclusions tirées par l'ensemble des tétraploïdes.

La population T4 (bois d'AUFFARGIS) produit, lors du traitement IV, le plus de "feuilles vertes" .

Mais on peut remarquer, comme dans le chapitre précédent, que la production de biomasse aérienne n'apparaît pas comme un critère discriminant dans le comportement différentiel des populations.

La variable "feuille sèche" est difficilement interprétable (représentant une quantité de biomasse perdue pour la plante, elle peut être le signe d'une plus ou moins grande économie et peut donner une indication du turn-over), néanmoins il semblerait que les populations forestières T4 et T5 en produisent moins lorque les conditions hydriques deviennent favorables. Cette même population T5 a d'ailleurs un comportement identique par rapport à cette variable quel que soit le traitement.

La population P3 (friche de BULLION) a significativement la plus forte production de biomasse souterraine pour les racines et les rhizomes, lors des traitements les plus favorables (III et IV).

Concernant l'évolution de la variable BS/BA (Fig. 18), certains commentaires peuvent être effectués :

- pour les deux populations de friches P2 et P3, ce rapport augmente suivant un gradient croissant d'humidité, c'est-à-dire que ces populations investissent plus dans les parties souterraines quand les conditions

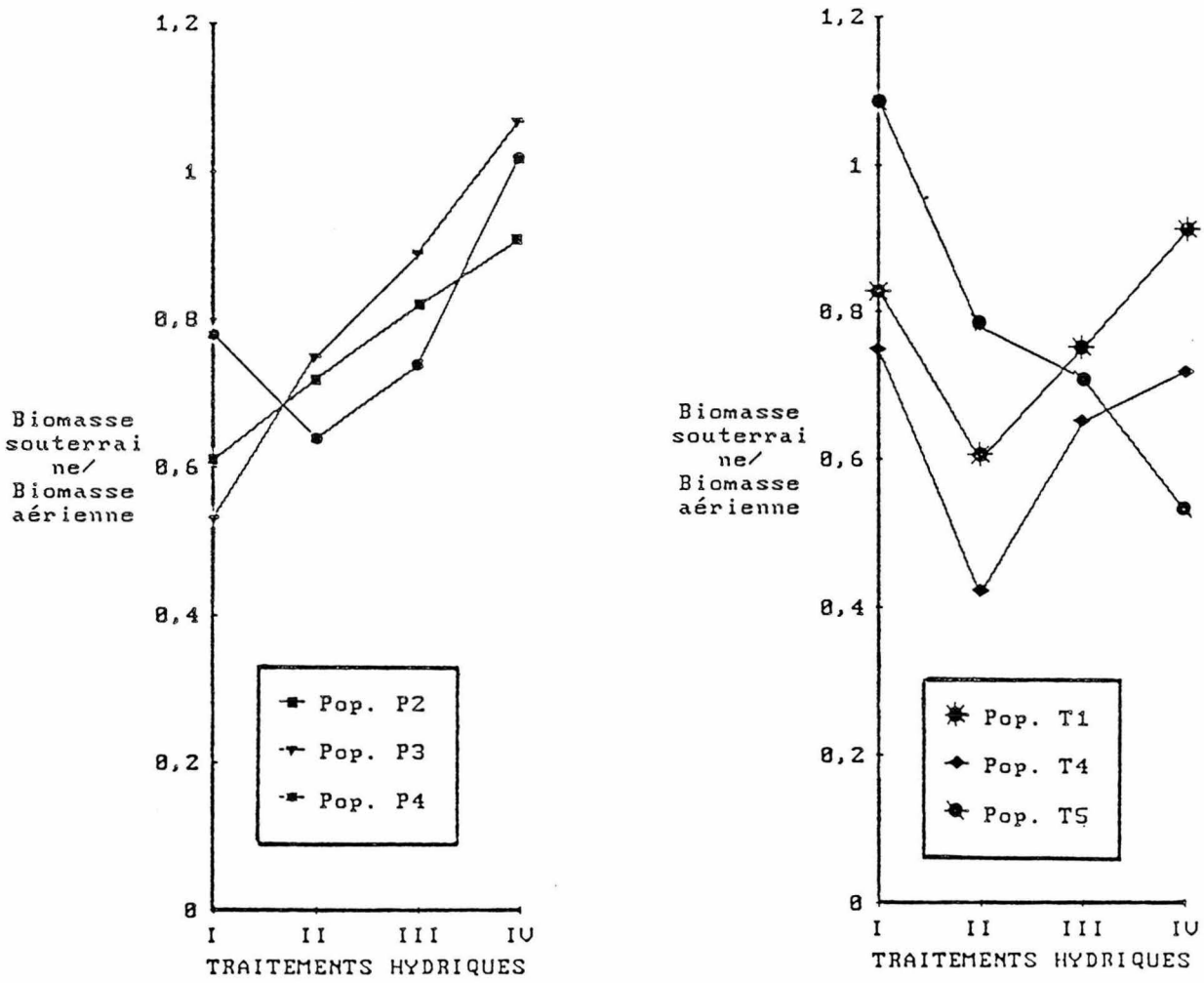
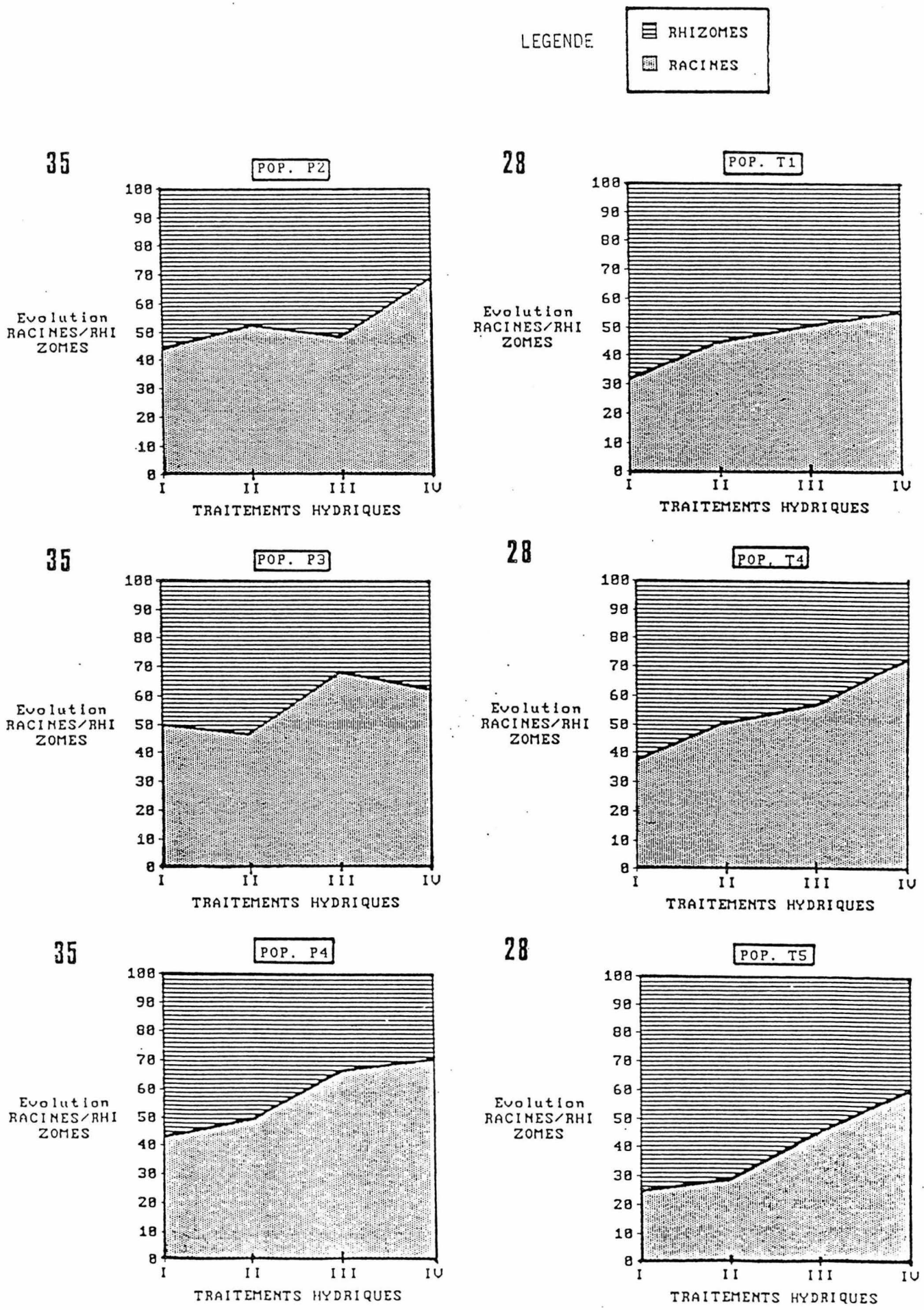


Figure 18 - Evolution du rapport BS/BÂ suivant un gradient hydrique.

Figure 19 - Evolution des proportions respectives des RACINES et des RHIZOMES dans la Biomasse Souterraine suivant un gradient hydrique.



d'alimentation hydrique sont les plus favorables (stratégie opportuniste de prospection du milieu souterrain).

- par contre, on observe une baisse significative de ce rapport pour la population T5 vers les traitements hydriques favorables. Dans ce cas, une priorité semble, au contraire, donnée à l'élaboration de biomasse aérienne (stratégie de prospection aérienne).

On peut également observer que les quatre populations forestières (P4, T1, T4 et T5) voient leur rapport fortement chuter du traitement I (très contraignant) au traitement II (moins contraignant). Une allocation de biomasse importante aux parties aériennes est alors fournie lors de ce traitement.

Enfin, en ce qui concerne l'évolution du rapport RAC/RHI, deux remarques peuvent être effectuées (Fig. 19) :

- la première est d'ordre général : lorsque l'éclairement est suffisant, on observe une augmentation de la biomasse racinaire au détriment des rhizomes en corrélation positive avec le gradient hydrique expérimental, indiquant donc un changement dans l'allocation de biomasse aux parties souterraines.

- la deuxième concerne les populations T4 et T5: la pente de cette augmentation est très importante pour ces deux populations qui produisent relativement plus de rhizomes sous contraintes hydriques sévères .

V.1.1.2.3 <u>Effet de la polyploïdie</u>

Les comparaisons de moyennes réalisées (tab. XXIV, Annexe V) révèlent une influence hautement significative du niveau de ploïdie sur la production racinaire.

Quand le traitement est trop contraignant (traitement I), il n'y a pas de différences entre les deux cytotypes. Par contre, lors des trois autres traitements, les populations pentaploïdes produisent plus de biomasse racinaire (Fig. 20). Ceci peut indiquer une meilleure stratégie de prospection du sol, vis-à-vis de l'eau et des éléments nutritifs.

De même qu'au paragraphe précédent, l'évolution du rapport BS/BA au cours des traitements est différente pour les deux formes polyploïdes. Ce rapport augmente pour les populations pentaploïdes lorsque l'alimentation

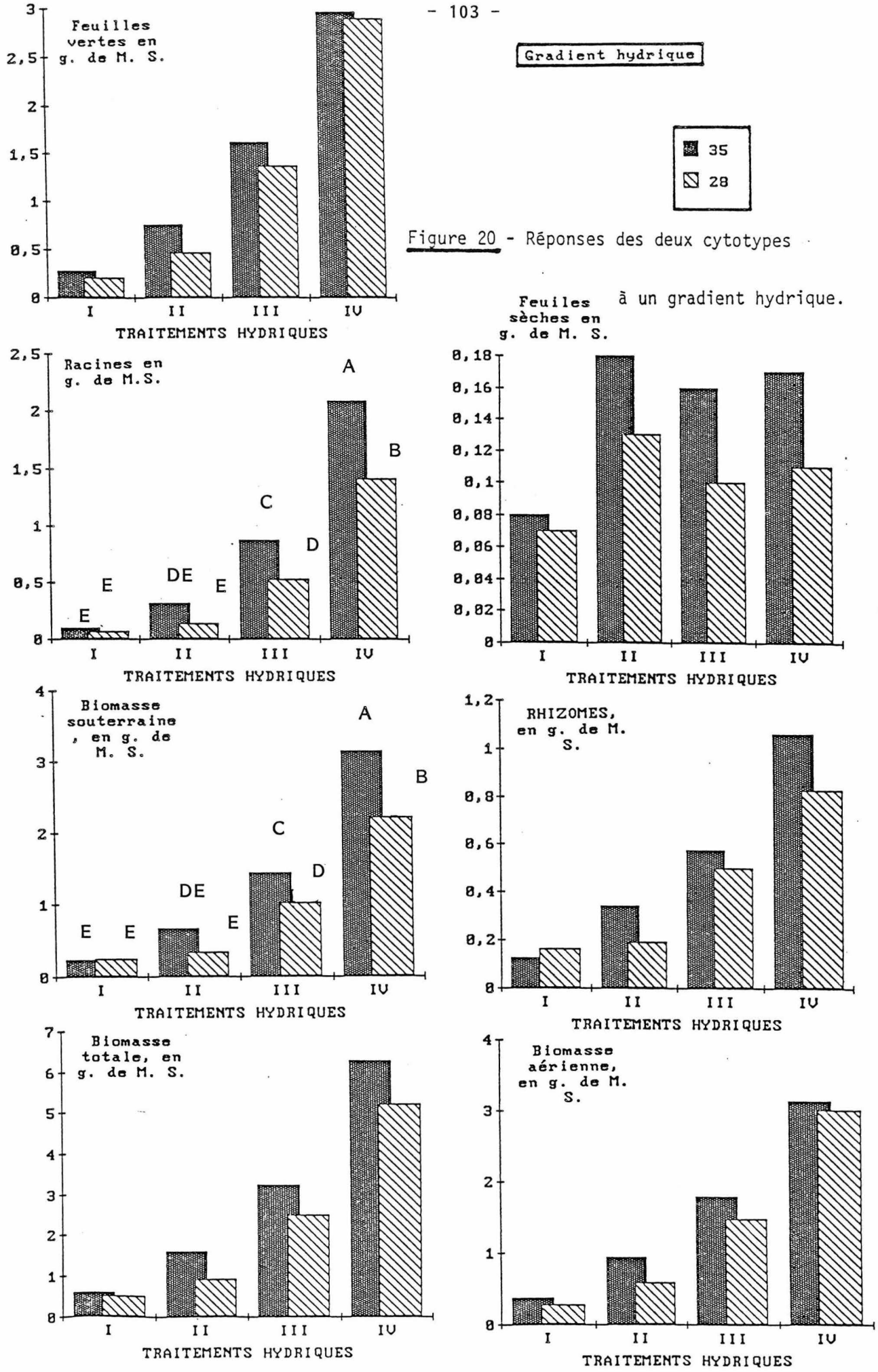


Figure 20 - Réponses des deux cytotypes à un gradient hydrique.

en eau est croissante (Fig.21) alors qu'il décroît très rapidement, dans les mêmes circonstances, pour les populations tétraploïdes. Il existe donc une différence de stratégie d'allocation de biomasse des deux cytotypes quand l'environnement devient favorable et que l'état d'une ressource est à son optimum.

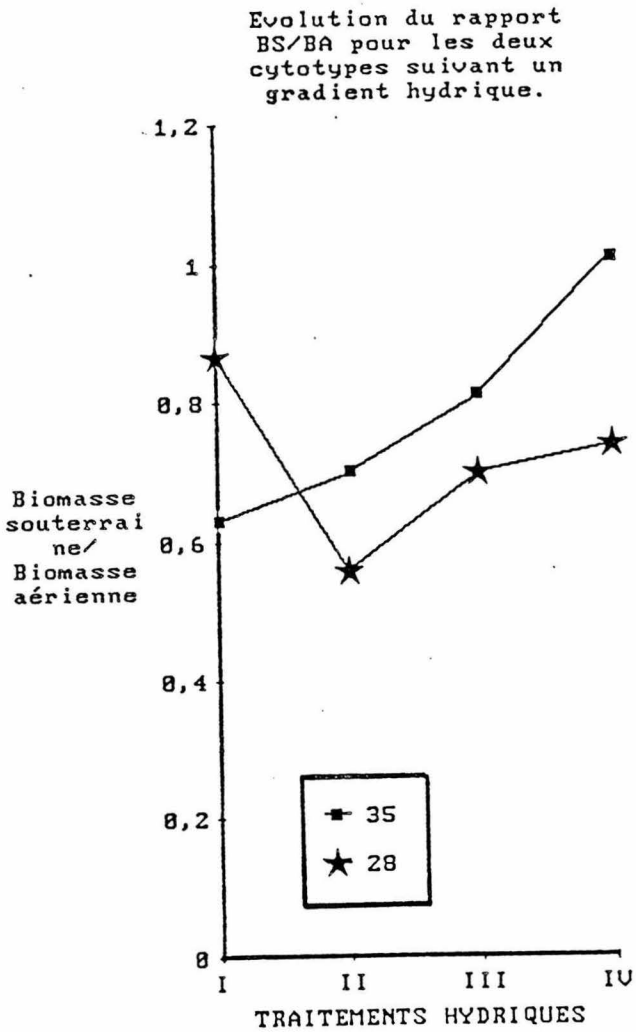


Figure 21 - Réponses des deux cytotypes à un gradient hydrique. Evolution du rapport BS/BA pour les deux cytotypes suivant un gradient hydrique.

Pour les populations tétraploïdes, ce résultat est à mettre en relation avec ceux du chapitre précédent. En effet, lorsque les conditions environnementales sont favorables, il semble y avoir une nouvelle répartition de biomasse entre parties souterraine et aérienne à l'avantage de cette dernière.

En d'autres termes, les tétraploïdes semblent "s'économiser" en conditions difficiles et ne développent un important appareil aérien que lorsque l'environnement devient favorable.

V.1.1.2.4 Calculs de niche.

Utilisant les mêmes formules que précédemment (chap. III), l'amplitude de la niche écologique et l'indice de similarité ont été calculés pour chaque population étudiée (tab. XXIV et XXV), chaque régime hydrique (quatre traitements) étant considéré comme un état i d'une même ressource (EAU).

La population P3 (friche âgée de deux ans) possède l'amplitude la plus importante, comparativement aux cinq autres, avec B = 0,81, lorsqu'on considère la production de feuilles vertes. En d'autres termes, cette même population a une production de feuilles assez régulière quel que soit le régime hydrique considéré.

La population T5 (futaie, AUFFARGIS) présente une amplitude supérieure aux autres pour la variable "rhizome". Confortant ce qui avait déjà été observé précédemment, on note une grande disparité dans le comportement des populations tétraploïdes par rapport à cette variable.

On remarque pour les pentaploïdes, au niveau de la biomasse aérienne, une légère baisse de l'amplitude suivant l'ordre successionnel "FRICHE-FORET" (B passe de 0,7 à 0,6).

Enfin on observe également, pour la production des rhizomes, des indices de similarité contrastés, c'est le cas de ceux de la population T1 vis-à-vis des autres populations. Ceci peut être mis en relation avec la position de T1 dans la projection des graphes de l'analyse discriminante. En effet, cette population est placée la dernière sur l'axe 2 (sens positif), pour le traitement le plus favorable.

Variables \ Populations	P 2	P 3	P 4	T 1	T 4	T 5
Feuilles vertes	0.668	0.812	0.651	0.564	0.571	0.607
Feuilles sèches	0.914	0.890	0.969	0.947	0.825	0.973
Racines	0.556	0.545	0.543	0.493	0.481	0.588
Rhizomes	0.748	0.595	0.725	0.597	0.708	0.871
Biomasse aérienne	0.700	0.670	0.602	0.601	0.704	0.627
Biomasse souterraine	0.646	0.566	0.599	0.540	0.554	0.742
Biomasse totale	0.674	0.617	0.631	0.573	0.591	0.674
Biomasse souterraine / Biomasse aérienne	0.988	0.950	0.969	0.965	0.954	0.916

Tableau XXIV - Amplitude de la niche écologique, B (d'aprés la formule de LEVINS, 1958)

		P2	P3	P4	T1	T4	T5		
Feuilles vertes	P3	0.833	0.960	0.917	0.944	0.852	0.698	P2	Feuilles sèches
	P4	0.800	0.950	0.879	0.931	0.867	0.807	P3	
	T1	0.852	0.942	0.908	0.900	0.854	0.848	P4	
	T4	0.843	0.941	0.917	0.991	0.807	0.859	T1	
	T5	0.815	0.949	0.952	0.950	0.959	0.734	T4	
Racines	P3	0.902	0.804	0.878	0.640	0.892	0.900	P2	Rhizomes
	P4	0.859	0.876	0.897	0.670	0.838	0.748	P3	
	T1	0.919	0.977	0.855	0.654	0.928	0.851	P4	
	T4	0.934	0.855	0.882	0.834	0.705	0.589	T1	
	T5	0.895	0.740	0.807	0.927	0.907	0.870	T4	

Tableau XXV - Indice de similitude (d'aprés la formule de SHOENER, 1970).

V.1.2 Expérience 4 . Populations pentaploïdes le long d'une succession secondaire.

Cette expérience, bien que relativement rudimentaire dans sa méthodologie, s'avère néanmoins suffisamment intéressante dans ses résultats pour en rendre compte.

V.1.2.1 Schéma expérimental.

Il concerne quatre populations pentaploïdes : P2, P3, P4 déjà étudiées lors de l'expérience (3) et P19 (friche âgée de 10-15 ans, BULLION). Ces populations s'inscrivent dans un gradient de dynamique successionnelle "friche-forêt".

Celles-ci sont soumises à trois régimes hydriques différents : un régime contraignant (1) (pots placés en serre, en conditions contrôlées, avec un arrosage par semaine), un intermédiaire (2) (pots placés à l'extérieur recevant uniquement l'eau de pluie) et le troisième où l'arrosage des pots est intensif (pots placés à l'extérieur, au jardin expérimental, et recevant, en plus de l'eau de pluie, un arrosage par semaine). On place quatre individus par pot. L'expérience se déroule de mai à juillet.

On récolte uniquement les parties aériennes en faisant ici la distinction entre les variables: BA, FV, FS et les tiges.

V.1.2.2 Résultats

Les traitements statistiques sont les mêmes que précédemment : analyse de variance à deux facteurs (Tableau XXVI) et comparaisons de moyennes (Tableau XXVII).

On note un effet "traitement" pour l'ensemble des variables; par contre, il est surprenant de constater un effet "population" uniquement dans la production des tiges. Les populations du début de la succession (P2 et P3) produisent plus de M. S. sous un régime hydrique favorable. Ce résultat est en accord avec l'expérience (3). Il semblerait que la population forestière P4 ait besoin de plus d'eau pour fleurir.

	Effet facteur traitement	Effet facteur population	Interaction
Feuilles vertes	* * *	N.S.	+
Feuilles sèches	* * *	5 %	+
Tiges	* * *	+	N.S.
Biomasse aérienne	* * *	7 %	N.S.

Tableau XXVI - Expérience 2. Effet d'un apport en éléments nutritifs. Tableau d'analyse de variance à 2 facteurs. Niveau de signification (modèle croisé) : * * * < 1%, * * = 1%, * < 5%, + = 5%, N. S. non significatif.

	REGIME HYDRIQUE 1				REGIME HYDRIQUE 2				REGIME HYDRIQUE 3			
	P2	P3	P19	P4	P2	P3	P19	P4	P2	P3	P19	P4
Feuilles vertes - $\bar{m}$	0.436	0.272	0.348	0.100	1.098	1.239	0.886	0.773	0.991	0.739	0.858	1.341
Feuilles sèches - $\bar{m}$	2.099 A	1.594 B	1.483 B	1.781 AB	0.988 C	0.855 C	0.898 C	0.610 C	0.735 C	0.834 C	0.870 C	0.617 C
Tiges - $\bar{m}$	0.742 -	0.587 -	1.038 -	0.142 -	2.695 -	3.541 -	2.734 -	1.892 -	3.602 -	3.270 -	2.797 -	2.635 -
Biomasse aérienne* - $\bar{m}$	3.987 -	3.186 -	3.377 -	3.167 -	4.887 -	5.992 -	4.636 -	3.400 -	5.462 -	5.186 -	4.654 -	4.725 -

*Cette variable comprend non seulement FV, FS et les tiges , mais également les panicules qui ne sont pas mentionnées dans ce tableau.

Tableau XXVII - Comparaisons de moyennes - Test de Newman-Keuls (niveau de signification 5%)

Une remarque concerne l'amplitude de la niche écologique respective des populations pentaploïdes pour la variable tige. La population forestière P4 a une amplitude écologique inférieure (0,69) aux trois autres provenant de friche (tab.XXVIII). Parmi ces dernières, P19 a la plus grande amplitude, compte-tenu d'une importante production de tiges (mise à fleur) lorsque le traitement est très contraignant.

	P2	P3	P19	P4
Tiges	0.80	0.78	0.88	0.69

Tableau XXVIII - Calcul de niche - Formule de Levins, 1958.

V.2 Effet d'un double gradient -hydrique et lumineux- sur plusieurs populations de *H. mollis*.

V.2.1 Expérience 5. Réponses différentielles des populations tétraploïdes et pentaploïdes.

Cette expérience est effectuée uniquement sur des populations forestières (ou assimilées , par exemple P1, bordure de chemin forestier), appartenant aux deux formes polyploïdes étudiées, afin de s'abstraire le plus possible de l'influence du milieu d'origine et révéler des différences uniquement liées au niveau de ploïdie.

V.2.1.1 Protocole expérimental

L'expérience concerne trois populations pentaploïdes (P1, P4 et P8) et quatre populations tétraploïdes (T1,T3,T5 et T7), comprenant chacune cinq individus.

On place un éclat de rhizome par pot (sans drainage) après une période d'adaptation au jardin. Chaque pot est rempli avec 1 KG de sable de

Fontainebleau, dont les caractéristiques hydriques (expérimentales) sont les suivantes : l'humidité pondérale à la capacité au champ est de 4,7 % et de 0,1% au point de flétrissement.

L'ensemble des pots (au total 210) est placé dans un bâti de culture à trois compartiments (cf. chapitre II), d'intensité lumineuse différente.

* Traitement lumineux I : 50 $\mu E/m^2.s$
* Traitement lumineux II : intensité lumineuse comprise entre 130 et 260 $\mu E/m^2.s$
* Traitement lumineux III : intensité lumineuse comprise entre 260 et 780 $\mu E/m^2.s$.

La durée quotidienne d'éclairement est de 16 h. Des mesures effectuées au quantum-mètre, à Villiers-le-Bâcle, révèlent des intensités voisines de celle de l'expérience.

La température du bâti est contrôlée pendant toute la durée de l'expérience (d'avril à fin juin 85). On observe un gradient de température du bloc I au bloc III, dû à la proximité des lampes.

Pour chaque traitement, on installe deux niveaux d'arrosage :
* niveau 1 (Sec) : juste à la limite du PFP.
* niveau 2 (Humide): au-dessus de la capacité de rétention (15 à 20% du poids sec en eau).

Il faut donc considérer au total, six traitements différents.

On ajoute périodiquement, à chaque pot, une solution nutritive (7 % Azote, 5 % Acide phosphorique, 6 % Potasse). Cela donne un total de 15 mg en azote, 12 mg en phosphore, 14 mg en potasse, sur l'ensemble de l'expérience.

V.2.1.2 Mesures.

Conjointement aux mesures de biomasse (communes à l'ensemble des expériences), il a été choisi d'illustrer la relation concernant le potentiel hydrique en fonction du déficit de saturation hydrique (D. S. H.)

$$\psi \text{ (-bars)} = f(\text{D. S. H.})$$

Cette relation constitue pour certains auteurs (WEATHERLEY et SLATYER, 1957; POSPISILOVA, 1975) une bonne caractéristique du comportement hydrique de la plante.

Les potentiels hydriques sont mesurés sur une talle, compte-tenu de la fragilité des feuilles d'*H. mollis*, par la méthode de la chambre à pression (SCHOLANDER et al, 1965). Les mesures ont été effectuées dans la serre d'expérimentation après une période d'assèchement de trois jours.

L'estimation du déficit de saturation hydrique est faite d'aprés la méthode de STOCKER (1929), en utilisant la formule :

$$\text{D.S.H.} = \frac{\text{Poids à sat. - Poids frais}}{\text{Poids à sat. - Poids sec}} \times 100$$

Après évaluation du poids frais (sur la talle équivalente à celle choisie pour la mesure du potentiel), on place la feuille en chambre froide, dans l'eau distillée et en atmosphère saturée, pendant 12 H. Celle-ci est pesée à nouveau (poids à saturation), puis séchée à 105° C en étuve pendant 24 H. On effectue la mesure du poids sec.

La consommation totale en eau par pot a été mesurée par pesée régulière du début à la fin de l'expérience (l'évaporation par le sol étant limitée par du parafilm).

On ramène cette mesure à la production en M. S. produite afin d'obtenir l'efficience hydrique de chaque individu.

(A)	Effet du facteur éclairement F 1	Effet de l'alimentation hydrique F 2	Effet population F 3	Interaction F 1 - F 2	Interaction F 1 - F 3	Interaction F 2 - F 3	Interaction F1 - F2 - F3
Feuilles vertes	* * *	* * *	* * *	* * *	N.S.	N.S.	N.S.
Feuilles sèches	+	N.S.	* * *	* * *	N.S.	N.S.	N.S.
Racines	* * *	* * *	N.S.	* * *	N.S.	N.S.	N.S.
Rhizomes	* * *	* * *	* * *	* * *	N.S.	N.S.	N.S.
Biomasse aérienne	* * *	* * *	* * *	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.
Biomasse souterraine	* * *	* * *	* *	* * *	N.S.	N.S.	N.S.
Biomasse totale	* * *	* * *	* * *	* * *	N.S.	N.S.	N.S.
Biomasse souterraine / Biomasse aérienne	* * *	N.S.	+	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.

(1) Tableau XXIX - Analyse de variance à 3 facteurs - Expérience 5.
Test de Fisher, niveau de signification * * *<1%, * * = 1 %, *<5%
+=5%, N. S. non significatif.

	P1	P4	P8	T1	T3	T5	T7
Feuilles vertes en g. de M.S. - $\bar{m}$	0.321 B	0.512 A	0.471 AB	0.300 B	0.334 B	0.395 AB	0.398 AB
Feuilles sèches en g. de M.S. - $\bar{m}$	0.403 A	0.369 A	0.364 A	0.369 A	0.242 B	0.300 AB	0.290 AB
Rhizomes en g. de M.S. - $\bar{m}$	0.415 C	0.625 AB	0.698 AB	0.726 AB	0.582 ABC	0.511 BC	0.753 A
Biomasse aérienne en g. de M.S. - $\bar{m}$	0.724 BC	0.881 A	0.835 AB	0.669 BC	0.576 C	0.727 BC	0.688 BC
Biomasse souterraine en g. de M.S. - $\bar{m}$	0.744 B	0.976 AB	1.048 A	1.070 A	0.849 AB	0.861 AB	1.037 A
Biomasse totale en g. de M.S. - $\bar{m}$	1.468 B	1.857 A	1.883 A	1.739 AB	1.425 B	1.588 AB	1.725 AB
Biomasse souterraine / Biomasse aérienne - $\bar{m}$	1.11 A	1.15 A	1.32 A	1.60 A	1.57 A	1.32 A	1.57 A

Tableau XXX - Comparaison de moyennes - Test de Newman-Keuls (niveau de signification 5 %). (en confondant tous les traitements)

V.2.1.3 Résultats.

V.2.1.3.1 Différentes allocations de biomasse suivant un gradient hydrique et lumineux.

V.2.3.1.1 Phénomènes d'interaction

Deux types d'analyses (A) et (B) à 3 facteurs ont été réalisés sur l'ensemble des données de production de M. S.

La première (A) concerne :

* facteur 1 : l'intensité lumineuse
* facteur 2 : le régime hydrique
* facteur 3 : le type de population.

La deuxième (B) prend en compte les facteurs 1 et 2 ainsi que le type chromosomique.

L'ensemble des résultats est présenté sur les tableaux XXIX et XXXI.

-l'analyse (A) montre un effet très significatif (<1%) des facteurs 1 et 2 (ainsi que leur interaction logique en fonction de la demande évaporative liée à l 'éclairement) sur la plupart des variables (sauf FS et BS/BA) ainsi qu'un effet "population " (sauf pour la production racinaire).

-l'analyse (B) donne les mêmes résultats, mais l'effet du facteur 3 (le type chromosomique) n'est hautement significatif que pour la variable BA (on note une faible tendance pour les rhizomes).

On n'observe aucune interaction de troisième ordre. Enfin, seul l'effet du facteur lumière est très significatif pour le rapport BS/BA.

V.2.1.3.1.2. Différentes réponses des populations.

Les différences entre les 42 groupes formés par l'analyse "traitements x populations" ne sont pas toutes significatives à 5 %. Les tests de comparaisons de moyennes interpopulations sont significatifs uniquement tous traitements confondus (tableau XXX).

Autrement dit, on ne peut déceler de différences comportementales entre les populations par rapport au gradient formé par les six traitements imposés .

Cependant il ne faut pas perdre de vue que, dans cette expérience, toutes les populations sont d'origine forestière, ce qui minimise évidemment l'écart comportemental entre les populations.

Les moyennes par traitement, pour chaque population et pour chaque variable, figurent sur le tableau XXXI' (en annexe V), les comparaisons de moyennes se trouvant sur le tableau XXX.

D'après ces résultats, les populations P8, T3 et T5 se montrent particulièrement sensibles au gradient lumineux.

La population P4 (BULLION) se distingue en produisant, tous traitements confondus, significativement plus de "feuilles vertes" que les autres. Ceci est particulièrement accentué pour le traitement (I) où l'intensité lumineuse est la plus faible.

La population P8 produit également beaucoup de biomasse aérienne, alors que les conditions hydriques sont contraignantes.

La population T3 (ORSAY) se caractérise par une très faible production de M. S. aérienne.

L'analyse de la variable FS, bien que difficilement interprétable en termes de production finale lorsqu'on ne tient pas compte, pour chaque individu, de la dynamique propre de dessèchement des feuilles montre que la population P1 (VILLIERS) obtient en fin d'expérience une grande quantité de "feuilles sèches", surtout en régime hydrique sec, contrastant néanmoins avec une faible production en M. S. totale.

Dans cette expérience, la variable RAC ne différencie pas les populations entre elles (TAB. XXX). On peut émettre, sur ce point, deux

remarques : d'une part toutes les populations considérées sont forestières, or cette variable s'avère plutôt discriminante entre populations de friche et de forêt, d'autre part comme il a déjà été souligné précédemment, l'éclairement dans cette expérience est limitant, même à l'intensité lumineuse III, ce qui contraste avec l'expérience (3).

Les productions des rhizomes permettent toutefois d'établir les distinctions suivantes :

- la population P1 produit moins de rhizomes de façon significative que les autres populations, ce comportement différant peu suivant les traitements,
- la population T7 (Limours), par contre, présente un maximum de production de rhizomes pour les trois régimes hydriques favorables.

Concernant l'évolution de la proportion des rhizomes et des racines suivant les traitements expérimentaux (Fig. 22), les populations ont un comportement similaire quel que soit le régime hydrique considéré : elles produisent nettement plus de rhizomes que de racines. P1 est la seule population produisant une proportion égale de racines et de rhizomes dans des conditions d'alimentation hydrique satisfaisantes.

En régime hydrique humide, le rapport BS/BA augmente pour toutes les populations (de façon logique) suivant un accroissement de l'intensité lumineuse.

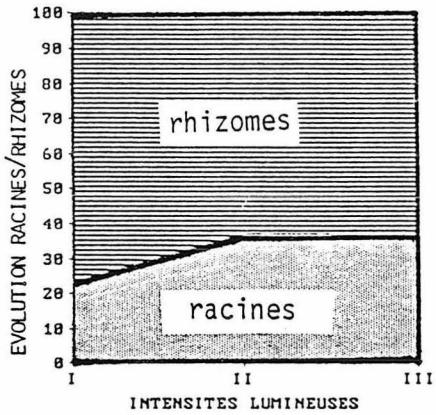
En régime hydrique sec, suivant le même gradient lumineux, ce rapport reste relativement constant pour P1 et T1 alors qu'il augmente pour les autres populations.

V.2.1.3.1.3. Influence du niveau de ploïdie

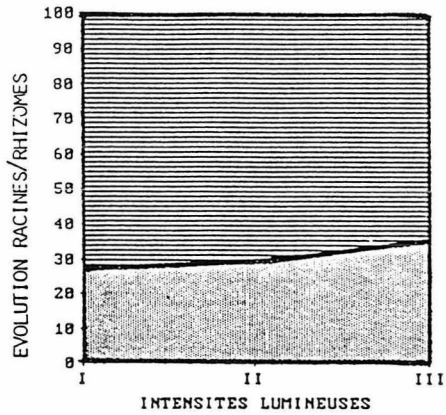
L'influence du niveau de ploïdie dans les réponses des populations est uniquement significatif pour les quatre variables suivantes : RHI, BA, BS, RS (tab. XXXII). Afin d'avoir un dispositif expérimental équilibré permettant de traiter les données d'un point de vue statistique, les calculs ont été faits en faisant abstraction de la population T3.

Confirmant des résultats obtenus lors des expériences précédentes, on note à nouveau que les tétraploïdes produisent significativement plus de rhizomes que les pentaploïdes. On observe une accentuation de cette tendance en conditions d'éclairement limitantes (traitement I). Cela se répercute sur la variable BS pour laquelle on enregistre le même type de

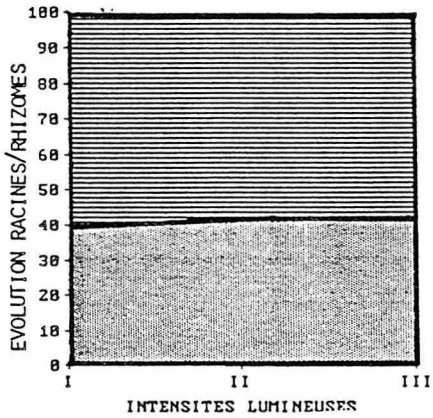
POPULATION T1



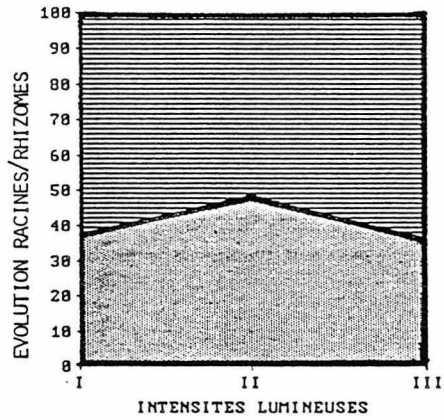
POPULATION T1



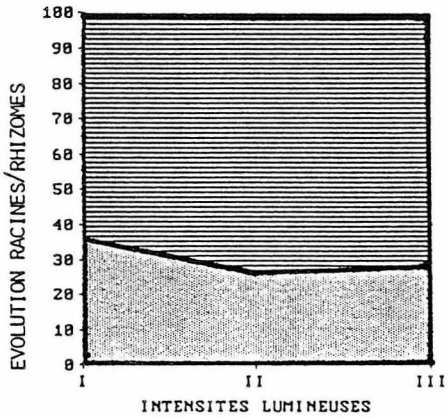
POPULATION T5



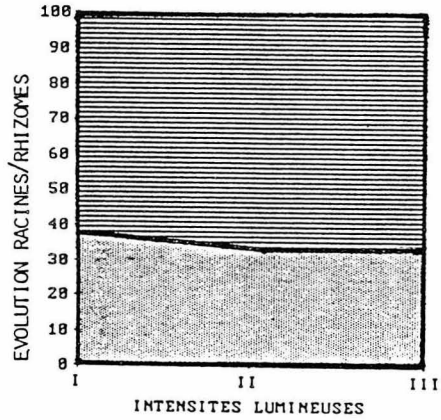
POPULATION T5



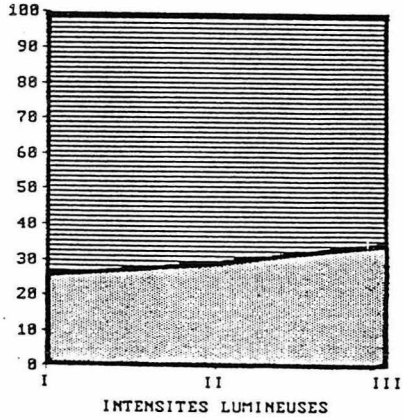
POPULATION T3



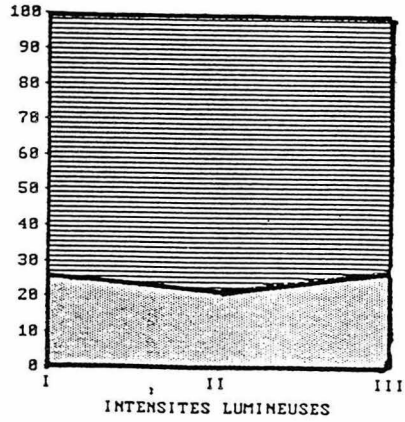
POPULATION T3



POPULATION T7



POPULATION T7



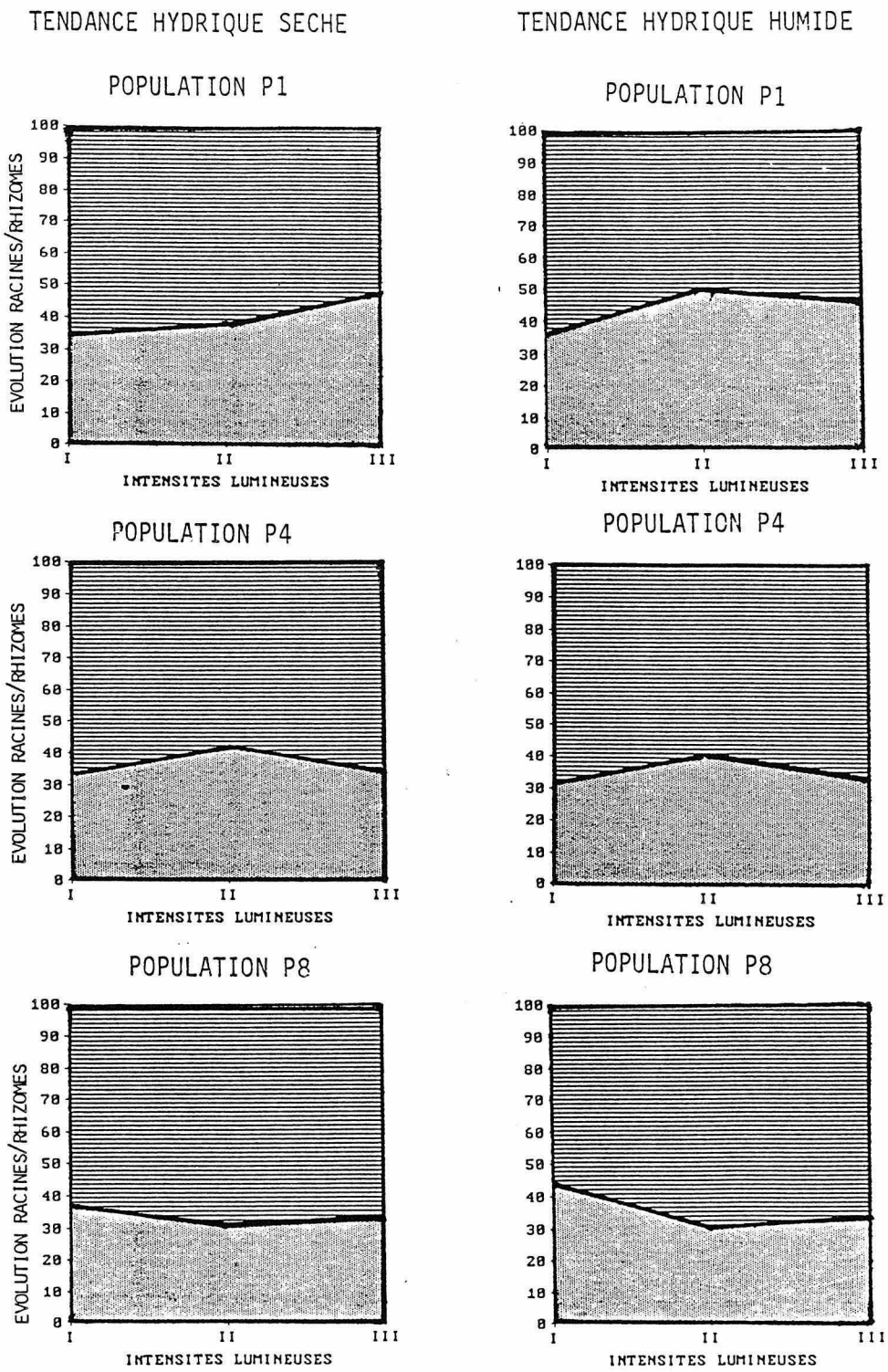


Figure 22 - Evolution de la pro portion RACINES/RHIZOMES suivant un gradient hydrique et un gradient lumineux.

	LUMIERE F1	EAU F2	CYTOTYPE F3	INTERACTION F1F2	INTERACTION F1F3	INTERACTION F2F3	INTERACTION F1F2F3
Feuilles vertes	***	***	N.S.	***	N.S.	N.S.	N.S.
Feuilles sèches	N.S.	N.S.	+	***	N.S.	N.S.	N.S.
Racines	***	***	N.S.	***	N.S.	N.S.	N.S.
Rhizomes	***	***	N.S.	***	N.S.	N.S.	N.S.
Biomasse aérienne	***	***	***	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.
Biomasse souterraine	***	***	N.S.	***	N.S.	N.S.	N.S.
Biomasse totale	***	***	N.S.	***	N.S.	N.S.	N.S.
Biomasse souterraine / Biomasse aérienne	***	N.S.	***	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.

Tableau XXXI - Analyse de variance à 3 facteurs pour les groupes "traitement x cytotype".

	I				II				III			
	SEC		HUMIDE		SEC		HUMIDE		SEC		HUMIDE	
	35	28	35	28	35	28	35	28	35	28	35	28
Feuilles vertes en g. de M.S. - $\bar{m}$	0.120	0.122	0.365	0.301	0.264	0.212	0.716	0.649	0.298	0.299	0.850	0.668
Feuilles sèches en g. de M.S. - $\bar{m}$	0.358	0.268	0.499	0.421	0.465	0.369	0.275	0.298	0.387	0.361	0.294	0.202
Racines en g. de M.S. - $\bar{m}$	0.152	0.149	0.168	0.192	0.250	0.286	0.462	0.373	0.369	0.385	0.657	0.572
Rhizomes en g. de M.S. - $\bar{m}$	0.286	0.369	0.293	* 0.467	0.427	0.514	0.705	0.803	0.610	0.636	1.118	1.190
Biomasse aérienne - $\bar{m}$	0.478	0.390	0.864	0.722	0.729	* 0.581	0.991	0.947	0.685	0.660	1.144	*** 0.870
Biomasse souterraine - $\bar{m}$	0.438	0.518	0.461	* 0.659	0.677	0.800	1.167	1.176	0.979	1.021	1.775	1.762
Biomasse totale - $\bar{m}$	0.916	0.908	1.325	1.381	1.406	1.381	2.158	2.123	1.664	1.681	2.919	2.632
Biomasse souterraine / Biomasse aérienne - $\bar{m}$	0.92	* 1.32	0.53	*** 0.91	0.93	*** 1.38	1.18	1.24	1.43	1.55	1.55	2.02

Tableau XXXII - Comparaison des moyennes pour les deux cytotypes - Test de Student.
Niveau de signification : *** <1%, ** =1%, * <10%.

comportement différentiel des deux cytotypes.

Par contre, les pentaploïdes ont une production aérienne significativement plus importante que les tétraploïdes, ce phénomène s'accentuant avec l'accroissement de l'intensité lumineuse.

Le rapport BS/BA semble discriminer les deux types chromosomiques : dans les deux premiers traitements (la lumière étant considérée comme limitante), les tétraploïdes ont un rapport significativement supérieur à celui des pentaploïdes.

V.2.1.3.2 Comparaison de l'efficience hydrique des cytotypes tétraploïde et pentaploïde.

Deux analyses de variance à trois facteurs ont été réalisées, l'une concernant les populations (A) (tab. XXXII), l'autre les deux formes polyploïdes (B) (tab. XXXIV) et ce pour les variables suivantes :

* la consommation totale d'eau pendant la durée de l'expérience (en ml),
* l'efficience, c'est-à-dire le rapport : consommation totale d'eau (en ml)/ M. S. produite (en mg)

Pour les traitements statistiques, il a été procédé au changement de variable Arcsin $\sqrt{x}$ (ce changement de variable est quelquefois effectué pour tester un rapport), mais les valeurs brutes uniquement ont été retranscrites dans les tableaux.

- Résultats au niveau interpopulation :

Il n'apparaît pas de différences significatives de la consommation d'eau totale entre les populations, mais seulement une différence (attendue) entre les six traitements (Tab. XXXIII).

Par ailleurs, les différences interpopulations observées concernant l'efficience sont directement liées aux productions différentielles en biomasse aérienne de ces populations (paragraphe précédent).

	Effet Lumière F1	Effet Eau F2	Effet Population F3	Interaction F1 x F2	Interaction F1 x F3	Interaction F2 x F3	Interaction F1 x F2 x F3
$\frac{H_2O \text{ consommée}}{\text{Biomasse totale}}$	* * *	* * *	+	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.

Tableau XXXII - Analyse de variance à 3 facteurs pour les groupes "traitements x populations".

	(I) Sec		(I) Humide		(II) Sec		(II) Humide		(III) Sec		(III) Humide		Test de N.K. à 5%
	H_2O totale consommée	$\frac{H_2O \text{ consommée}}{\text{Biomasse totale}}$	H_2O totale consommée	$\frac{H_2O \text{ consommée}}{\text{Biomasse totale}}$	H_2O totale consommée	$\frac{H_2O \text{ consommée}}{\text{Biomasse totale}}$	H_2O totale consommée	$\frac{H_2O \text{ consommée}}{\text{Biomasse totale}}$	H_2O totale consommée	$\frac{H_2O \text{ consommée}}{\text{Biomasse totale}}$	H_2O totale consommée	$\frac{H_2O \text{ consommée}}{\text{Biomasse totale}}$	
P 1	649	750	1160	1330	749	600	1385	820	815	610	1640	710	A
P 4	627	440	1095	1230	748	540	1384	630	826	360	1606	550	B
P 8	609	540	1077	760	763	620	1363	580	885	420	1462	500	AB
T 1	629	650	1074	680	721	480	1302	610	854	560	1484	640	AB
T 3	624	920	1147	1100	680	570	1357	700	817	350	1504	710	AB
T 5	658	840	1121	1160	666	560	1389	690	799	460	1459	640	AB
T 7	642	900	1112	930	735	530	1332	650	839	500	1484	590	AB
m	634		1112		723		1359		833		1520		
Test de N.K. à 5%	F		C		E		B		D		A		

Tableau XXXIII - Efficience hydrique et consommation en eau des populations. Comparaison des moyennes - Test de Newmann -Keuls.

	Effet Lumière F1	Effet Eau F2	Effet Cytotype F3	F1 x F2	F1 x F3	F2 x F3	F1 x F2 x F3
H_2O totale consommée	* * *	* * *	* * *	* * *	N.S.	N.S.	N.S.
$\frac{H_2O \text{ consommée}}{\text{Biomasse totale}}$	* * *	* * *	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.
$\frac{H_2O \text{ consommée}}{\text{Biomasse aérienne}}$	* * *	* * *	* * *	N.S.	*	7°/o	* * *

Tableau XXXIV - Analyse de variance à 3 facteurs sur les groupes "traitements x cytotypes. Niveau de signification : * * * < 1%, * * = 1%, * < 5 , + = 5%, N. S. non significatif.

Variables \ Cytotypes	(I) Sec		(I) Humide		(II) Sec		(II) Humide		(III) Sec		(III) Humide	
	35	28	35	28	35	28	35	28	35	28	35	28
H_2O totale consommée - $\bar{m}$	629	643	1113	1102	753	** 707	1378	1341	839	831	1577	* 1475
$\frac{H_2O \text{ consommée}}{\text{Biomasse aérienne}}$ - $\bar{m}$	942 B	2276 A	1715 AB	1725 AB	1567 AB	1467 B	1157 B	1234 B	1431 B	1832 AB	1225 B	1331 B

Tableau XXXV - Cosommation en eau et efficience hydrique chez les 2 cytotypes.
2 types de Tests : test de Student * * < 1%, * < 5%
test de Newman-Keuls < 5 %.

- Réponses respectives des deux cytotypes :

On observe un effet significatif du facteur "cytotype" pour les deux variables "H2O totale consommée" et "H2O consommée/ Biomasse aérienne produite" (Tab. XXXIV).

De façon générale, la consommation hydrique de la forme pentaploïde est significativement plus importante (cela est significatif pour deux traitements sur six). Malgré cela, ce cytotype possède une meilleure efficience hydrique vis-à-vis du cytotype tétraploïde. En effet, pour le traitement Sec (I), le rapport (1) est significativement plus grand pour les individus pentaploïdes (Tab. XXXV).

V.2.1.3.3 Illustration de la relation ψ (- bars) = f (D.S.H.).

Un premier type de relation - linéaire- a été établi entre les valeurs du potentiel hydrique (ψ) et du déficit de saturation hydrique pour chaque population en rassemblant les données sur l'ensemble des traitements. On estime, en effet, réaliser un gradient de conditions stationnelles (au niveau hydrique) avec les six traitements expérimentaux.

Pour deux populations tétraploïdes (T5 et T3), cette relation linéaire entre ψ et D.S.H. n'est pas justifiée, les coefficients de corrélation étant respectivement 0,24 et 0,46 (Tableau XXXVI). Par contre, on observe, pour les cinq autres populations (P1, P4, P8, T1 et T7), une bonne corrélation entre les deux variables mesurées (Fig. 23).

Si les valeurs des coefficients de corrélation sont très significatives, il apparaît toutefois une grande dispersion des points.

Lorsqu'on analyse les réponses respectives des deux cytotypes (Fig. 23), les populations pentaploïdes forestières (ou assimilées) s'avèrent présenter une pente supérieure à celles des tétraploïdes, un test de parallélisme montrant une différence significative.

On remarque, aux faibles valeurs de déficit hydrique, un abaissement rapide du potentiel pour les pentaploïdes, provoquant ainsi une fermeture des stomates plus précoce.

On peut tenter de relier ces deux réponses à deux types de stratégies vis-à-vis d'une contrainte hydrique :

- pour les pentaploïdes forestiers : la fermeture précoce des stomates permet de limiter les pertes d'eau en cas de contrainte hydrique momentanée. Ceci rejoint le principe du "stress avoidance" (VARTANIAN et LEMEE, 1984).

- pour les tétraploïdes : une fermeture plus tardive pour un même déficit de saturation hydrique fait apparaître ce cytotype plus indépendant des conditions hydriques (ou sans réelle stratégie vis-à-vis d'une pertubation ?). Ceci peut rejoindre le principe de "stress tolerance" (VARTANIAN et LEMEE, 1984).

Afin d'observer des différences tangibles dans le comportement des populations vis-à-vis d'une contrainte hydrique, nous avons tenté de tracer une courbe (par population) dont la forme équationnelle est :

- $Y = A \log (X + 1)$ (POSPISILOVA, 1973)

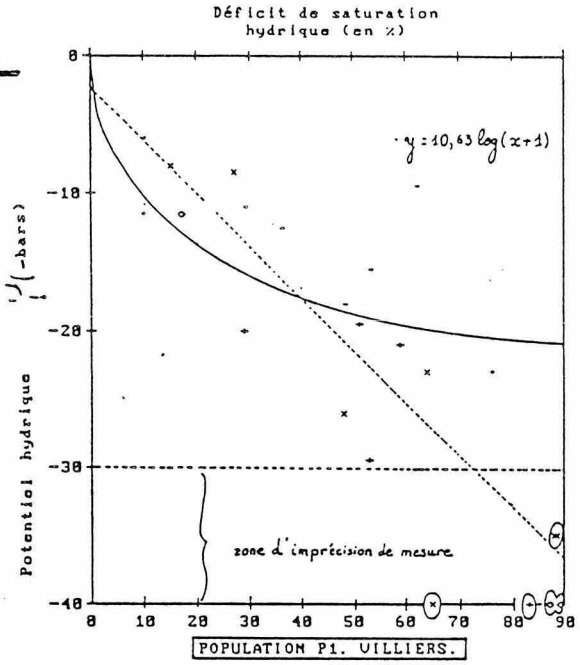
où Y correspond au potentiel hydrique et X au déficit de saturation.

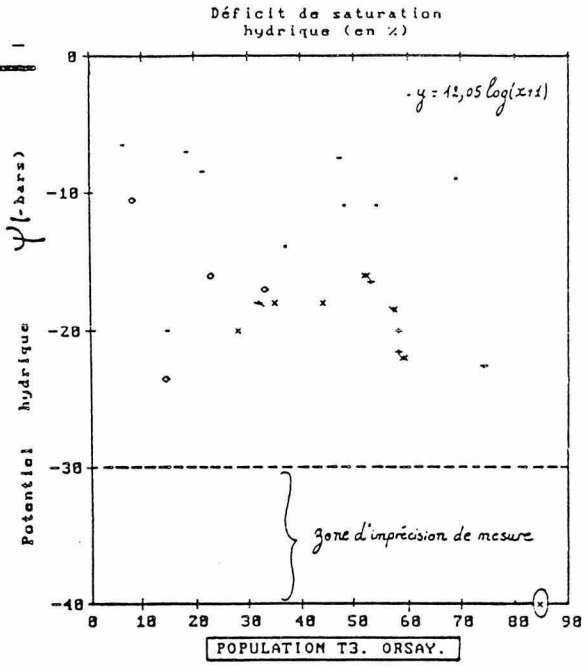
La détermination de A s'est faite point par point. Les courbes sont tracées pour chaque population sur les mêmes figures que précédemment. En définitive, les coefficients A, très voisins, ne permettent pas d'estimer des différences entre les populations étudiées. Il est difficile également de comparer ces courbes à d'autres établies par POSPISILOVA (1973).

Tableau XXXVI - Régression linéaire entre Ψ et D. S. H. Test (1) : analyse de variance sur le coefficient de régression. Test (2) : analyse de conformité du coefficient de corrélation.

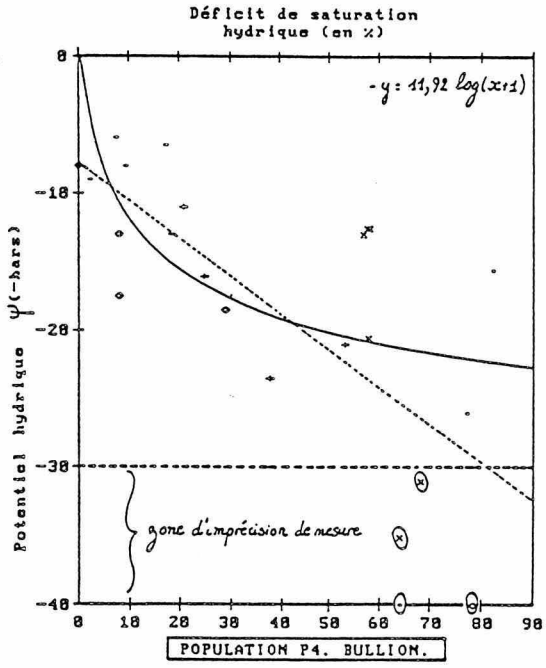
	Terme constant	Coefficient de régression	Test (1)	Coefficient de corrélation	Test (2)
P 1	2.196	0.387	* * *	0.83	* * *
P 4	8.023	0.275	* * *	0.68	* * *
P 8	2.951	0.302	* * *	0.63	* * *
T 1	12.7	0.183	* * *	0.53	* *
T 3	10.04	0.157	* *	0.46	+
T 5	16.607	0.105	N.S.	0.24	N.S.
T 7	7.966	0.300	* * *	0.86	* * *
Total (28)	11.452	0.196	* * *	0.528	* * *
Total (35)	5.270	0.310	* * *	0.712	* * *

35

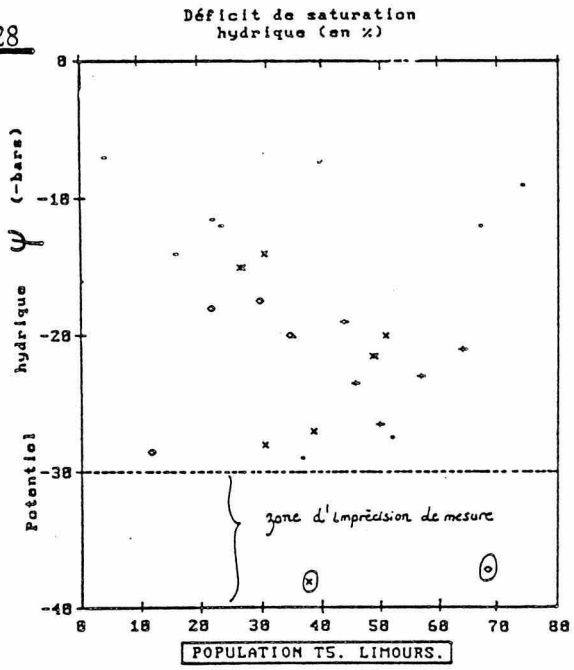

Déficit de saturation hydrique (en %)
y = 10,63 log(x+1)
Potentiel hydrique ψ(-bars)
zone d'imprécision de mesure
POPULATION P1. VILLIERS.


Déficit de saturation hydrique (en %)
y = 12,05 log(x+1)
Potentiel hydrique ψ(-bars)
zone d'imprécision de mesure
POPULATION T3. ORSAY.

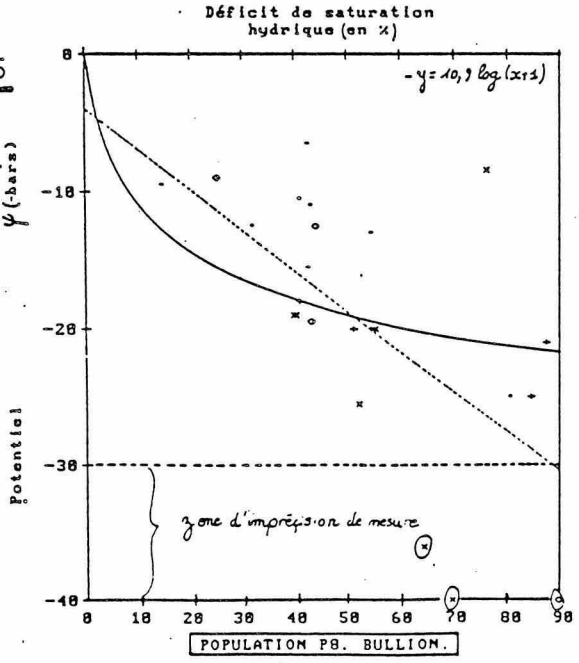
35


Déficit de saturation hydrique (en %)
y = 11,92 log(x+1)
Potentiel hydrique ψ(-bars)
zone d'imprécision de mesure
POPULATION P4. BULLION.

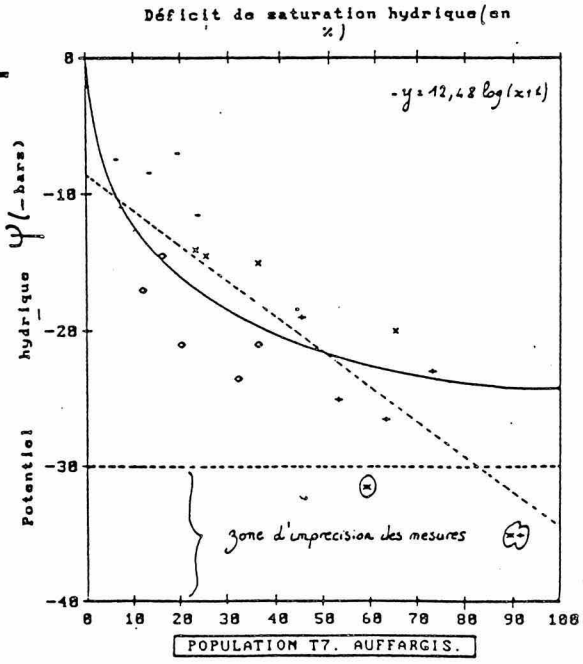
28

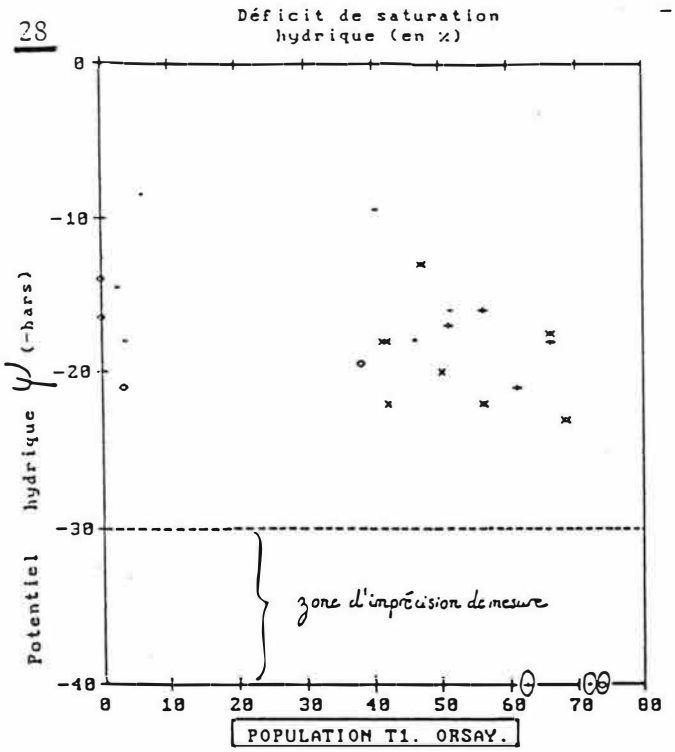

Déficit de saturation hydrique (en %)
Potentiel hydrique ψ (-bars)
zone d'imprécision de mesure
POPULATION T5. LIMOURS.

35


Déficit de saturation hydrique (en %)
y = 10,9 log(x+1)
Potentiel ψ(-bars)
zone d'imprécision de mesure
POPULATION P8. BULLION.

28


Déficit de saturation hydrique (en %)
y = 12,48 log(x+1)
Potentiel hydrique ψ(-bars)
zone d'imprécision des mesures
POPULATION T7. AUFFARGIS.



LEGENDE

- I(S)
- I(H)
- II(S)
- II(H)
- III(S)
- III(H)

I, II, III : trois niveaux d'éclairement.
S et H : deux niveaux d'arrosage.

Figure 23 - Illustration de la relation Ψ (-bars) = f (D.S.H.) pour chaque population, sur l'ensemble des traitements.

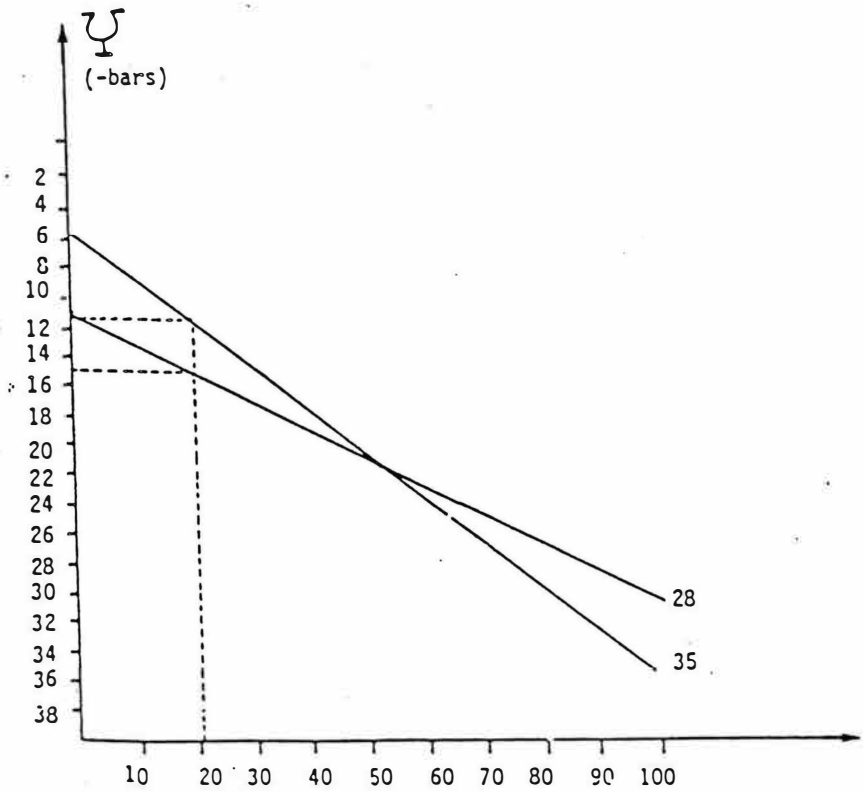


Figure 23 bis - Illustration de la relation Ψ(-bars) = f (D.S.H.). Comparaison des cytotypes tétraploïde et pentaploïde.

V.2.2 Expérience 6. Populations pentaploïdes provenant de différents stades de successions secondaires.

Cette expérience, identique à la précédente (expérience 5) quant au protocole expérimental, a pour but de faire ressortir d'éventuelles différences entre cinq populations d'origines écologiques différentes, aussi bien au niveau d'allocations de biomasse que de caractéristiques écophysiologiques comme le potentiel hydrique, la conductance stomatique et le déficit de saturation hydrique.

V.2.2.1 Schéma expérimental.

On utilise cinq populations pentaploïdes : P9 et P5 (friches âgées respectivement de 6 ou 7 ans, St Cyr- sous- Dourdan), P7 (vieille friche, St-Cyr), P13 (bord de chemin, Villiers) et P8 (chênaie acidiphile, Bullion). Une population tétraploïde T8 (St-Cyr) sert de témoin. On considère cinq individus par population. Avec six traitements différents, cela fait un total de 180 pots (5 x 5 x 6). Chaque pot, rempli de manière homogène de 1Kg d'un mélange contenant 3/4 de terre de jardin et de 1/4 de sable de Fontainebleau, reçoit un éclat de rhizome, après repiquage au jardin. Contrairement à l'expérience précédente, on n'utilise aucune solution nutritive . La partie supérieure de chaque pot est recouverte de parafilm afin de limiter l'évaporation par le sol. Il n'y a pas de drainage des pots. La manipulation se déroule de mai à juillet 1986.

V.2.2.2 Mesures.

Avant d'effectuer la récolte finale, déterminant la biomasse respective des parties aériennes et souterraines, sont effectuées, par individu et par traitement, les mesures suivantes : potentiel hydrique d'une talle, conductance stomatique de la face inférieure de deux limbes, déficit de saturation hydrique des feuilles précédemment concernées.

Notons que la mesure de la conductance stomatique avec un poromètre Delta-T device s'est avérée très délicate (et sujette à caution). En effet les limbes étroits de *H. mollis* recouvrent trop justement la chambre rectangulaire de la pince.

	Lumière F1	Eau F2	Population F3	F1 x F2	F1 x F3	F2 x F3	F1 x F2 x F3
Feuilles vertes	* * *	* * *	* * *	* * *	* * *	* * *	+
Feuilles sèches	* * *	* * *	* *	+	N.S.	+	N.S.
Racines	* * *	* * *	* * *	* * *	N.S.	+	N.S.
Rhizomes	* * *	* * *	N.S.	* * *	N.S.	N.S.	N.S.
Biomasse aérienne	* * *	* * *	* * *	* * *	* * *	* * *	+
Biomasse souterraine	* * *	* * *	+	* * *	+	N.S.	+
Biomasse totale	* * *	* * *	* * *	* * *	* *	* *	* *
Biomasse souterraine / Biomasse aérienne	+	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.

Tableau XXXVII - Analyse de variance à 3 facteurs - Expérience 6.

V.2.2.3 Résultats.

V.2.2.3.1 Phénomènes d'interaction.

Une analyse de variance à trois facteurs a été réalisée sur les groupes "traitements x populations" pour l'ensemble des variables (Tab. XXXVII).

Il apparaît un effet hautement significatif de facteurs "lumière" et "eau" pour toutes les variables, sauf pour le rapport BS/BA (cette dernière ne sera plus considérée dans la suite de l'interprétation).

Par contre, l'effet "population" n'est pas significatif pour la variable "rhizomes". On note une interaction forte de niveau (3) pour la biomasse totale, dont il faudra tenir compte afin de moduler l'interprétation de certains résultats . La nature de cette interaction demeure difficile à interpréter d'un point de vue biologique.

L'interaction constante entre les deux facteurs "lumière" et "eau" est attendue dans la mesure où l'alimentation en eau est en fonction de la demande évaporatrice réelle, les pots étant maintenus à poids constant.

V.2.2.3.1.2 Réponses des populations.

Selon les comparaisons de moyennes effectuées pour les groupes "traitements x populations" (tab. XXXVIII), les populations n'expriment aucune potentialité différentielle lorsque l'arrosage est limitant. Cette remarque s'applique à toutes les variables pour les traitements (I), (II) et (III) en condition sèche (niveau 1).

Lorsque l'arrosage est suffisant (niveau 2), des différences significatives apparaissent entre les populations pentaploïdes des premiers stades de succession secondaire et celles de forêt, au niveau de la production de "feuilles vertes". En effet, la population P13 (il s'agit d'une population de bord de chemin pouvant être assimilée au groupe des populations forestières) produit plus de feuilles vertes que les autres, tandis que P9 (friche) se distingue (significativement) par une faible production en MS pour cette même variable. L'écart s'accentue lorsque la quantité de lumière augmente (du bloc I au bloc III).

Intensité lumineuse (I) - 50µE/m^2. s)

Variables en g. de M.S. / Populations	(I) Sec						(I) Humide					
	P 9	P 5	P 7	P 13	P 8	T 8	P 9	P 5	P 7	P 13	P 8	T 8
Feuilles vertes	0.153 IJ	0.197 HIJ	0.246 GHIJ	0.291 GHIJ	0.225 HIJ	0.130 IJ	0.575 E...J	0.380 GHIJ	0.656 E...J	0.840 DEFGH	0.517 FGHIJ	0.224 HIJ
Feuilles sèches	0.029 -	0.105 -	0.062 -	0.023 -	0.023 -	0.063 -	0.130 -	0.033 -	0.131 -	0.157 -	0.040 -	0.095 -
Racines	0.021 -	0.045 -	0.063 -	0.057 -	0.033 -	0.029 -	0.069 -	0.039 -	0.154 -	0.140 -	0.051 -	0.058 -
Rhizomes	0.038 -	0.063 -	0.049 -	0.064 -	0.061 -	0.044 -	0.142 -	0.034 -	0.090 -	0.108 -	0.110 -	0.102 -
Biomasse aérienne	0.182 G	0.302 FG	0.308 FG	0.314 FG	0.248 G	0.193 G	0.705 DEFG	0.413 EFG	0.787 CDEFG	0.997 CDEFG	0.557 EFG	0.319 FG
Biomasse souterraine	0.059 G	0.108 G	0.112 G	0.121 FG	0.094 G	0.073 G	0.211 DEFG	0.073 G	0.244 DEFG	0.248 EFG	0.161 EFG	0.160 EFG
Biomasse totale	0.241 F	0.410 F	0.420 F	0.435 F	0.342 F	0.266 F	0.916 F	0.486 F	1.031 EF	1.245 DEF	0.718 F	0.479 DEF

Intensité lumineuse (II) - Comprise entre 50 et 260 µE/m^2. s)

Variables en g. de M.S. / Populations	(II) Sec						(II) Humide					
	P 9	P 5	P 7	P 13	P 8	T 8	P 9	P 5	P 7	P 13	P 8	T 8
Feuilles vertes	0.356 G...J	0.478 F...J	0.456 F...J	0.693 E...J	0.343 GHIJ	0.335 GHIJ	0.218 HIJ	1.112 BCDE	0.379 GHIJ	1.431 AB	0.663 E...I	0.616 E...J
Feuilles sèches	0.226 -	0.119 -	0.115 -	0.181 -	0.041 -	0.189 -	0.113 -	0.321 -	0.250 -	0.351 -	0.134 -	0.215 -
Racines	0.111 -	0.126 -	0.146 -	0.087 -	0.208 -	0.078 -	0.034 -	0.415 -	0.157 -	0.448 -	0.218 -	0.104 -
Rhizomes	0.088 -	0.135 -	0.129 -	0.167 -	0.144 -	0.164 -	0.138 -	0.393 -	0.042 -	0.295 -	0.298 -	0.256 -
Biomasse aérienne	0.582 EFG	0.597 EFG	0.571 EFG	0.874 CDEFG	0.384 FG	0.521 EFG	0.331 FG	1.433 ABC	0.629 EFG	1.782 AB	0.799 CDEFG	0.831 CDEFG
Biomasse souterraine	0.199 DEFG	0.261 DEFG	0.275 DEFG	0.254 DEFG	0.352 DEFG	0.242 DEFG	0.172 EFG	0.808 BCD	0.199 DEFG	0.743 BCDEF	0.516 CDEFG	0.360 DEFG
Biomasse totale	0.781 F	0.858 F	0.846 F	1.128 DEF	0.736 F	0.765 F	0.503 F	2.241 BCD	0.828 F	2.525 ABC	1.315 DEF	1.161 F

Intensité lumineuse (III) - Comprise entre 260 et 780 µE/m^2. s)

Variables en g. de M.S. / Populations	(III) Sec						(III) Humide					
	P 9	P 5	P 7	P 13	P 8	T 8	P 9	P 5	P 7	P 13	P 8	T 8
Feuilles vertes	0.308 GHIJ	0.389 GHIJ	0.413 GHIJ	0.409 GHIJ	0.381 GHIJ	0.350 GHIJ	1.018 B...F	0.905 C...G	1.356 ABC	1.613 A	1.254 ABCD	0.807 D...I
Feuilles sèches	0.050 -	0.077 -	0.080 -	0.063 -	0.064 -	0.124 -	0.189 -	0.213 -	0.406 -	0.387 -	0.113 -	0.165 -
Racines	0.091 -	0.169 -	0.163 -	0.109 -	0.096 -	0.115 -	0.373 -	0.480 -	0.795 -	0.654 -	0.302 -	0.215 -
Rhizomes	0.144 -	0.202 -	0.098 -	0.168 -	0.190 -	0.188 -	0.564 -	0.515 -	0.645 -	0.435 -	0.470 -	0.349 -
Biomasse aérienne	0.358 FG	0.466 EFG	0.493 EFG	0.472 EFG	0.445 EFG	0.474 EFG	1.207 BCDE	1.118 CDEF	1.763 AB	2.000 A	1.367 BCD	0.972 CDEFG
Biomasse souterraine	0.235 DEFG	0.371 D...G	0.261 D...G	0.277 D...G	0.286 D...G	0.303 D...G	0.937 BC	0.995 BC	1.439 A	1.089 B	0.772 B...F	0.564 C...G
Biomasse totale	0.593 F	0.837 F	0.754 F	0.749 F	0.731 F	0.777 F	2.144 BCDE	2.113 BCDE	3.202 A	3.089 AB	2.139 BCDE	1.536 CDEF

Tableau XXXVIII - Comparaison de moyenne sur les groupes "traitements x populations
Test de Newman-Keuls - Niveau de signification : 5%

La population P13 a des performances assez constantes vis-à-vis de l'éclairement, montrant ainsi une certaine tolérance à l'ombrage.

La variable FS, toujours difficile à interpréter semble ici corrélée à FV.

La production des populations est équivalente dans le bloc II et dans le bloc III.

On ne note aucune différence significative entre les populations pour la production racinaire, en raison d'une grande variabilité intrapopulation concernant cette variable. Toutefois celle-ci augmente de façon attendue en fonction de l'accroissement de l'intensité lumineuse. Néanmoins quelques tendances sont intéressantes à signaler : les populations P7 (vieille friche) et P9 (jeune friche) produisent beaucoup de racines, tandis que T8 en produit peu, ce dernier point étant en accord avec ceux obtenus dans les expériences précédentes.

Par contre les allocations différentielles de biomasse "racines-rhizomes" des populations apparaissent sans relation directe avec l'éclairement (Fig. 24, annexe V). Ceci est en accord avec l'expérience précédente.

On peut observer parfois (P9, P7 et P8) un "pic" racinaire pour le traitement II, aussi bien en traitement sec qu'humide (pour P9, P7 et P8), peut-être en relation avec une différence de température entre les deux blocs (I et II) , suite à la plus grande proximité des lampes dans le bloc III (50 cm des plantes).

La population P7 produit, dans l'ensemble des traitements, plus de racines que de rhizomes (en M. S.), à l'inverse de P9, P5, P8 et T8. Cela semble traduire une priorité accordée à la prospection du sol, compte-tenu d'une compétition intra- et interspécifique très importante à ce stade de la succession.

V.2.2.3.2 Illustration de la relation ψ (bars) = f (D.S.H.).

De même qu'au paragraphe V.2.3.2, une relation linéaire a été établie entre le potentiel hydrique mesuré sur chaque individu et les données respectives de déficit de saturation hydrique. Chaque droite obtenue a été testée statistiquement (Tab. XXXVIV).

A nouveau, malgré le degré de signification des tests obtenus pour

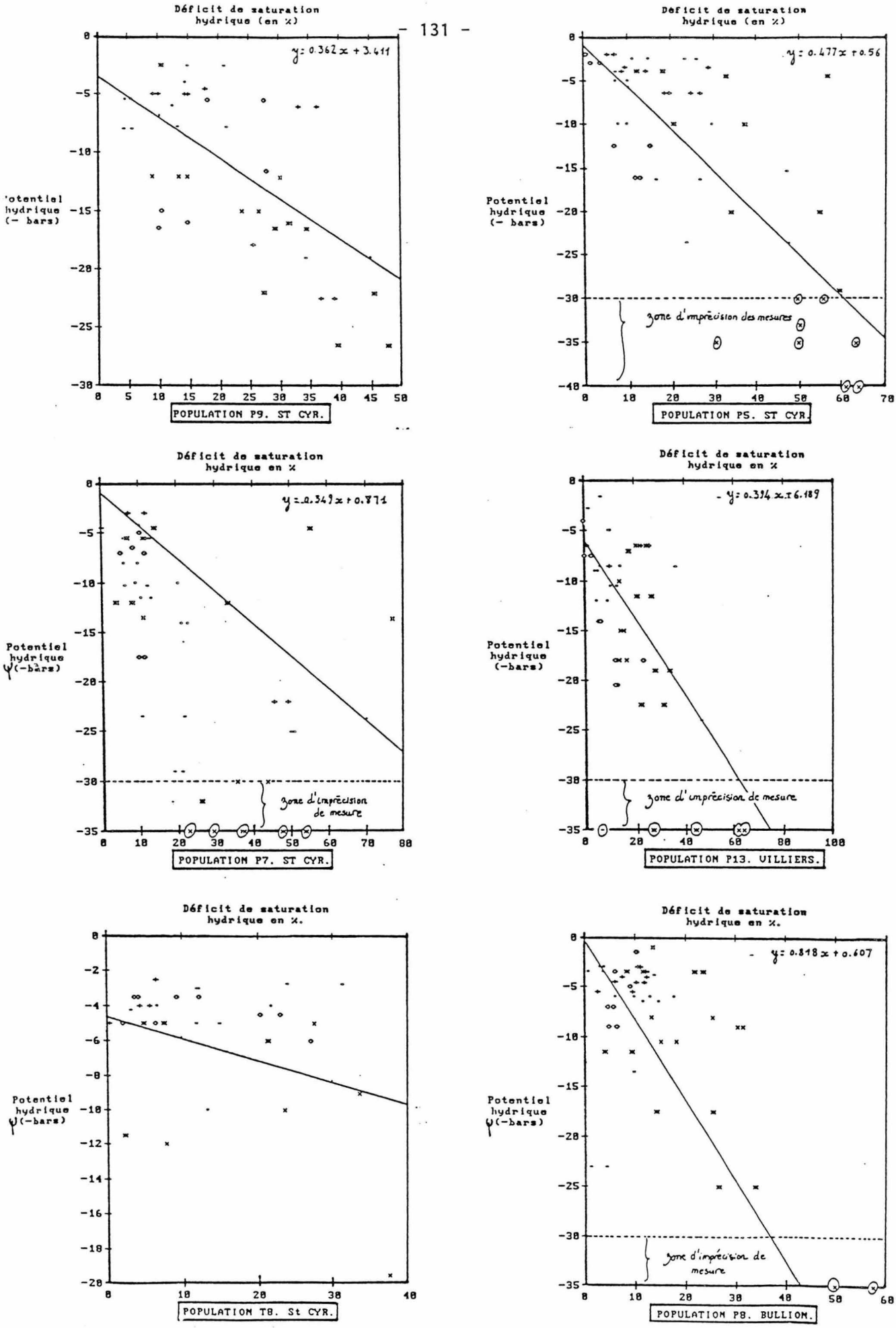


Figure 25 - Illustration de la relation ψ (-bars) = f (D.S.H.)

chaque droite de corrélation entre les deux variables retenues, s'observe une grande dispersion des points (Fig. 25). La méthode de mesure peut être principalement en cause, la période de déshydratation préalable n'étant peut-être pas suffisante, ce qui expliquerait également le peu de contraste obtenu dans les réponses des populations.

C'est la population P5 qui présente le meilleur coefficient de corrélation (0,79) entre et D.S.H.

D'autre part, les coefficients de régression s'avèrent très informatifs sur l'aptitude des populations à répondre à une contrainte hydrique sévère. La population T8 se distingue nettement des cinq autres avec une pente plus faible (Tab. XXXIV), la population pentaploïde P8 , au contraire, a une pente significativement plus forte. Ces résultats confirment ceux déjà vus au paragraphe V.2.3.2 .

V.2.2.3.3. Critique des résultats de mesures de conductance stomatique.

Malheureusement, les résultats précédents ne peuvent être mis en relation avec les mesures de conductance effectuées au même moment sur les mêmes individus. En effet, les tentatives pour mettre en évidence une relation linéaire entre la résistance stomatique (1/conductance) et le potentiel hydrique se sont avérées inutiles (Fig. 26, Annexe V), les coefficients de corrélation étant non conformes.

Les mesures de conductance avec le poromètre Delta-T ont été effectuées sans tenir compte de la lumière et, malgré les multiples corrections réalisées pendant toute la période de mesure, il est difficile de relier celle-ci à D.S.H. et à ψ .

	Terme constant	Coefficient de régression	Test (1)	Coefficient de corrélation	Test (2)
P 9	3.411	0.362	* * *	0.64	* * *
P 5	0.561	0.477	* * *	0.79	* * *
P 7	8.719	0.349	* * *	0.55	* * *
P 13	6.189	0.394	* * *	0.59	* * *
P 8	0.607	0.818	* * *	0.54	* * *
T 8	4.351	0.134	+	0.36	N.S.

Tableau XXXVIV - Régression linéaire entre potentiel hydrique et D.S.H.

V.3 Discussion

Voici, en bref, les principaux résultats de ce chapitre :

- les populations pentaploïdes de friches :

* Population P2 (friche de 6 mois, Bullion).

Lorsque l'alimentation en eau est suffisante, celle-ci montre un root-shoot important (exp. 3) ainsi qu'une grande production en MS (exp. 4).

* Population P3 (friche de 2 ans, Bullion).

En conditions hydriques non contraignantes, cette population montre une grande production en MS surtout allouée aux parties souterraines (RAC et RHI) (exp. 3).

* Population P5 (friche de 6 ans, St Cyr).

Vis-à-vis d'une sécheresse momentanée, elle montre une stratégie d'évitement (exp. 6).

* Population P9 (friche de 6 à 7 ans , St Cyr).

En situation non contraignante, elle a une production de tiges importante (exp. 4). Elle montre une très faible production racinaire, lorque la lumière est limitante (exp. 6).

* Population P7 (friche ancienne, St Cyr).

En conditions hydriques non limitantes, cette population produit beaucoup de tiges (exp. 4).

- les populations pentaploïdes de zones intermédiaires :

* Population P1 (bord de chemin, Villiers-le-Bâcle).

En condition hydrique contraignante, elle produit peu de rhizomes. On note une grande quantité de feuilles sèches chez cette population, indiquant un turn-over rapide. En cas de contrainte momentanée, elle montre une stratégie d'évitement (exp. 5).

* Population P13 (bord de chemin, Villiers-le-Bâcle)

Lors de contraintes hydriques et lumineuses, cette population produit une quantité importante de biomasse aérienne (exp. 6).

- les populations pentaploïdes forestières :

* Population P4 (bois, Bullion)

En cas de contrainte hydrique importante, cette population a une bonne efficience hydrique et montre une stratégie d'évitement (exp. 5)

* Population P8 (forêt, Bullion)

Lors de carences hydriques sévères, cette population produit beaucoup de biomasse aérienne (exp. 5)

- les populations tétraploïdes :

* Population T1 (Orsay)

Lorsque l'eau n'est pas limitante, cette population alloue une quantité de MS très importante dans les rhizomes (exp. 3). Par contre, elle produit peu de biomasse aérienne (exp. 5) dans les mêmes conditions hydriques. En cas de sècheresse momentanée, elle ne montre pas de stratégie d'évitement (exp. 5).

* Population T3 (Orsay)

Comme la précédente population, celle-ci ne montre pas de stratégie d'évitement lors d'une carence hydrique subite.

* Population T4 (Auffargis)

Quand les conditions ne sont pas contraignantes, cette population alloue une grande quantité de MS aux parties aériennes. En cas de contrainte hydrique, elle montre une production de rhizomes importante (Exp. 3).

* Population T5 (Auffargis)

En cas de contrainte hydrique sévère, elle produit beaucoup de rhizomes (Exp. 3) et paradoxalement une importante biomasse aérienne (Exp. 5). Par contre lorsque les conditions hydriques ne sont pas limitantes, celle-ci montre une faible plasticité phénotypique, en considérant l'ensemble de la biomasse totale (Exp. 3).

* Population T7 (Limours)

Cette population montre un relatif évitement à la sécheresse.

* Population T8 (St-Cyr)

On observe une faible plasticité phénotypique chez cette population lorsque l'alimentation hydrique est suffisante. Par contre, il n'y a pas de stratégie d'évitement à la sécheresse.

Les réponses des populations de *H. mollis* vis-à-vis de variations expérimentales de facteurs abiotiques importants tels que l'EAU et la LUMIERE peuvent être interprétés sous deux angles différents : d'une part selon la nature des pressions environnementales, responsable de la plasticité phénotypique des individus, d'autre part en fonction du nombre chromosomique (tétraploïde ou pentaploïde) des populations récoltées.

En d'autres termes, il faut tenir compte de l'"histoire écologique" et de l'"histoire génétique" de chaque population lors de l'analyse de son comportement vis-à-vis de pertubations expérimentales .

Les deux critères utilisés dans ce chapitre sont, en premier lieu, la production de MS et les différentes allocations à l'ensemble des parties de l'appareil végétatif, en fonction de modifications de facteurs environnementaux et, par ailleurs, les réponses à une carence hydrique momentanée (potentiel hydrique par exemple).

D'autre part, on doit rappeler que, pour des raisons déjà évoquées, nous n'avons pas connaissance des allocations de biomasse à la reproduction sexuée, critère pourtant très informatif, et que notre seule alternative consiste à juger de l'importance accordée à la mise en réserve dans des organes spécialisés assurant une certaine pérennité du génotype. Il n'est pas exclu qu'il y ait là aussi une dérive, peut-être en partie responsable du maintien du polymorphisme dans des populations où la reproduction sexuée est très aléatoire. Ceci a déjà été prouvé expérimentalement chez d'autre espèces (DEMARLY, 1977).

- Lors de carences hydriques importantes, les cytotypes tétraploïdes et pentaploïdes offrent des réponses distinctes :

* vis-à-vis d'une sécheresse momentanée, les populations pentaploïdes, quelles que soient leur origine écologique montrent un abaissement rapide du potentiel hydrique provoquant une fermeture des stomates plus précoce que ce qui est observé chez les populations tétraploïdes. Mais ceci ne peut être interprété sous l'angle d'une quelconque "adaptation" à la sécheresse, on parlera plutôt d' "évitement".

Ce type de réponse rapide vis-à-vis d'une pertubation peut être, vraisemblablement relié aux caractères instable et variés de la gamme

d'habitat des populations pentaploïdes.

* Au contraire, l'ensemble des populations tétraploïdes ne semble pas présenter de type de stratégie cohérente vis-à-vis d'une sécheresse momentanée. Ceci est probablement une caractéristique génotypique de populations provenant de milieux relativement tamponnés, donc sujets à de faibles écarts hydriques, comme le sont les biotopes forestiers.

Concernant l'allocation de biomasse aux parties souterraines, lors de conditions contraignantes, il est possible d'avancer quelques remarques supplémentaires :

- les populations tétraploïdes montrent un root/shoot supérieur à celui des pentaploïdes, conséquence d'une forte allocation de biomasse aux rhizomes. Ces derniers représentant des organes de propagation importants chez *H. mollis*, il s'agit peut-être d'une stratégie à la fois reproductive et d'exploration du sol vis-à-vis de contraintes hydriques.

Pour l'ensemble des populations, on peut penser que la faible production en rhizomes est compensée par une floraison moins aléatoire.

Si l'intensité de l'éclairement ne semble pas discriminante sur le terrain pour différencier les deux cytotypes, ce facteur s'avère accentuer les faits précédents : en conditions limitantes, il apparaît dans ce cas une plus grande différence de production de rhizomes entre les deux formes polyploïdes.

On peut penser, à ce propos, que s'additionnent une caractéristique génétique et l'influence d'une longue sélection sur des populations (tétraploïdes) dont l'habitat a toujours été forestier. Il apparaît en effet probable que les populations tétraploïdes soient plus anciennes, donc "stabilisées" depuis plus longtemps, que la plupart des populations pentaploïdes.

- <u>en conditions hydriques optimales</u> il semble que les populations pentaploïdes produisent plus de racines que les tétraploïdes, sans qu'il soit possible d'établir une réelle distinction entre les populations pentaploïdes ayant une origine écologique différente.

Ceci peut être mis en relation avec une légère tendance à une consommation en eau plus importante de ce cytotype, en conditions hydriques non limitantes.

Conclusion

Les cytotypes tétraploïde et pentaploïde de l'espèce *H. mollis* présentent, en région parisienne, des amplitudes écologiques distinctes. Le tétraploïde se cantonne exclusivement dans les communautés forestières de type Quercion robori-petraeae R. Tx. 1931, tandis que le pentaploïde possède une gamme d'habitats plus étendue. On le rencontre dans les friches aprés culture, les prairies et les communautés forestières. On peut trouver ces cytotypes en contact, mais apparemment pas en mélange.

Du point de vue caryologique, le déroulement de la méiose s'avère régulier chez le tétraploïde. On dénombre, dans tous les cas, 14 bivalents au stade diacinèse, ce qui n'apparaît pas en accord avec les observations de ZANDEE (1981). C'est probablement, pour les populations étudiées, l'indication d'une certaine stabilité de cette forme polyploïde. Elle représenterait vraisemblablement un allopolyploïde segmentaire, au sens de GRANT (1971), en cours de diploïdisation.

Chez le pentaploïde, l'observation des méioses révèle, chez certains individus, l'existence de liaisons suprachromosomiques (DU PRAW, 1970). Le dénombrement des chromosomes ainsi liés permet de penser qu'il pourrait s'agir du set haploïde complet provenant d'*Holcus lanatus*. Un point supplémentaire confirme la réalité de cet exemple de ségrégation génomique : il s'agit de l'observation de chromosomes retardataires à l'anaphase I, qui, également dénombrés, pourraient représenter le stock haploïde d'*H. lanatus*.

Il est important de souligner que les observations précédentes sont nouvelles pour le taxon. Ceci est sans aucun doute le signe de relations génétiques récentes entre *H. lanatus* et *H. mollis*. On peut rappeler que ces résultats concernent une population pentaploïde en contact avec une population tétraploïde.

Malgré cette situation, il ne semble pas qu'il y ait hybridation directe entre les deux formes même si la probabilité de cet événement n'est pas nulle (BEDDOWS, 1971), mais plutôt fécondation anémophile de *H. lanatus* par du pollen non réduit du tétraploïde. La présence de ce dernier taxon dans la plupart des stations des populations pentaploïdes est un point important en faveur de cette hypothèse.

Population	P 1		P 2		P 3		P 4		P 5		P 6		P 7		P 8	
2n	35		35		35		35		35		35		35		35	
Origine écologique	bord de chemin VILLIERS		jeune friche BULLION		jeune friche BULLION		bois BULLION		friche 6 ans St-CYR		friche 1 an St-CYR		vieille friche St CYR		forêt BULLION	
	C O N T R A I N T E										E X P E R I M					
Type d'expérience	forte	faible	forte	faible	forte	faible	forte	faible	forte	faible	forte	faible	forte	faible	forte	faible
EXPERIENCE 1 - 4 types de sols : SP6, SP4, ST1, ST3. contrainte nutritive dans le sol SP6.							comportement intermédiaire pour l'ensemble des variables	RAC*			RS*	BT↓				
EXPERIENCE 2 - - 1 bloc témoin - 1 bloc avec engrais.							FS* RAC* BT*	FS RAC			FV* RHI	RHI				
EXPERIENCE 3 - Gradient hydrique. contrainte hydrique forte pour les traitements I et II.				RS	FV	BS* RAC* RHI* BT*	FS RAC	RS								
EXPERIENCE 4 - Gradient hydrique. contrainte hydrique.			FS* FV BT	TG BT				FV								
EXPERIENCE 5 - Contrainte lumineuse : 1 - contrainte hydrique forte 2 - contrainte hydrique faible	RHI↓ évitement* turnover FS important						Lum FV évitement* EFF	FV Lum RAC BA EFF*							FS	BT
EXPERIENCE 6 - Contrainte lumineuse : 1 - contrainte hydrique forte 2 - contrainte hydrique faible									FS évitement* sècheresse					BT* BS* RAC		

TABLEAU 1 - TABLEAU SYNTHETIQUE DE L'ENSEMBLE DE LA PARTIE EXPERIMENTALE.

P 9		P 13		P 19	
35		35		35	
friche St-CYR		bord de chemin VILLIERS		vieille friche BULLION	
E N T A L E					
forte	faible	forte	faible	forte	faible
	TG B			TG*	
Lum RAC↓		FV BT Lum BT* Lum FV*			

T 1		T 3		T 4		T 5		T 7		T 8	
28		28		28		28		28		28	
forêt BGN ORSAY		forêt campus ORSAY		Carpinion AUFFARGIS		futaie AUFFARGIS		bois LIMOURS		forêt St-CYR	
CONTRAINTE EXPERIMENTALE											
forte	faible	forte	faible	forte	faible	forte	faible	forte	faible	forte	faible
FS* RHI	RHI* FV* BT*	RHI	RHI* BT*								
BT↓	FV*	RHI* BS* RS*	RHI BS* RS*								
	FS RHI*			RHI	FV*	RHI RS	FV BT*↓				
RHI pas d'évitement	RS BA↓	BT↓	RAC faible évitement			FV pas d'* évitement		évitement sécheresse	Lum RHI		
										évitement↓	BT*↓

Légende	
FV Feuilles Vertes FS Feuilles Sèches TG Tiges RAC Racines RHI Rhizomes BA Biomasse Aérienne BS Biomasse Souterraine BT Biomasse Totale	B "niche breadth" (amplitude de la niche écologique) Lum contrainte lumineuse EFF Efficience hydrique * tendance significative (< 5%) ↓ production la plus faible

De ce fait, il est logique de penser que les pentaploïdes ainsi obtenus vont se trouver préférentiellement dans le rayon de dissémination du parent femelle *H. lanatus*. Ceux-ci ne sont pas éliminés par compétition interspécifique. Par la suite, l'expansion de ces individus, issus de croisement interspécifique, dans une gamme d'habitats variés, généralement supérieure à celle des parents, semble en parfaite concordance avec ce qui est observé chez de nombreuses espèces (LEWIS, 1980).

Cette interprétation, ainsi que l'observation de l'absence probable de l'hybride triploïde en région parisienne, remet en cause le schéma phylogénétique de JONES (1958) concernant l'origine des pentaploïdes, accepté par l'ensemble de la bibliographie (ZANDEE, 1981). La mise en évidence de l'existence d'un pollen non réduit dans des proportions permettant d'admettre l'hypothèse précédente mériterait une étude ultérieure.

Cependant une restriction à une telle hypothèse peut tenir dans l'absence de floraison du tétraploïde en forêt, mais les cultures expérimentales montrent que celui-ci fleurit normalement en conditions environnementales non limitantes.

Quelques hypothèses explicatives des répartitions différentielles entre populations tétraploïdes et pentaploïdes de *H. mollis* observées peuvent être avancées, compte-tenu des résultats de la partie expérimentale (tab.I) qui peuvent être ainsi résumés :

- <u>par rapport à une disponibilité en éléments nutritifs</u> :

une population pentaploïde, issue d'une friche pauvre (surtout en azote) dénote vis-à-vis d'une importante quantité d'éléments nutritifs disponibles, une faible plasticité phénotypique. Produisant peu de biomasse aérienne, celle-ci présente un type de stratégie "économe" amenant son maintien dans un milieu contraignant.

Dans les mêmes conditions de disponibilité en éléments nutritifs, une population pentaploïde forestière montre un développement racinaire important pouvant permettre une meilleure prospection du milieu souterrain.

Les populations tétraploïdes issues de biotopes forestiers relativement plus riches révèlent, dans les mêmes conditions

environnementales, une plus grande plasticité phénotypique que les pentaploïdes et se caractérisent par une très importante allocation de biomasse aux rhizomes.

- Vis-à-vis de variations hydriques :

il n'apparaît pas de distinction entre les réponses des populations pentaploïdes en fonction de leur origine écologique.

En cas de sécheresse momentanée, on observe une chute rapide du potentiel hydrique chez les individus pentaploïdes provoquant une fermeture précoce des stomates, donc minimisant les pertes d'eau ultérieures, mais bloquant les processus de synthèses métaboliques.

Pour un même déficit de saturation hydrique, cette fermeture est plus différée chez les populations tétraploïdes.

En ce qui concerne, l' allocation de biomasse aux parties souterraines, une nette distinction apparaît entre pentaploïde et tétraploïde : lors de carences hydriques sévères, une importante production de rhizomes s'observe chez les tétraploïdes.

Par contre en conditions hydriques non limitantes, la plupart des populations pentaploïdes s'avèrent présenter une production de racines élevée.

- vis-à-vis d'une contrainte lumineuse :

l'effet de ce facteur ne semble pas discriminer un groupe de populations en particulier. Tout se passe comme s'il n'y avait pas d'accommodation à un déficit de lumière.

Ces divers éléments permettent de dégager les principales tendances suivantes :

- en situation environnementale contraignante, le cytotype tétraploïde produit plus de rhizomes que le pentaploïde. Cette réponse différentielle peut être interprété à deux niveaux :

* du point de vue démographique, elle peut représenter une compensation par multiplication végétative aux aléas de la floraison.

* du point de vue de la maintenance des individus, elle peut correspondre à un accroissement des possibilités de prospection du biotope

(donc de ses ressources).

Par contre, le cytotype tétraploïde ne semble pas pouvoir développer des mécanismes physiologiques précis vis-à-vis d'une sécheresse momentanée. Ceci peut expliquer son cantonnement aux stations forestières, tamponnées du point de vue hydrique et son absence des biotopes plus contrastés.

De telles caractéristiques ont une influence directe sur la biomasse souterraine et donc sur le rapport "biomasse souterraine sur biomasse aérienne", celui-ci devenant supérieur à celui du pentaploïde en condition de contrainte.

Enfin vis-à-vis d'une sécheresse momentanée, l'ensemble des populations pentaploïdes semble présenter une réaction d'évitement de la contrainte par abaissement plus brusque du potentiel hydrique des talles que chez le tétraploïde. Notons également que, dans les mêmes conditions, certaines populations pentaploïdes possèdent un turn-over plus rapide que le tétraploïde pour la biomasse aérienne, puisqu'on note une quantité de feuilles sèches importante.

- En conditions environnementales non limitantes, l'aptitude globale des populations pentaploïdes, indépendamment de leur origine écologique à produire significativement plus de racines que les tétraploïdes est sans doute à mettre en relation avec la présence du stock haploïde complet de l'espèce cespiteuse *H. lanatus*, dans le génome de ce cytotype.

D'autre part, d'une manière générale, les populations pentaploïdes forestières produisent plus de MS que les tétraploïdes, ce qui semble pouvoir être mis au compte de la vigueur hybride.

L'ensemble des résultats obtenus à partir des expériences conduites au cours de ce travail demande à être complété par des études *in situ* sur les modalités de production en fonction de conditions environnementales mesurées et non plus contrôlées.

Ainsi, des études expérimentales de dynamique de croissance pourraient vraisemblablement révéler d'autres éléments explicatifs de la répartition différentielle des deux cytotypes. De même, une comparaison des modalités d'aptitude à la floraison (puisque contrairement aux données bibliographiques, les deux cytotypes fleurissent) en conditions environnementales non limitantes permettrait d 'expliciter les stratégies démographiques respectives des deux formes polyploïdes.

Enfin, une analyse expérimentale de la compétition intercytotype,

analyse d'ailleurs entreprise dans le prolongement de ce travail, s'avère indispensable à la compéhension de l'évolution de la répartition des deux formes polyploïdes.

Cependant, d'ores et déjà, la remarque de LUMARET (1981) relative aux deux cytotypes (diploïde et tétraploïde) de *Dactylis glomerata* semble pouvoir s'appliquer au cas d' *Holcus mollis*, en région parisienne dans la mesure où l'homme favorise l'extension des biotopes perturbés (friches, bords de chemins, talus) plus propices au pentaploïde qu'au tétraploïde, ce dernier y apparaît peu à peu condamné à la régression, si ce n'est à une élimination totale.

REFERENCES.

BEDDOWS, A. R. 1938 - Notes on the shoot-bud prophylls of certain *Phleum*, *Alopecurus*, *Agrotis* and *Holcus* sp. Welsh J. Agric. 14, 245-246.

BEDDOWS, A. R. 1961 - Flowering behaviour, compatibility and major gene differences in Lanatus L. New Phytologist, 60 : 312 - 324.

BEDDOWS, A. R. 1971 - The inter and intraspecific relationships of Holcus lanatus L. and H. mollis L. sensu lato. (Graminea). Bot. J. Linn. Soc. G. B. 64(2) : 183 - 198.

BEDDOWS, A. R. and JONES, K. 1953 - Chromosome numbers in *Holcus mollis* Nature, 171, 938 - 39.

BENZECRI, J. P. 1966 - Leçons sur l'analyse factorielle et la reconnaissance des formes. Cours Inst. Statis. Univ. Paris XI.

BERENDSE, F. and R. AERTS, 1984 - Competition between *Erica tetralix* L. and *Molinia caerulea* L. Moench as affected by the availability of nutrients. Acta Oecologica/ Oecol. Plant. 5 : 3-14.

BERENDSE, F. and R. AERTS, 1987 - Nitrogen - use- efficiency : a biological meaningful definition ? Functional Ecology 1.

BOSEMARK, N. O. 1957 - Further studies on accessory chromosomes in grasses. Hereditas, 43, 236 -297.

BOURNERIAS, M. 1984 - Guide des groupements végétaux de la région parisienne. SEDES, Masson, Paris, 3eme édition, 483 p.

BOUYOUCOS, G. J. 1929 - A new simple and rapid method for determining the moisture equivalent of soils and the role of soils colloids on the moisture equivalent. Soil. Sci. 27, 233 - 240.

BÖCHER, T. W. and LARSEN, K. 1958. Geographical distribution of initiation of flowering, growth habit, and other characters in *Holcus lanatus*. Bot. Notiser, 11, 1 : 289 - 300.

BRAUN-BLANQUET, J. and RÜBEL, M. 1952 - Flora von Graubunden. Berlin.

CALVET, C. 1984 - Climatologie de la région parisienne. Données et statistiques. Ministère des Transports. Direction de la Météorologie.

CARTIER, D. et BLAISE, S. 1986 - Geographical distribution ecology and cyanogenesis polymorphism in *Lotus corniculatus* L./ *Lotus alpinus* (DC) Schleicher from South-West, France. Journ. of History, 20, 1435-1441.

COLWELL, R. H. and FUTUYMA, D. J - 1971. On the mesurement of niche breadth and overlap. Ecology, 52 : 567 - 576.

COSTE, H. 1937 - Flore descriptive et illustrée de la France, de la Corse et des contrées limitrophes. Paris. Librairie Sciences et Arts. Tome III. 807 p.

CRAMER, J. 1983 - Colloques phytosociologiques de J. M. GEHU. VII. Les Lisières forestières. Lille.(de FOUCAULT et al. ,1983 in CRAMER).

DAGNELIE, P. 1975 - Théorie et méthodes statistiques. Applications agronomiques. Vol II. Les méthodes de l'inférence statistique. Les Presses agronomiques de Gembloux. 463 p.

DARLINGTON, C.D. and WYLIE, A.D. 1955. Chromosome atlas of flowering plants. London George Allen and Unwin Ltd.

DEMARLY, Y. 1977 - Génétique et amélioration des plantes. Masson, Paris, 287 p.

DUPRAW, E. J. 1970. DNA and chromosomes. Holt Reinehart and Winston, New York.

DUCHAUFOUR, P. 1984 - Pédologie. Collection Abrégés, Masson, Paris, 220 p.

DVORAK, J. 1969 - Ke studiu generatiuniho rozmnozovani Holcus mollis L. Acta Univ. Agr. , A. 17, 3 : 595 - 600.

DVORAK, J. 1970 - Ke studiu generatiuniho rozmnozovani Holcus mollis L. Acta Univ. Agr. , A. 18, 1 : 51 - 56.

EHRENDORFER, F. 1981 - Polyploidy and distribution. P. 45 - 60 in W. H. LEWIS. ed. Polyploidy : Bological relevance. Plenum, New York.

ESCARRE, J. HOUSSARD, C. DEBUSSCHE, M. LEPART, J. 1983 - Vegetation and soil in Mediterrean old fields : succession study in Montpellier region. Acta Oecologica, vol. 4 n° 3.

ESCARRE, J. HOUSSARD, C. et J. P. BRIANE, 1985 - Genotypic and phenotypic variation within *Rumex acetosella* L. populations along a secondary succession. In Genetic Differentiation and Dispersal in Plants. Edited by P. JACQUARD et al. Springer verlag Berlin Heidelberg, 223 - 237 p.

FEDOROV, E.T. 1969 - Chromosome numbers of flowering plants. Leningrad. Reprint otto Koenigstein. 1974 p.

FERNANDES, A. and M. QUEIROS. 1969 - Contribution à la connaissance cytotaxonomique des Spermatophyta du Portugal. I. Gramineae. Bol. Soc. Bot. 53, 3 - 140.

FINLAY, K. W. and WILKINSON, G. N. 1963 - The analysis of adaptation in a plant breeding programme. Aust. J. Agric. Res. , 14, 742 - 754.

GARBUTT, K. and BAZZAZ, F. A. 1982 - Leaf demography, flower production and biomass of diploid and tetraploid populations of *Phlox drummondii* Hook on a soil moisture gradiant. New Phytol. 93, 129 - 141.

GORENFLOT, R. et RAICU, P. 1980 - Cytogénétique et évolution. Masson, Paris, 181 p.

GRANT, V. 1971 - Plant speciation. New York. Columbia University Press, 435

p.

GRENIER, M. et GODRON M. 1856 - Flore de France. Paris Librairie de l'académie impériale de Médecine. 779 p.

GUINOCHET, M. et DE VILMORIN, R. 1973, 1975, 1978, 1982, 1984. Flore de France. Paris, éd. du C.N.R.S. 1879 p.

HITCHCOCK, A. S. 1935 - Manual of grasses of the United States. Washington.

HULBERT, S. H. 1978 - The measurement of niche overlap and somes relatives Ecology, 59(1), 67 - 77.

JONES, K. 1954 - A consideration of certain aspects of cytotaxonomic investigation in the light of results obtained in *Holcus* . VIII Cong. Int. Bot., Rapp et Larwn, 9-10 : 75 - 77.

JONES, K. 1957 - Some aspects of plant variations : the grasses. Progress in the study of the British flora. Lowsley, J. E., ed. 45 - 55. B. S. I. London.

JONES, K. 1958 - Cytotaxonomic studies in Holcus. The chromosome complex in Holcus mollis L. New Phytologist, 57, 2.

JOWETT, G. H. and SCURFIELD, G. 1952 - Statistical investigation into the success of *Deschampsia flexuosa* and *Holcus mollis*. J. Ecol, 40 - 393.

KOZHURAROW, S. J. and KUZMANOV, B. A. 1968 - Cytotaxonomic studies on Bulgarian. Gramineae II. IZW. Botan. In. t. A. N. 18, 61 - 66.

LACOURT, J. 1981 - Clé de détermination des groupements végétaux de l'Ile de France. Université de Paris - Sud, Orsay, ronéotypé, 76 p.(non cité).

LAMADE, E. et S. BLAISE - 1985 - *Holcus mollis* L. ssp. *mollis*. Bull. Soc. Ech. Pl. Vasc. (Liège), 21, 67.

LANDWEHR, J. 1976 - Atlas van de Nederlandse grassen. Ed. B.V.W.J. Thieme et Cie- Zntplen.

LEVINS, R. 1968 Evolution in changing environments. Some theoretical explorations. Princeton University Press, 120 p.

LEWIS, H.W. 1980 - Polyploidy. Biological Relevance. Vol. 13, Plenum Press, New york and London, 583 p.

LITARDIERE, R. de 1949 - Nombres chromosomiques dans le genre Holcus L. C. r. Hebd. Seanc. Acad. Sci. Paris 228, 1786 - 1787.

LÖVE, A. 1964 The biological species concept and its evolutionary structure. Taxon, 13 : 33 - 45.

LUMARET, R. 1981 - Structure génétique d'un complexe polyploïde : Dactylis glomerata L. (Fam. graminéees). Relation entre le polymorphisme enzymatique et certains aspects de la biologie, de l'écologie et de l'évolution de l'espèce. Thèse d'état. Université des Sciences et

Techniques du Languedoc. Montpellier. 168p

MAIRE, R. 1955 - Flore de l'Afrique de Nord. Ed. Paul Lechevallier. Paris. vol

METCALFE, C. R . 1960 - Anatomy of the Monocotyledones. Part I; Gramineae. Oxford, 732 p.

MEUSEL, H., JÄGER, E., WEINERT, E. 1965 - Vergleickende chorologie der zentraeuropaïschen Flora. Vergustav Fisher Verlag Jena. 584 p. 45 - 46.

MONTEGUT, J. et JAUZEIN, P. 1983 - Graminées (Poaceae) nuisibles en agriculture. Edition S.E.C.N. Aubervilliers. 538 p.

MORAND, D. 1987 - Relation entre la croissance et l'alimentation azoté de quelques populations d'*Anthoxanthum odoratum* L. et d'*Arrhenatherum elatius* (L.) et C. Presl var vulgare Koch, du Bassin Parisien. These Doct. en Sci. Université Paris-Sud, Orsay, 181 p.

MULLER, J. 1957 - Etude des sols du Hurepoix. Annales agro., 8. 3. pp. 343 - 432.

OBERDORFER, E. 1970-1979 - Pflanzensoziologie. Excursions Flora. Verlag Eugen Ulmer. Stuttgart. 997p.

OSTERGREEN and HENSEN, 1962 - A squash technique for chromosome morphological studies. Hereditas, 48 : 332-341.

OVINGTON, J. D. and SCURFIELD, G. 1956 - *Holcus mollis* L. in Biol. Fl. Brit. Is. Journal of Ecology. London.

PARRISH, J. A. D. and F. A. BAZZAZ, 1982 - Responses of plants from three successional communities to a nutrient gradient. Journal of Ecology, 70, 233 - 248.

POSPISILOVA, J. 1973 - Water potential. Water saturation deficit relationship during dehydratation and resaturation of leaves. Biol. Plant. 15/4, 290 - 293.

POSPISILOVA, J. 1975 - Development of water stress in kale leaves of different insertion levels. Biol. Plant. 17(6), 392 - 399.

QUEIROS, M. 1973, Contribuiçào para o conhecimento citotaxoxomico das Spermatophyta de Portugal . I. Gramineae, suppl. 2. Bol. Soc. Brot. 48, 81 - 98.

SCHOLANDER, P.F., HAMMEL, H. T. BRADSTRETTE, D. and HEMMINGSEN, EA, 1965 - Sap pressure in vascular plants. Science, 148, 339 - 346.

SCURFIELD, G. and BOSWELL, J. G. 1953 - Microbiology of acid soils. III. The analysis of profiles under *Deschampsia flexuosa* and *Holcus mollis*. New Phytol., 52, 178.

SHOENER, T. W. 1970 - The Anolis lizards of Bimini : Ressource partitioning in a complex fauna. Ecology, 49, 704 - 726.

SIMONET, M. 1934 - Sur la valeur taxinomique de l'Agropyrum acutum Roehm. et S. Controle cytologique. Bull. Soc. Bot. Fr., LXXXI, 801-814.

SKALINSKA, M. and E. POGAN. 1971 - Further studies in chromosome numbers of Polish Angiosperms. IX. Acta Biol. Cracov, Ser. Bot. 14, 198 - 213.

SOLTNER, D. 1985 - Les bases de la production végétale. Phytotechnic générale. Tome 1 : le sol. Ed. Collection Sciences et techniques Agricoles, Sainte - Gemmes-sur-Loire. 440 p.

SOUCHON, C. 1972 - Caractérisation et étude écophysiologique comparée d'écotypes stationnels de *Cardamine pratensis* L. Thèse, Orsay, 138 p.

STÄHLIN, A. 1929 - Morphologische und cytologische Untersuchungen an Gramineen. Pflanzenbau. 330 - 98.

STEBBINS, G. L. 1950 - Variation and evolution in plants. Columbia University Press, New York.

STOCKER, O. 1929 - Das Wasser Deficit von Gefässpflanzen in verschiedenen Klimazoren Planta, 7, 382 - 387.

TISCHLER, G. 1950 - Die chromosomenzahlen der Gefässpflanzen Mitteleuropas. S. Gravenhage, Uitgeverij Dr. W. Junk : 1-263.

TOULEMONDE, G. 1981 - Etude synsystématique des groupements prairiaux des Arrhenatheretea et Festuco-Brometea. Approche écophysiologique d'un taxon : *Lathyrus pratensis* L. Thèse, Orsay. 144 p.

TUTIN, T. G. 1980 - Holcus. Flora Europea. T. G. TUTIN et al. ed. Vol. 5, 230 - 231.

VARTANIAN, N. et LEMEE, G. 1984 - La notion d'adaptation à la sécheresse. Bull. Soc. Bot. Fr. 131. Actual. bot. 1984(1), 7 - 15.

WALTER R. 1973. *Holcus mollis* L. in Poland. Karyological investigations. Acta Biol. Crac, Ser. Bot 16 - 227 - 233.

WALTER, R. 1977 - *Holcus mollis* in Poland. part 2. Studies in the origin of polyploïd types. Acta biol Cracov Ser Bot 20 (1-2). 113 - 132.

WALTER, R. 1980. *Holcus mollis* in Poland. 3. Embryological studies. Grodzka 52, 31 - 044. Krakow. Pol. Acta Biol. Cracov. Ser. Bot. 22(1). 7 - 20.

WEATHERLEY, P. E. et SLATYER, R. O. 1957. Relationship between relative turgidity and diffusion pressure deficit in leaves. Nature, 179, 1085 - 1086.

WEIN, K. 1914 - *Holcus lanatus* x *Holcus mollis* (x *Holcus hybrida*). Bot. Centralbl. 125 : 477.

ZANDEE, M. 1981. Studies in the *Holcus lanatus* - *Holcus mollis* complex. Poaceae. Gramineae. 1. A. Cytotaxonomic survey. P. Kon. Ned. C. 84(4)

: 479 - 491.

ZANDEE, M. 1982 - Studies in the *Holcus lanatus* - *Holcus mollis* complex. II. Comparative morphology of the spikelet. P. Kon. Ned. C. 85(3), 413-437.

ZOHARY and NUR, 1959 - Natural triploïds in the Orchard Grass *Dactylis glomerata* complex and their significance for gene flow from diploid to tetraploid levels. Evolution, 13, 311 - 17.

Holcus mollis L. (Historique)

1869 - DUVAL-JOUVE, J.
"Sur les feuilles et les noeuds de quelques Graminées".
Bull. Soc. bot. Fr., 106-10.

1904 - LEWTON-BRAIN, L.
"On the anatomy of the leaves of British Grasses".
Trans. Linn. Soc. Lond. Bot., Ser. 2, 6, 315-59.

1906 - WOODHEAD, T.W.
"Ecology of woodland plants in the neighbourhood of
Huddersfield". J. Linn. Soc. Bot., 37, 333-406.

1913 - WEIN, K.
"*Holcus lanatus* x *mollis* (x *Holcus hybridus*) K. Wein, nov.
hybr." Reprium Spec. nov. Regri veg., 13 : 36-37.

1914 - WEIN, K.
"*Holcus lanatus* x *H. mollis* (x *H. hybrida*)".
Bot. Centralbl. 125 : 477.

1929 - STAHLIN, A.
"Morphologische und cytologische Untersuchungen an Gramineen".
Pflanzenbau, 330-98.

1929 - STAHLIN, A.
"Morphologische und Cytologische Untersuchungen en Gramineen".
Wissench. Arch. d. Landw., 1.

1933 - BURR, S.M. and D.M. TURNER
"British Economic Grasses their Identification by the leaf
Anatomy". London, 94 pp.

1934 - TISCHIER, G.
"Die Bedeutung der Polyploidie für die Verbreitung der
Angiosperm, erläutert an den Arlen Schleswig-Holsteins, mit
Ausblick auf andere Pflorengebiete". Bot. Jahrb, 67, 1-36.

1935 - HITCHCOCK, A.S.
"Manual of the grasses of the United States", Washington.

1936 - PRAT, H.
"La Systématique des Graminées". Ann. Sci. nat. Bot., Ser. 10,
18. 165-258.

1937 - ROHWEDER, H.
"Versuch zur Erfassung der mengenmässigen Bedeckung des Darss
und Zingst mit polyploiden Pflanzen. Ein Beitrag zur Bedeutung
der Polyploidie beider Eroberung neuer Lebensräune". Planta, 27,
501-549.

1942 - LOVE A. & D. LOVE
"Chromosome numbers of Scandinavian plant species". Bot. Not.
1942, 19-59.

1942 - CHI, H.H.
"Histogenesis in the roots of *Holcus Sorghum* L. Iowa State Coll". J. Sci., 16, 189-205 (see Herb. Abstract., 13, N° 906-1943).

1947 - OVINGTON, J.D.
"The Ecology of *Holcus mollis*". Ph. D Thesis, Sheffield (ouvrage non publié).

1949 - JOWETT, G.H. and SCURFIELD, G.
"Statistical investigation into the distribution of *Deschampsia flexuosa* and *Holcus mollis*". J. Ecol., 37-68.

1949 - LITARDIERE, R. de.
"Nombres chromosomiques dans le genre *Holcus* L.". C.R. Hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris 228, 1786-1787.

1952 - BRAUN-BLANQUET, J. and RUBEL, M.
"Flora von Graubunden" Berlin.

1952 - JOWETT, G.H. and SCURFIELD, G.
"Statistical investigation into the success of *Deschampsia fluxuosa* association". Ph. D. Thesis, Sheffield.

1953 - SCURFIELD, G. and BOSWELL J.G.
"The *Holcus mollis - Deschampsia flexuosa* association". Ph. D. Thesis. Sheffield.

1953 - OVINGTON, J.D.
"A study of invasion by *Holcus mollis*". J. Ecol., 41-35.

1953 - SCURFIELD, G. and BOSWELL, J.G.
"Microbiology of acid soils. III. The analysis of profiles under *Deschampsia flexuoa* and *Holcus mollis*". New Phytol., 52, 178.

1953 - BEDDOWS, A.R. et JONES, K.
"Chromosome numbers in *Holcus mollis* L.". Nature, 171, 938-39.

1954 - JONES, K.
"A consideration of certain aspects of cytotaxonomic investigation in the light of results obtained in *Holcus*". VIIIe Congr. Int. Bot., Rapp et Laruus, 9-10 : 75-77.

1955 - JONES, K.
"The role of population cytology in evolutionary studies". Heredity, 9 : 418.

1956 - OVINGTON, J.D. et SCURFIELD, G.
"*Holcus mollis* L. in Biol. Fl. Brit. Is.". Journal of Ecology, London.

1957 - JONES, K.
"Some aspects of plant variation : the grasses. Progress in the study of British flora".

1958 - BEDDOWS, A.R.
"Holcus. Rep". Welsh Pl. Breed. Sta; 1950-56, 25-26.

1959 - JONES, K.
"Cytology". Welsh Pl. Breed. Sta. Rep. 1956-1958, 68-71.

1960 - JONES, K.
"Cytology". Welsh Pl. Breed. Sta. Rep. 1959-68.

1961 - LöVE A. et D. LöVE.
"Chromosome numbers of Central and Northwest European Plant species". Opera Botanica, 5, 1-581.

1962 - CARROLL, C.P. et JONES, K.
"Cytotaxonomic studies in *Holcus*. II. Morphological relationships in *Holcus mollis*". New Phytol, 61, 63-71.

1962 - CARROLL, C.P. et JONES, K.
"Cytotaxonomic studies in *Holcus*. III. A morphological study of the triploid F_1 hybrid between *Holcus lanatus* L. and *H. mollis* L.". New Phytol., 61, 72.

1967 - HARBERD, D. J.
"Observation on natural clones in *Holcus mollis*". New Phytol., 66, 401-408.

1967 - GADELLA T.W.J., KLIPHUIS, E.
"Chromosome numbers of flowering plants in the Netherlands. III." K. Akad Wetenschap. Amsterdam Proc. Ser. C, 70, 1:7-20.

1968 - KOZHUHAROW S.J., KUZMANOV B.A.
"Cytotaxonomic studies on Bulgarian". Gramineae II. Izw. Botan. In. t. Blg. A. N. 18, 61-66.

1969 - FERNANDES, A. and M. QUEIROS.
"Contribution à la connaissance cytotaxonomique des Spermatophyta du Portugal. I. Gramineae".
Bol. Soc. Brot. 53, 3-140.

1969 - DVORAK J.
"Ke studiu generatiuniho rozmnozovani *Holcus mollis* L.".
Acta Univ. Agr., A 18, 1, 51-56.

1971 - SKALINSKA, M. and E. POGAN.
"Further studies in chromosome numbers of Polish Angiosperms". IX. Acta Biol. Cracov., Ser. Bot. 14, 198-213.

1971 - BEDDOWS, A.R.
"The inter and intraspecific relationships of *Holcus lanatus* L. and *H. mollis* sensu lato (Graminea)".
Bot. J. Linn. Soc. G.B., 64 (2) : 183-198.

1972 - WALTER, R.
"*Holcus mollis* L. in Poland. I. Karyological investigations".
Acta Biologica cracoviensia, series : Botanica, vol. XVI, 1973.

1973 - LOVE, A. and E. KJELLQUIST.
"Cytotaxonomy of Spanish plants. II. Monocotyledons". Lagascalia 3, 147-182.

1973 - WALTER, R.
"*Holcus mollis* L. in Poland. Karyological investigations".
Acta Biol. Crac; Ser. Bot 16, 227-233.

1974 - QUEIROS, M.
"Contribuiçào para o conhecimento citotaxonomico das Spermatophyta de Portugal. I." Gramineae, suppl. 2. Biol. Soc. Brot. 48, 81-98.

1975 - JONES, K.
"*Holcus* L. Hybridization in the Flora of the British Isles".
C.A. Stace, ed. Academic Press, 575-576.

1977 - WALTER, R.
"*Holcus mollis* in Poland part 2 studies in the origin of polyploid types". Acta biol. Cracov. ser. Bot. 20 (1-2) Reed 1978, 113-132.

1980 - WALTER, R.
"*Holcus mollis* in Poland. 3. Embryological studies".
Grodzka 52, 31-044. Krakow. Pol. Acta Biol. Cracov. ser. Bot.
22 (1), 7-20.

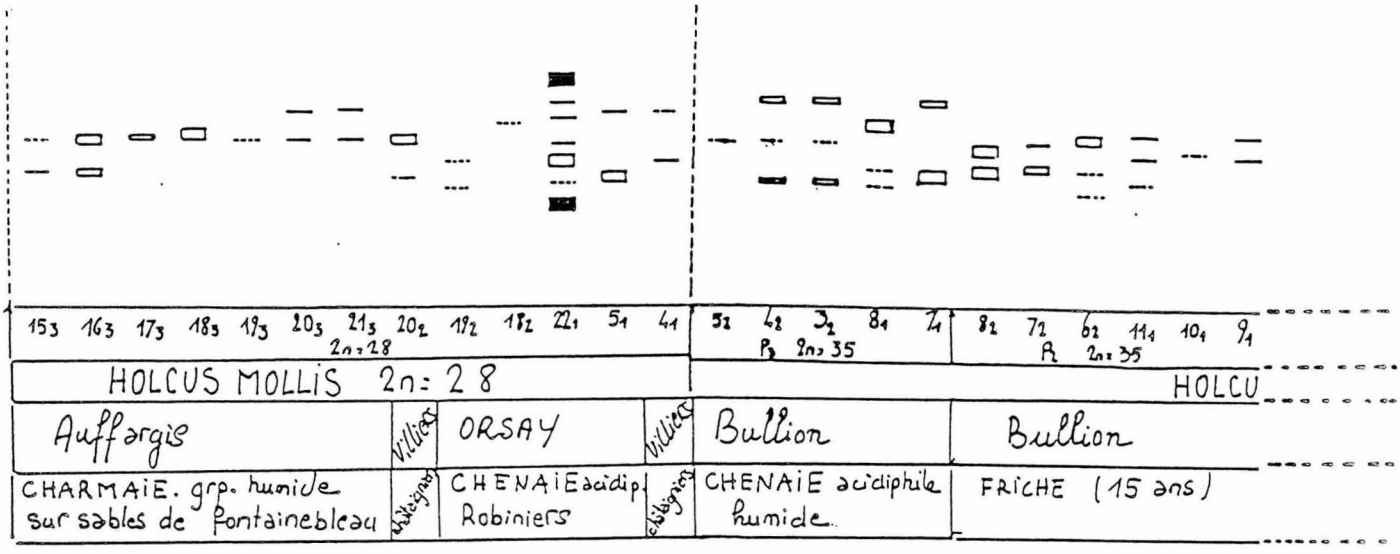
1981 - ZANDEE, M.
"Studies in the *Holcus lanatus*. *Holcus mollis* complex Poaceae.
Gramineae. 1. A. cytotaxonomic survey".
P. Kon. Ned. C, 84 (4), 479-491.

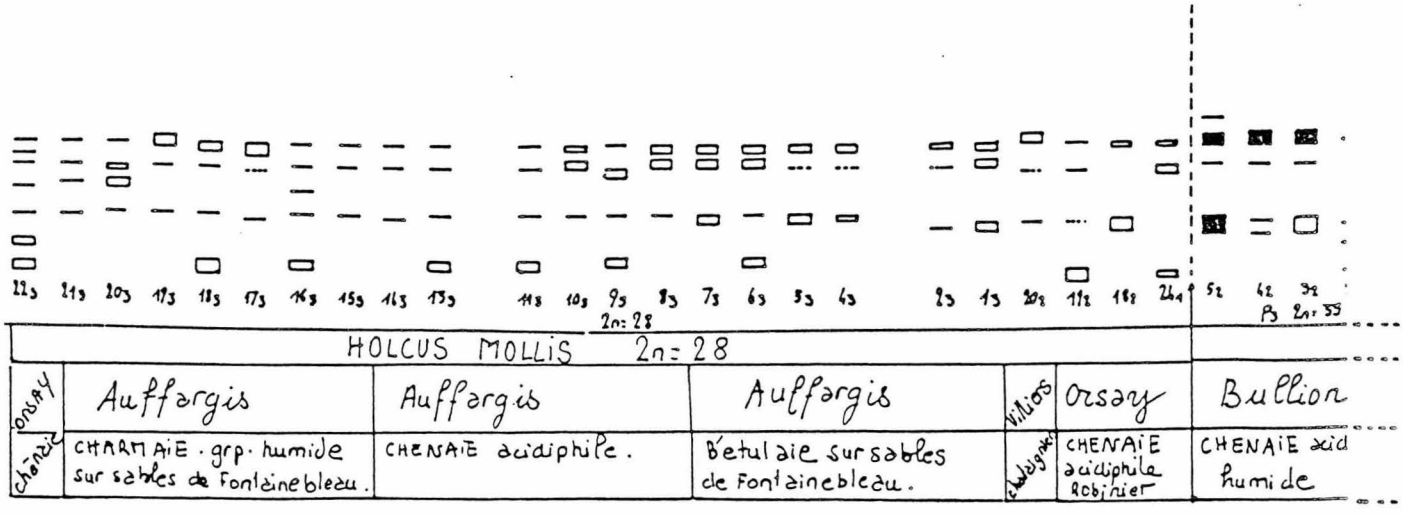
1981 - ZANDEE, M.
"Studies in the *Holcus lanatus*. Holcus mollis complex Poaceae.
Gramineae. 2. Comparative morphology of the Spikelet". P. Kon. Ned.
C. 85 (3), 413-437.

A N N E X E II concerne le chapitre II

A N N E X E IV concerne le chapitre IV

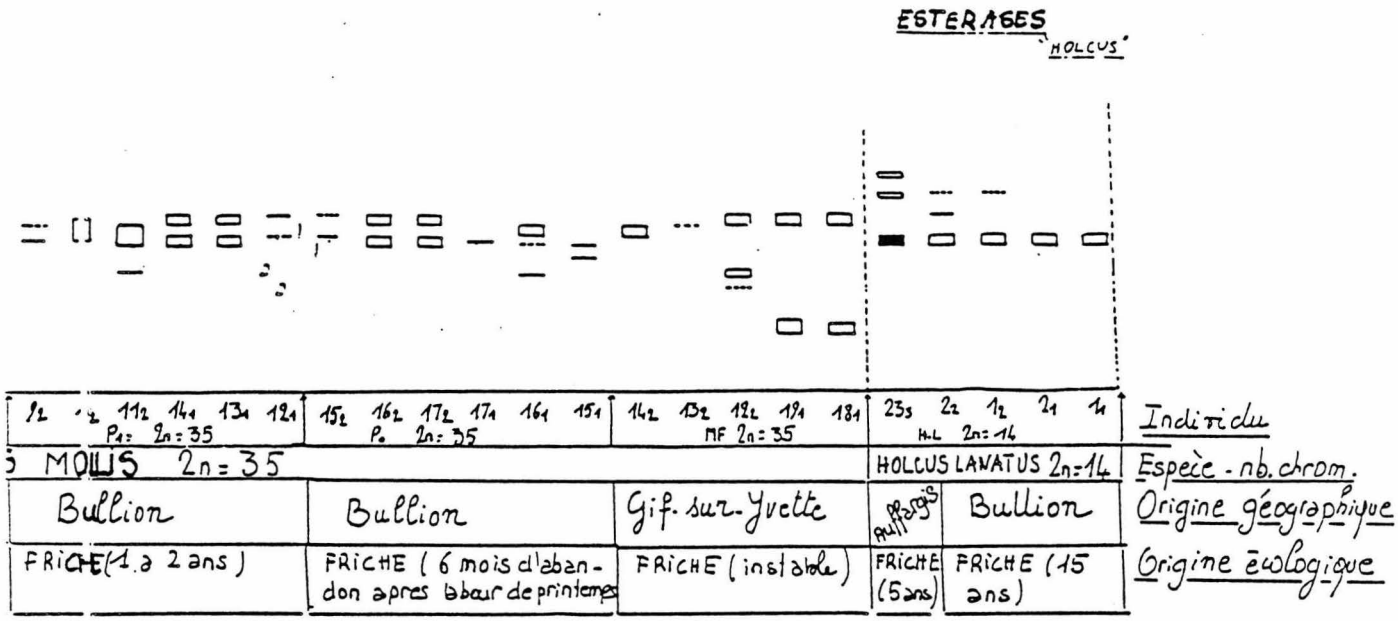
A N N E X E V concerne le chapitre V

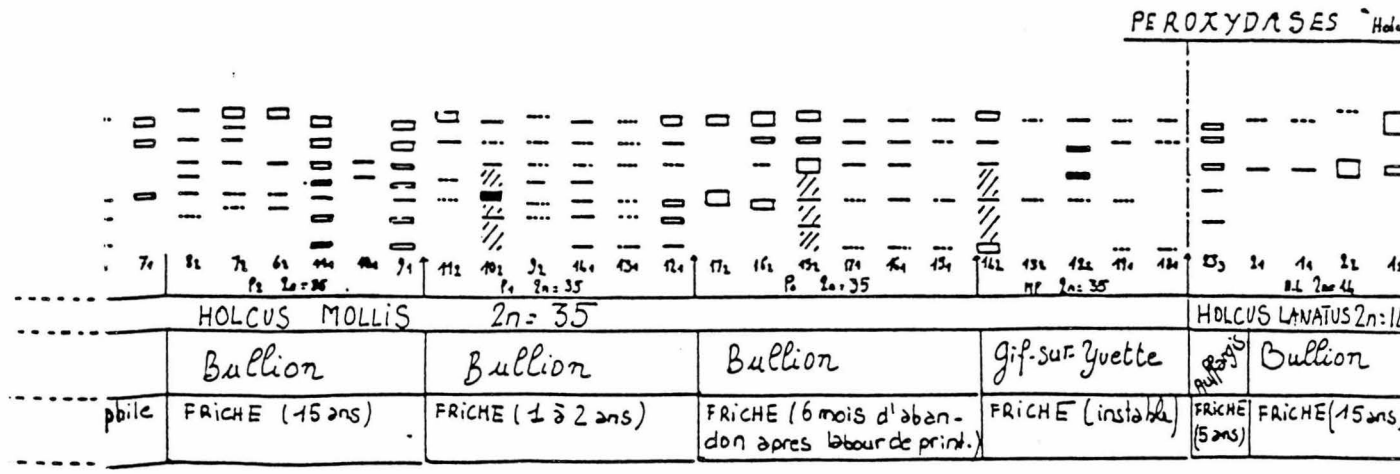

15₃ 16₃ 17₃ 18₃ 19₃ 20₃ 21₃ 20₂ 19₂ 18₂ 22₁ 5₁ 4₁
2n=28
5₂ 4₂ 3₂ 8₁ 7₁ 8₂ 7₂ 6₂ 11₁ 10₁ 9₁
B₃ 2n=35
B₂ 2n=35
HOLCUS MOLLIS 2n=28
HOLCU
Auffargis
Villiers
ORSAY
Villiers
Bullion
Bullion
CHARMAIE. grp. humide sur sables de Fontainebleau
Villiers
CHENAIE acidip. Robiniers
Villiers
CHENAIE acidiphile humide.
FRICHE (15 ans)


22₃ 21₃ 20₃ 17₃ 18₃ 17₃ 16₃ 15₃ 14₃ 13₃ 11₃ 10₃ 9₃ 8₃ 7₃ 6₃ 5₃ 4₃ 2₃ 1₃ 2₂ 1₂ 1₂ 2₁ 5₂ 4₂ 3₂
2n=28
B₃ 2n=35
HOLCUS MOLLIS 2n=28
ORSAY
Auffargis
Auffargis
Auffargis
Villiers
Orsay
Bullion
Chênaie
CHARMAIE. grp. humide sur sables de Fontainebleau.
CHENAIE acidiphile.
Bétulaie sur sables de Fontainebleau.
Villiers
CHENAIE acidiphile Robinier
CHENAIE acid humide

Electrophorèse. Estérases et péroxydases anodiques sur des populations de Holcus mollis de la région parisienne.

ANNEXE II





ANNEXE II

Tableau V -

CARACTERISTIQUES DES POPULATIONS ETUDIEES

FRANCE	- Auffargis (78)	L1, T4, T5, T6
	- Barbizon (77)	T10
	- Bethenont-la-Forêt (77) . . .	H20, H21
	- Bonnières (78)	T9
	- Bullion (78)	P2, P3, P4, P8, P19
	- Conie (28)	T12
	- Domfront (61)	H2
	- Limours (91)	T7
	- Notre-Dame-de-la-Mer (78) . .	T16
	- Orsay (91)	T1, T2, T3
	- Paimpont (35)	T13
	- St-Cyr-sous-Dourdan (91) . .	P5, P6, P7, P9, P10, P12, P20, P21, T8
	- Villiers-le-Bâcle (91) . . .	P1, P11, P13, P14, P18, T11, T14
ECOSSE	. . . . .	P17, T15

N.B. Les populations encadrées ont été utilisées dans la partie expérimentale.

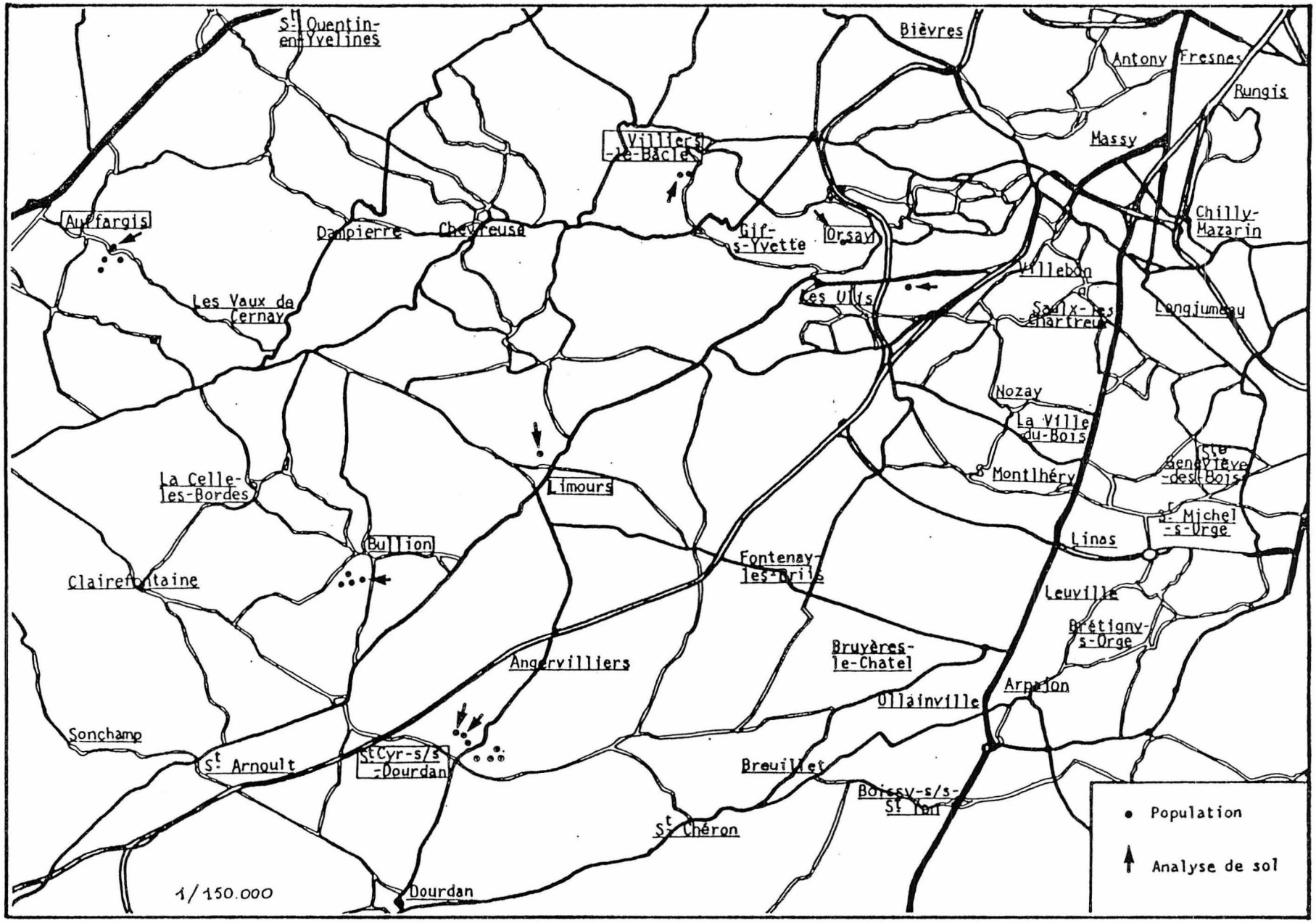
N° Pop.	ORIGINE GEOGRAPHIQUE	2n	Année Récolte	ECOLOGIE	TYPE DE SUBSTRAT
H2	DOMFRONT (61) - Fosse Arthour.	35	1985	Forêt humide.	Sur silice.
H20	BETHENONT-LA-FORET (95) - Forêt de Montmorency - Lieu-dit Les Vaudillons.	28	1986	Forêt - Chênaie acidiphile.	
H21	BETHENONT-LA-FORET (95) - Forêt de Montmorency - Lieu-dit La Tuilerie.	28	1986	Forêt - Chênaie acidiphile.	
L1	AUFFARGIS (78) - Hurepoix - Bords des Vaux de Cernay.	14	1984	Population de *Holcus lanatus*.	
P1	VILLIERS-LE-BACLE (91) - Hurepoix - Lieu-dit La Barrerie, Bois départemental de la Tête Ronde.	35	1983	Bord de chemin forestier - Groupement du GEO-ALLIARION	
P2	BULLION (78) - Hurepoix - Lieu-dit La Galleterie.	35	1983	Jeune friche (6 mois) - *Polygonatum persicaria, Chenopodium album.*	Sur sables de Fontainebleau - pH 5.

P3	BULLION (78) - Hurepoix - Lieu-dit La Galleterie.	35	1983	Jeune friche (> 2 ans) - *Rumex acetosella, Juncus bufonius, Agrostis stolonifera.*	Sur sables de Fontainebleau - pH 4,8.
P4	BULLION (78) - Hurepoix - Lieu-dit La Galleterie.	35	1983	Bois. Taillis de chênes pédonculés - *Betula verrucosa, Populus tremula.*	Sur sables de Fontainebleau - pH 4,5.
P5	St-CYR-sous-DOURDAN (91) - Hurepoix - Lieu-dit Les Bois Ronds.	35	1984	Friche (de 6 à 7 ans) avec jeunes bouleaux - *Rumex acetosella, Agrostis tenuis, Anthoxantum odoratum.*	Sur sables de Fontainebleau - pH 4,6.
P6	St-CYR-sous-DOURDAN (91) - Hurepoix - Lieu-dit Les Bois Ronds.	35	1984	Friche de 1 an - *Holcus lanatus, Agrostis tenuis, Anthoxantum odoratum.*	Sur sables de Fontainebleau - pH 4,8.
P7	St-CYR-sous-DOURDAN (91) - Hurepoix - Lieu-dit Les Maisons Hautes.	35	1985	Friche, ronces - *Holcus lanatus, Agrostis tenuis, Agrostis stolonifera.*	Sur sables de Fontainebleau - pH 4,8.
P8	BULLION (78) - Hurepoix - Lieu-dit La Galleterie.	35	1985	Forêt, chênaie acidiphile humide - *Quercus pedunculata, Carpinus betulus, Castanea sativa.*	Sur sables de Fontainebleau - pH 4,4.
P9	St-CYR-sous-DOURDAN (91) - Hurepoix - Lieu-dit Les Bois Ronds.	35	1984	Friche de 6 à 7 ans - *Sarothamnus scoparius.*	Sur sables de Fontainebleau.
P10	St-CYR-sous-DOURDAN (91) - Hurepoix - Lieu-dit Les Bois Ronds.	35	1984	Friche de 2 ans.	
P11	VILLIERS-LE-BACLE (91) - Hurepoix - Lieu-dit La Barrerie, Bois départemental de la Tête Ronde.	35	1984	Bord de chemin forestier Groupement du GEO-ALLIARION.	
P12	St-CYR-sous-DOURDAN (91) - Hurepoix - Lieu-dit Les Bois Ronds.	35	1985	Forêt jeune évoluant vers une chênaie.	
P13	VILLIERS-LE-BACLE (91) - Hurepoix - Lieu-dit La Barrerie.	35	1985	Bord de chemin forestier - Groupement du GEO-ALLIARION.	
P14	VILLIERS-LE-BACLE (91) - Hurepoix - Lieu-dit La Barrerie.	35	1985	Bord de chemin forestier - Groupement du GEO-ALLIARION.	
P17	ECOSSE - Midland - 15 km à l'Ouest de SHEFFIELD.	35	1985	Bord de chemin.	Grès.
P18	VILLIERS-LE-BACLE (91) - Hurepoix - Propriété de l'Entreprise Massey-Ferguson.	35	1985	Friche.	
P19	BULLION (78) - Hurepoix - Lieu-dit La Galleterie.	35	1983	Vieille friche (> 15 ans) - *Anthoxantum odoratum, Hypericum perforatum, Agrostis stolonifera.*	Sur sables de Fontainebleau - pH 4,5.
P20	St-CYR-sous-DOURDAN (91) - Hurepoix - Lieu-dit Les Bois Ronds.	35	1984	Bord de chemin.	Sur sables de Fontainebleau.
P21	St-CYR-sous-DOURDAN (91) - Hurepoix - Lieu-dit Les Bois Ronds.	35	1984	Jeune chênaie - ancienne parcelle abandonnée.	Sur sables de Fontainebleau.

Suite Tableau V

T1	ORSAY (91) - Hurepoix - Bois de la Grille Noire.	28	1983 et 1984	Bois - Groupement du FAGION - *Castanea sativa, Fraxinus excelsior, Acer...* Altitude 80 à 105 m.	Sur sables de Fontainebleau avec contact sables-marnes, colluvions - pH 4,1.
T2	ORSAY (91) - Hurepoix - Bois Persan.	28	1983	Au-dessus du bois précédent - Mêmes caractéristiques écologiques.	Sables avec colluvions.
T3	ORSAY (91) - Hurepoix - Bois de Launay.	28	1984	Forêt - Groupement du CARPINION.	Sur sables de Fontainebleau avec colluvions - pH 4,5.
T4	AUFFARGIS (78) - Hurepoix - Bords des Vaux de Cernay.	28	1984	Bois - *Quercus sessiliflora, Carpinus betulus, Corylus avellana, Populus tremula.*	Sur sables de Fontainebleau - pH 4,2.
T5	AUFFARGIS (78) - Hurepoix - Les Vindrins.	28	1984	Forêt - Futaie de *Quercus sessiliflora.*	Sur sables de Fontainebleau et limons des plateaux - pH 4,1.
T6	AUFFARGIS (78) - Hurepoix - Bords des Vaux de Cernay.	28	1984	Bois - *Betula verrucosa.*	Sur sables de Fontainebleau.
T7	LIMOURS (91) - Hurepoix - Lieu-dit Garenne du Pommeret.	28	1984	Bois - *Robinia pseudacacia, Pinus sylvestris.*	Carrière de sables de Fontainebleau - pH 4,5.
T8	St-CYR-sous-DOURDAN (91) - Hurepoix - Lieu-dit Les Maisons Hautes,	28	1985	Forêt - *Quercus sessiliflora, Q. pedunculata, Castanea sativa, Prunus padius* en lisière.	Sur sables de Fontainebleau - pH 4,5.
T9	BONNIERES (78) - Mantois - Bois de la Roquette.	28	1984	Bois - chênaie-charmaie mésophile.	
T10	BARBIZON (77) - Massif de Fontainebleau - Gorges d'Apremont.	28	1984	Bois - chênaie acidiphile - *Holcus lanatus.*	
T11	VILLIERS-LE-BACLE (91) - Hurepoix - Lieu-dit La Barrerie.	28	1983	Bois - taillis de châtaigniers.	Sur sables de Fontainebleau et colluvions.
T12	CONIE (28) - Beauce -	28	1984	Bois	Sur chailles.
T13	PAIMPONT (35) - Forêt de Paimpont -	28	1985	Forêt - *Carpinus betulus.*	Sur schistes.
T14	VILLIERS-LE-BACLE (91) - Hurepoix - Lieu-dit La Barrerie.	28	1985	Forêt - *Castanea sativa, Hieracium laevigatum, Deschampsia flexuosa, Lonicera periclymenum.*	Sur sables de Fontainebleau et colluvions.
T15	ECOSSE - Bord de Loch.	28	1985	Bois - Clairière récente, humide.	
T16	NOTRE-DAME-DE-LA-MER (78) - Mantois -	28	1985	Bois - Chênaie acidiphile.	

Fin Tableau V



CARTE 1 - LOCALISATION DÉTAILLÉE DES 15 STATIONS D'ÉTUDE.

Température Station de Trappes (1951-1980)	Janvier	Février	Mars	Avril	Mai	Juin	Juillet	Aout	Septembre	Octobre	Novembre	Décembre	Année
Température minimum quotidienne ($\bar{m}$)	0.3	0.8	25	4.6	7.8	10.7	12.5	12.3	10.3	7.0	3.4	1.4	6.1
Température maximum quotidienne ($\bar{m}$)	5.2	6.7	10.1	13.6	17.4	20.6	22.6	22.3	19.8	14.9	9.1	6.2	14.1
Température moyenne	2.8	3.8	6.3	9.1	12.6	15.6	17.5	17.3	15.0	11.0	6.3	3.8	10.1
Nombre moyen de jours avec gelée sous abri	14.6	11.4	8.9	2.4	0.2	0.0	0.0	0.0	0.0	0.6	6.1	11.8	56.0
Sans dégel	3.7	1.7	0.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.4	2.5	8.6
Rayonnement solaire diffus quotidien (wh/m^2) sur surface horizontale ($\bar{m}$)	853	1472	2656	4081	4836	5364	5392	4783	3644	2133	1122	692	3097
Rayonnement solaire global quotidien (wh/m^2), Trappes, 1971-1980 ($\bar{m}$) sur surface horizontale	606	958	1511	2289	2731	3044	2922	2500	1792	1200	711	497	1736
Durée moyenne de l'insolation (heures), Trappes, 1971-1980	49	71	130	167	189	205	219	226	184	128	75	48	1691
Hauteur des précipitations 1951-1980 en mm													
Rambouillet ($\bar{m}$)	57	46	46	41	51	57	53	56	57	50	62	59	635
Trappes ($\bar{m}$)	56	48	47	43	55	55	57	54	58	52	61	55	639
Gometz-le-Chatel ($\bar{m}$)	61	52	52	43	55	54	52	56	57	55	66	60	661

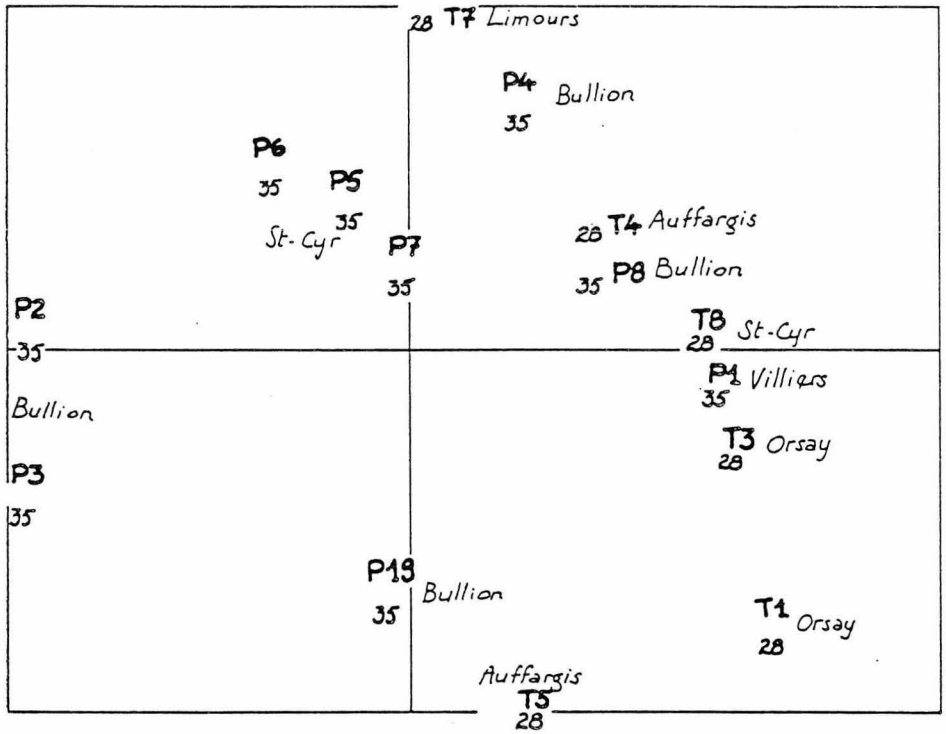
CLIMATOLOGIE DE LA REGION PARISIENNE - DONNÉES ET STATISTIQUES.

(CLAUDE CALVET, 1984 - MINISTÈRE DES TRANSPORTS, DIRECTION DE LA MÉTÉOROLOGIE).

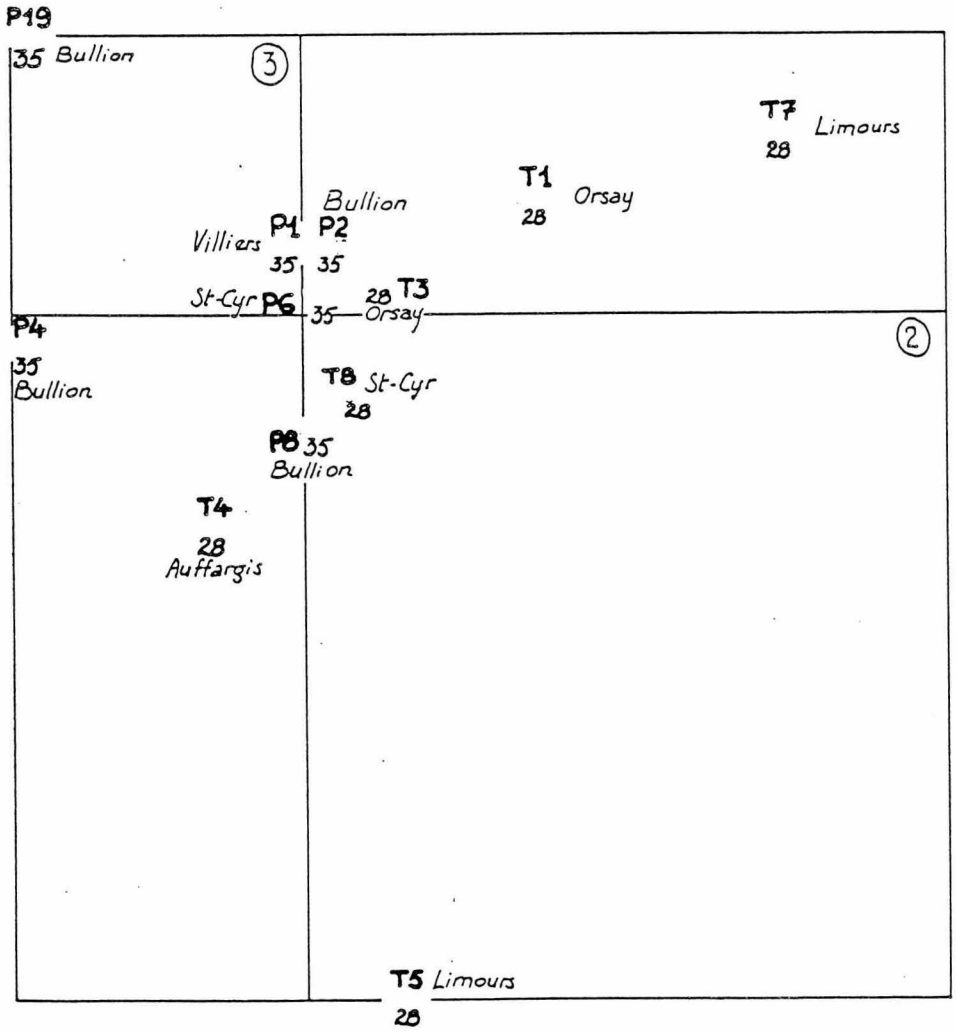
Tableau VIII - Contexte climatique des 15 stations d'étude.

ANNEXE II

ANNEXE II



- ANALYSE FACTORIELLE DES CORRESPONDANCES (Axe 1 - Axe 4).



- ANALYSE FACTORIELLE DES CORRESPONDANCES (Axe 2 - Axe 3).

A N N E X E II

LISTE DES RELEVES FLORISTIQUES CORRESPONDANTS AUX POPULATIONS INTERVENANTS DANS LA PARTIE EXPERIMENTALE.

RELEVE RP2 *
Stellarietea mediae. R. Tx. 1950.
POPULATION P2
BULLION

Hypericum perforatum	+
Polygonum persicaria	3
Holcus mollis	+
Chenopodium rubrum	+
Solanum nigrum	+
Amaranthus retroflexus	+
Polygonum convolvulus	+
Chenopodium album	2
Rumex acetosella	1
Viola arvensis	+
Erodium cicutarium	+
Hypericum perforatum	+
Stellaria media	+
Crepis taraxacifolia	+
Cynodon dactylon	+
Papaver rhoeas	+
Anagallis arvensis	+
Rumex obtusifolius	+
Trifolium repens	+
Lolium perenne	+
Spergula arvensis	+
Juncus bufonius	+
Digitaria filiformis	+
Crepis virens	

* Les relevés ont été effectués par J. Guittet, J. Lacourt et S. Blaise ainsi que l'auteur (Laboratoire de Systématique et d'Ecologie Végétale, Orsay)

RELEVE RP3
Scleranthion annuae.
Kraseman & Vlieger. 1939.
POPULATION P3
BULLION

Holcus lanatus	+
Holcus mollis	1
Juncus bufonius	3
Ornithopus perpusillus	+
Agropyrum repens	+
Hypochoeris glabra	+
Poa annua	2
Trifolium arvense	+
Rumex acetosella	4
Vicia angustifolia	+
Agrostis stolonifera	2
Matricaria sp.	+
Polygonum persicaria	+
Erodium cicutarium	2
Sarothamnus scoparius	+
Scleranthus annuus	1
Matricaria discoidea	+
Conyza canadensis	+
Trifolium pratensis	+
Crepis taraxacifolia	1
Agrostis spica-venti	1
Rumex obtusifolius	1
Sonchus asper	+
Ranunculus repens	+
Trifolium campestre	+
Agrostis tenuis	+
Sonchus arvensis	+
Phleum pratense	+
Raphanus raphanistrum	+
Carex hirta	+
Vicia hisuta	+
Lolium perenne	+
Polygonum convolvulus	1
Myosotis sp.	+
Capsella bursa-pastoris	+
Viola arvensis	+
Chenopodium album	+
Stellaria media	+
Veronica arvensis	+
Trifolium hybridum	+
Papaver dubium	+
Senecio vulgaris	+
Vulpia myuros	+
Hypericum perforatum	+
Anthoxanthum odoratum	+
Epilobium sp.	+
Cerastium caespitosum	2
Dactylis glomerata	+
Jasione montana	+

RELEVE RP6
Trifolio-teucrienion scorodoniae. Knapp. 1976.
POPULATION P6
ST-CYR-SOUS-DOURDAN

Holcus lanatus	3
Holcus mollis	2
Agrostis tenuis	1
Rumex acetosella	2
Hypochoeris radicata	1
Spergularia sp.	+
Hieracium umbellatum	+
Crepis sp.	+
Hypericum perforatum	+
Aira caryophyllea	+
Agrostis stolonifera	1

RELEVE RP5et9
Stade préforestier du Quercion robori-petraeae. Br. Bl. 1932.
POPULATION P5 et P9
ST-CYR-SOUS-DOURDAN

strate herbacée

Holcus mollis	3
Quercus pedunculata	2
Rumex acetosella	2
Rubus fruticosus	1
Holcus lanatus	+
Hypochoeris radicata	+
Aira caryophyllea	+
Spergula arvensis	+
Sarothamnus scoparius	+
Crepis virens	+
Anthoxantum odoratum	1
Rosa sp.	+
Hieracium umbellatum	+
Solidago virga aurea	+

strate arbustive

Betula verrucosa	4

Relevé RP19 :

Mélange d'espèces des Epilobietea angustifolii R. Tx. et Prsg. 1950 et du Trifolio-Teucrienion scorodoniae Knapp. 1976.

RELEVE RP7
stade préforestier du Quercion robori-petraeae. Br. Bl. 1932.
POPULATION P7
ST-CYR-SOUS-DOURDAN

Rubus fruticosus	3
Holcus lanatus	3
Agrostis tenuis	2
Rumex acetosella	1
Quercus sessiliflora	1
Hypericum perforatum	2
Betula verrucosa	+
Agrostis gigantea	1
Holcus mollis	1
Melandryum album	2
Artemisia vulgaris	+
Hypochoeris radicata	+
Cerastium caespitosum	+
Fraxinus excelsior	+
Sorbus aucuparia	+
Castanea sativa	1

RELEVE RP19

POPULATION P19
BULLION

Hypericum perforatum	2
Anthoxanthum odoratum	5
Rumex acetosella	1
Agrostis stolonifera	1
Juncus effusus	+
Achillea millefolium	+
Epilobium parviflorum	1
Stellaria graminea	1
Senecio jacobea	+
Campanula rapunculus	+
Holcus mollis	1
Arrhenatherum elatius	+
Rubus fruticosus	1
Salix capraea	+
Crataegus monogyna	+
Corylus avellana	1
Cerastium umbellatum	1
Crepis taraxacifolia	+
Convolvulus arvensis	+
Teucrium scorodonia	1
Oenothera biennis	+
Vicia hirsuta	+
Lotus uliginosus	+
Rumex crispus	+
Digitalis purpurea	+
Hedera helix	+
Hypochoeris radicata	+
Veronica chamaedrys	+
Trifolium repens	+
Sarothamnus scoparius	+
Rhaphanus raphanistrum	+
Ranunculus acer	+
Cerastium caespitosum	1
Vicia angustifolia	+

RELEVE RT7

POPULATION T7
LIMOURS

s trate herbacée

Teucrium scorodonia	1
Lactuca virosa	+
Luzula campestris	1
Rosa canina	1
Platanthera chlorantha	1
Veronica arvensis	1
Myosotis collina	1
Cerastium glomeratum	1
Asparagus officinalis	+
Sarothamnus scoparius	1
Agrostis vulgaris	3
Holcus mollis	1
Melandryum album	+
Myosotis arvensis	1
Ulmus campestris	1
Rubus fruticosus	2
Festuca tenuifolia	1
Fragaria vesca	+
Cerastium pumilum	1

strate arborescente

Robinia pseudacacia	+
Betula verrucosa	+
Pinus silvestris	+

RELEVE RT5
Quercion robori-petraeae. Br. Bl. 1932.
POPULATION T5
AUFFARGIS

strate herbacée

Holcus mollis	3
Deschampsia flexuosa	2
Melampyrum arvensis	3
Quercus sessiliflora	1
Rubus fruticosus	1
Veronica officinalis	+
Hypericum pulchrum	1
Teucrium scorodonia	1
Solidago virga aurea	+
Festuca heterophylla	1
Hieracium sp.	+
Juncus conglomeratus	+

strate arborescente

Quercus sessiliflora	2

RELEVE RP4
Quercion robori-petraeae. Br. Bl. 1932.
POPULATION P4
BULLION

strate arborescente

Quercus pedunculata	5
Betula verrucosa	1
Populus tremula	1

strate arbustive

Sambucus nigra	1
Populus tremula	+

strate herbacée

Lonicera periclymenum	2
Rubus fruticosus	4
Holcus mollis	3
Geranium robertianum	1
Moehringia trinervia	+
Polygonum convolvulus	+
Digitalis purpurea	+
Crataegus monogyna	+
Endymion non-scriptum	1
Galium aparine	+
Polystichum filix-mas	+
Myosotis silvatica	+
Prunus spinosa	+
Adoxa moschatellina	+
Polygonatum multiflorum	+
Galeopsis tetrahit	+
Luzula forsteri	+
Poa trivialis	+
Humulus lupulus	+
Geum urbanum	1
Ribes rubrum	1
Fragaria vesca	+
Veronica chamaedrys	+
Epipactis latifolia	+
Rosa canina	+
Hedera helix	+
Carex silvatica	+
Coryllus avellana	+
Rumex acetosella	+
Hieracium boreale	+
Teucrium scorodonia	+

Relevé RT7 : ormaie avec un cortège d'espèces du Trifolion medii Th. Müller. 1961.

RELEVE RP8
Quercion robori-petraeae Br. Bl. 1932.
POPULATION P8
BULLION

strate arborescente

Quercus pedonculata	3
Carpinus betulus	2
Castanea sativ	2
Betula pubescens	1

strate arbustive

Crataegus monogyna	1
Corylus avellana	1
Quercus sessiliflora	1
Betula verrucosa	1
Betula pubescens	2

strate herbacée

Rubus fruticosus	3
Holus mollis	2
Quercus pedonculata	+
Rhamnus frangula	1
Deschampsia flexuosa	+
Sarothamnus scoparius	+
Lonicera periclymenum	2
Moehringia trinervia	1
Castanea sativa	+
Polygonatum multiflorum	+
Prunus avium	1
Fragaria vesca	2
Melampyrum pratense	3
Melandrium album	+

RELEVE RT4
Mélange Quercion robori-petraea & Carpinion Oberdorfer. 1953.
POPULATION T4
AUFFARGIS

strate herbacée

Euphorbia amygdaloides	+
Lonicera periclymenum	1
Rubus fruticosus	2
Quercus sp.	1
Polygonatum multiflorum	1
Holcus mollis	2

Strate arbustive

Carpinus betulus	2
Corylus avellana	3
Crataegus monogyna	1
Pyrus communis	+

strate arborescente

Populus tremula	3
Quercus sessiliflora	2
Carpinus betulus	2
Quercus pedunculata	3

RELEVE RT8
Quercion robori-petraeae. Br.BL. 1932.
POPULATION T8
ST-CYR-SOUS-DOURDAN

strate herbacée

Holcus mollis	2
Ruscus aculeatus	3
Rubus fruticosus	3
Fagus silvatica	1
Carpinus betulus	1
Lonicera periclymenum	2
Polygonatum multiflorum	2
Hedera helix	2
Acer pseudoplatanus	2
Corylus avellana	1
Poa nemoralis	1

strate arbustive

Castanea sativa	2
Sorbus aucuparia	1
Acer pseudoplatanus	1
Ilex aquifolium	1

strate arborescente

Castanea sativa	2
Quercus sessiliflora	3
Carpinus betulus	1
Quercus pedunculata	3

RELEVE RP1
Geo-alliarion.
POPULATIONS P1, P13
VILLIERS-LE-BACLE

Stellaria holostea	+
Moehringia trinervia	+
Pteridium aquilinum	+
Castanea sativa	+
Holus mollis	+
Rubus fruticosus	+
Prunus avium	+
Quercus sp.	+
Hieracium laevigatum	+
Crataegus monogyna	+
Carex pilulifera	+
Luzula forsteri	+
Galeopsis tetrahit	+

Teucrium scorodonia
Hedera helix
Lonicera periclymenum

RELEVE RT3
Quercion robori-petraeae. Br. Bl. 1932.

POPULATION T3
ORSAY

strate herbacée

Epipactis latifolia	+
Polygonatum multiflorum	+
Poa nemoralis	2
Castanea sativa	3
Pteridium aquilinum	2
Prunus avium	2
Lonicera periclymenum	1
Hedera helix	2
Fraxinus excelsior	+
Acer pseudoplatanus	+
Convalaria maialis	+
Rubus fruticosus	+
Holcus mollis	1
Quercus sp.	+
Alliaria officinalis	+
Solidago virga aurea	+
Hieracium umbellatum	+
Teucrium scorodonia	1

strate arborescente

Betula alba	+
Castanea sativa	4
Quercus sp.	+

strate arbustive

Fagus silvatica	+

RELEVE RT1
Quercion robori-petraeae. Br. Bl. 1932.
& Fagetalia silvaticae.

POPULATION T1
ORSAY

strate herbacée

Luzula campestris	+
Hieracium sabaudum	+
Solidago virga aurea	+
Pteridium aquilinum	1
Tilia platyphyllos	+
Prunus Laurocerasus	+
Convallaria majalis	2
Prunus avium	+
Castanea sativa	+
Quercus pedunculata	1
Rubus fruticosus	1
Hedera helix	1
Acer pseudoplatanus	+
Holcus mollis	2
Robinia pseudacacia	2
Carpinus betulus	+
Rumex nemorosus	+

strate arbustive

Castanea

Castanea sativa	+
Fraxinus excelsior	3

strate arborescente

Castanea sativa	+
Fraxinus excelsior	3

SOLS / CYTOTYPES	ST1		SP6		SP4		ST3	
	28	35	28	35	28	35	28	35
Feuilles vertes, $\bar{m}$	1.519	0.979	0.264	0.190	1.011	0.836	1.511	1.033
Feuilles sèches, $\bar{m}$	0.979	0.629	0.190	0.132	0.621	0.385	0.904	0.468
Racines, $\bar{m}$	2.166 A	2.007 A	0.669 C	0.790 C	1.368 B	1.268 B	2.099 A	2.205 A
Rhizomes, $\bar{m}$	1.825 A	0.806 B	0.426 C	0.261 D	1.646 A	0.581 BC	1.598 A	0.815 B
Biomasse aérienne, $\bar{m}$	2.498	1.609	0.455	0.322	1.632	1.221	2.415	1.501
Biomasse souterraine, $\bar{m}$	3.991 A	2.813 B	1.096 D	1.052 D	3.014 B	1.848 C	3.697 A	3.019 A
Biomasse souterr. / Biomasse aérienne	1.72	1.70	2.61	3.99	1.93	1.71	1.64	2.08
Biomasse totale, $\bar{m}$	6.490 A	4.422 B	1.551 D	1.374 D	4.655 B	3.025 C	6.112 A	4.272 B

Tableau XIV - Comparaison des moyennes. Test de Student $<$ 10%, pour les groupes : types de sol x niveau de ploïdie.

Variables, en g. de MS, my.	Traitement 1 sans ENGRAIS		Traitement 2 avec ENGRAIS	
	28	35	28	35
Feuilles vertes	1.909 -	2.126 -	3.705 -	3.527 -
Feuilles sèches	1.323 -	2.558 -	7.479 -	7.255 -
Racines	0.579 C	0.928 C	1.593 B	1.700 A
Rhizomes	1.167 B	0.782 B	2.172 A	1.309 A
Biomasse Aérienne	3.230 -	4.684 -	11.184 -	10.782 -
Biomasse Souterraine	1.746 -	1.710 -	3.764 -	3.009 -
B.S. / B.A.	0.54 A	0.37 A	0.35 B	0.29 B
Biomasse Totale	4.976 -	6.394 -	1 495 -	1 379 -

Tableau XX - Expérience 2 : effet d'un apport en éléments nutritifs. Tableau de comparaison des moyennes (test de Student < 10%) pour les groupes : traitement x cytotypes.

ANNEXE IV

	TRAITEMENT HYDRIQUE I		TRAITEMENT HYDRIQUE II		TRAITEMENT HYDRIQUE III		TRAITEMENT HYDRIQUE IV	
	Cytotype 35	Cytotype 28	Cytotype 35	Cytotype 28	Cytotype 35	Cytotype 28	Cytotype 35	Cytotype 28
Feuilles vertes (en g. de M.S.) - $\bar{m}$	0.285 -	0.203 -	0.758 -	0.457 -	1.620 -	1.381 -	2.960 -	2.895 -
Feuilles sèches (en g. de M.S.) - $\bar{m}$	0.084 -	0.066 -	0.177 -	0.134 -	0.161 -	0.098 -	0.174 -	0.108 -
Racines (en g. de M.S.) - $\bar{m}$	0.106 E	0.073 E	0.319 DE	0.139 E	0.875 C	0.533 D	2.094 A	1.409 B
Rhizomes (en g. de M.S.) - $\bar{m}$	0.125 -	0.162 -	0.341 -	0.192 -	0.572 -	0.500 -	1.060 -	0.824 -
Biomasse aérienne (en g. de M.S.) - $\bar{m}$	0.368 -	0.270 -	0.935 -	0.591 -	1.781 -	1.479 -	3.134 -	3.004 -
Biomasse souterraine (en g. de M.S.) - $\bar{m}$	0.231 E	0.236 E	0.659 E	0.331 E	1.446 C	1.034 D	3.155 A	2.232 B
Biomasse totale (en g. de M.S.) - $\bar{m}$	0.599 -	0.506 -	1.595 -	0.922 -	3.227 -	2.513 -	6.289 -	5.237 -
Biomasse souterraine / Biomasse aérienne	0.63 -	0.87 -	0.70 -	0.56 -	0.81 -	0.70 -	1.01 -	0.74 -

Tableau XXIV

Effet du niveau de ploïdie - Comparaisons de moyennes.
Niveau de signification 5% (Test de Newman-Keuls).

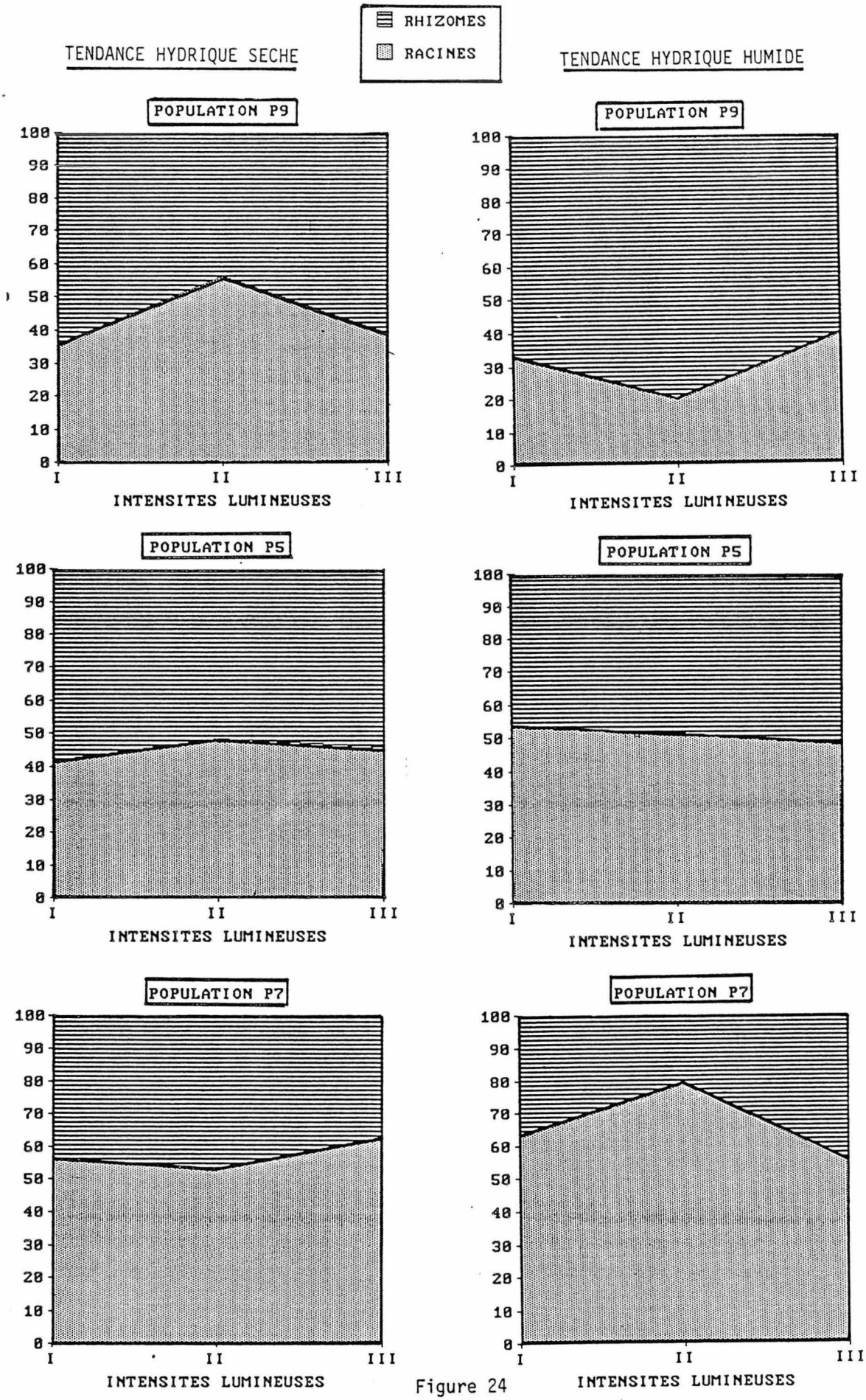
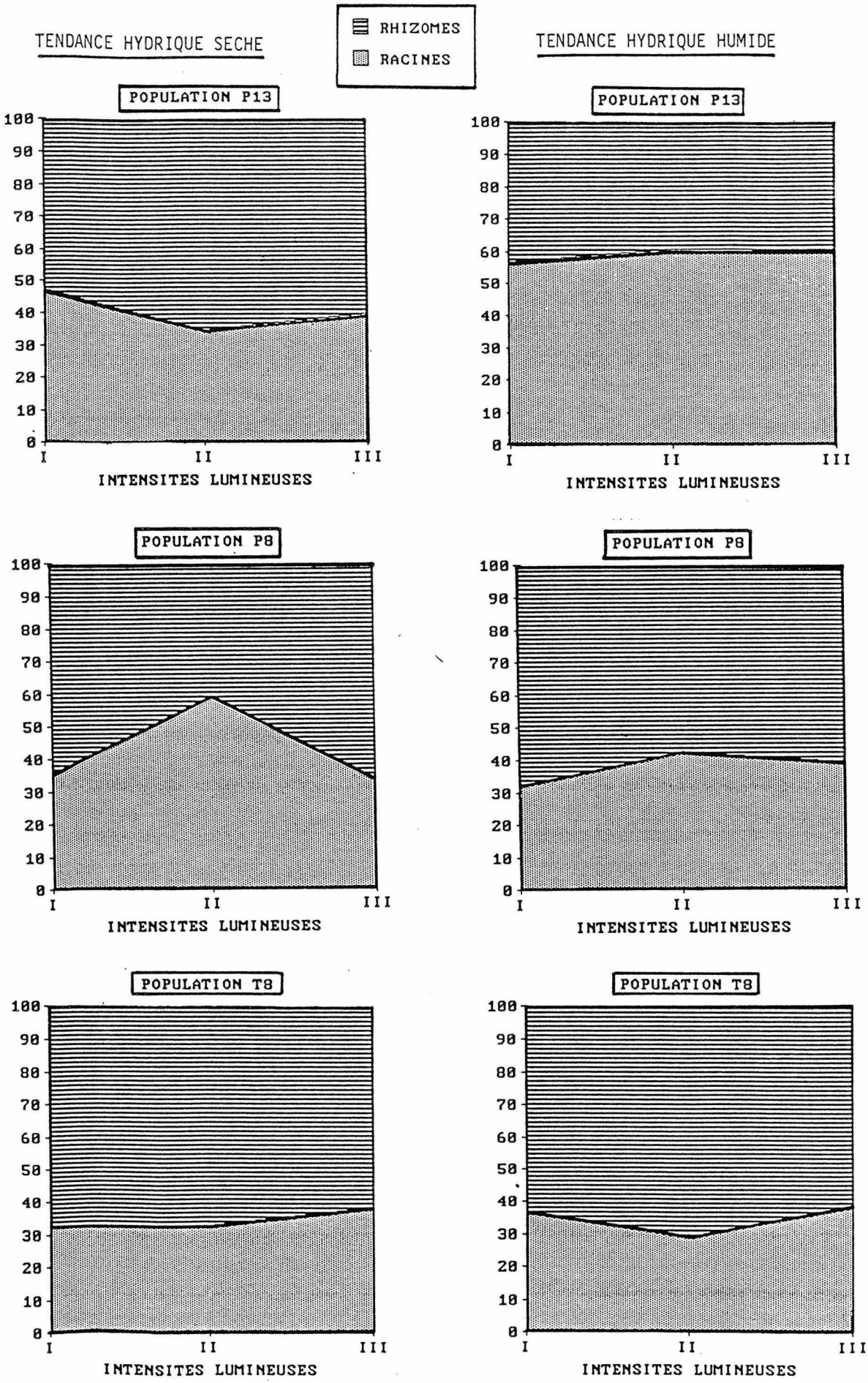

RHIZOMES
RACINES
TENDANCE HYDRIQUE SECHE
TENDANCE HYDRIQUE HUMIDE
POPULATION P9
POPULATION P5
POPULATION P7
100
90
80
70
60
50
40
30
20
10
0
I
II
III
INTENSITES LUMINEUSES

Figure 24


RHIZOMES
RACINES
TENDANCE HYDRIQUE SECHE
TENDANCE HYDRIQUE HUMIDE
POPULATION P13
POPULATION P8
POPULATION T8
100
90
80
70
60
50
40
30
20
10
0
I
II
III
INTENSITES LUMINEUSES

ANNEXE V

INTENSITE LUMINEUSE (I)

(50 µE/m².sec.)

Variables en g. de M.S. / Populations	(I) Sec							(I) Humide						
	P 1	P 4	P 8	T 1	T 3	T 5	T 7	P 1	P 4	P 8	T 1	T 3	T 5	T 7
Feuilles vertes - $\bar{m}$	0.078	0.167	0.114	0.082	0.165	0.177	0.108	0.202	0.489	0.414	0.217	0.314	0.316	0.366
Feuilles sèches - $\bar{m}$	0.319	0.213	0.465	0.314	0.229	0.200	0.201	0.413	0.553	0.539	0.498	0.301	0.315	0.452
Racines - $\bar{m}$	0.166	0.149	0.139	0.144	0.110	0.187	0.116	0.120	0.178	0.214	0.213	0.168	0.189	0.175
Rhizomes - $\bar{m}$	0.311	0.296	0.242	0.479	0.199	0.289	0.340	0.208	0.387	0.280	0.572	0.283	0.317	0.511
Biomasse aérienne - $\bar{m}$	0.437	0.440	0.579	0.396	0.394	0.467	0.309	0.615	1.042	0.953	0.715	0.615	0.631	0.818
Biomasse souterraine - $\bar{m}$	0.477	0.445	0.381	0.623	0.309	0.476	0.456	0.328	0.565	0.494	0.785	0.451	0.506	0.686
Biomasse totale - $\bar{m}$	0.914	0.885	0.960	1.019	0.703	0.943	0.765	0.943	1.607	1.447	1.500	1.066	1.137	1.504
Biomasse souterraine / Biomasse aérienne	1.09	1.01	0.66	1.57	0.78	1.02	1.47	0.53	0.54	0.52	1.10	0.68	0.80	0.84

INTENSITE LUMINEUSE (II)

(comprise entre 50 & 260 µE/m².sec.)

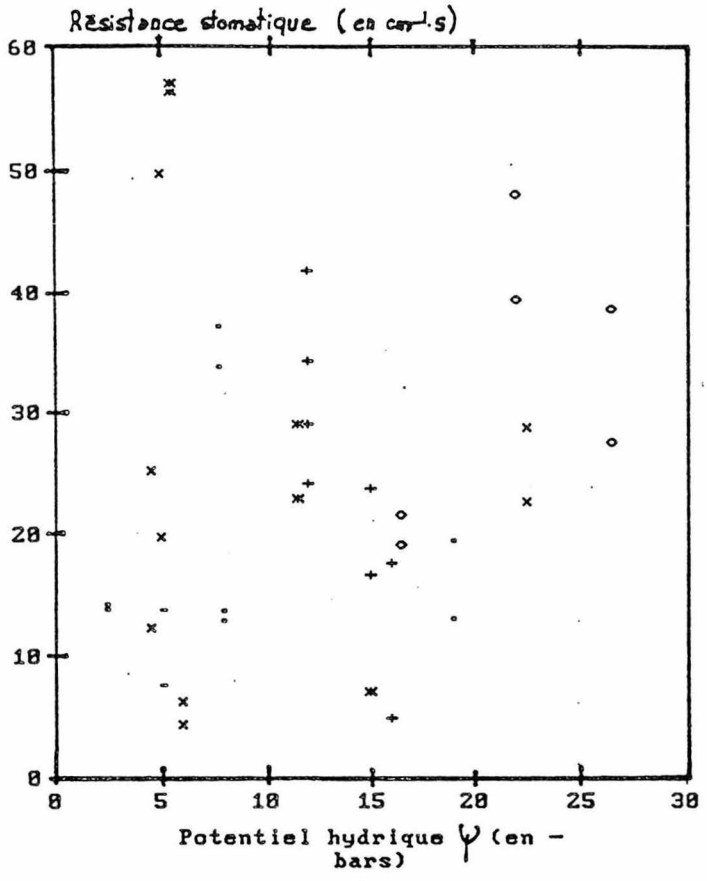
Variables en g. de M.S. / Populations	(II) Sec							(II) Humide						
	P 1	P 4	P 8	T 1	T 3	T 5	T 7	P 1	P 4	P 8	T 1	T 3	T 5	T 7
Feuilles vertes - $\bar{m}$	0.138	0.423	0.224	0.171	0.148	0.256	0.208	0.736	0.613	0.821	0.569	0.506	0.767	0.613
Feuilles sèches - $\bar{m}$	0.487	0.476	0.425	0.448	0.271	0.275	0.383	0.222	0.379	0.212	0.300	0.237	0.302	0.291
Racines - $\bar{m}$	0.261	0.250	0.234	0.318	0.177	0.281	0.259	0.406	0.550	0.423	0.389	0.277	0.466	0.264
Rhizomes - $\bar{m}$	0.426	0.353	0.522	0.544	0.493	0.383	0.615	0.403	0.801	0.964	0.936	0.558	0.521	0.953
Biomasse aérienne - $\bar{m}$	0.625	0.899	0.649	0.619	0.419	0.531	0.591	0.958	0.992	1.033	0.869	0.743	1.069	0.904
Biomasse souterraine - $\bar{m}$	0.687	0.603	0.756	0.861	0.670	0.664	0.874	0.809	1.351	1.387	1.326	0.835	0.987	1.218
Biomasse totale - $\bar{m}$	1.312	1.502	1.405	1.480	1.089	1.195	1.465	1.767	2.343	2.420	2.195	1.578	2.056	2.122
Biomasse souterraine / Biomasse aérienne	1.10	0.67	1.16	1.39	1.60	1.25	1.48	0.84	1.36	1.34	1.52	1.13	0.92	1.35

INTENSITE LUMINEUSE (III)

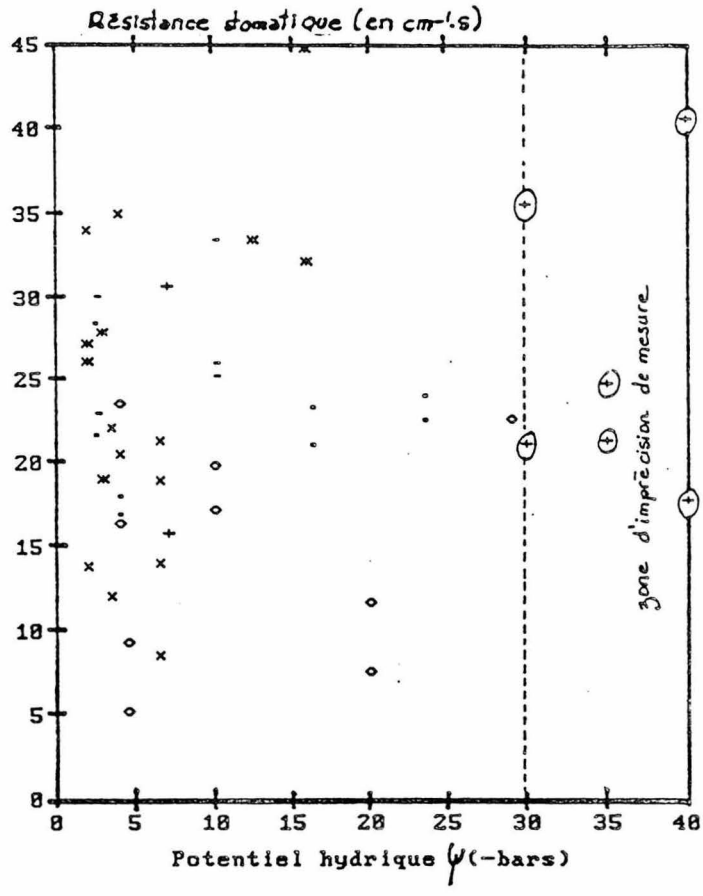
(comprise entre 260 & 780 µE/m².sec.)

Variables en g. de M.S. / Populations	(III) Sec							(III) Humide						
	P 1	P 4	P 8	T 1	T 3	T 5	T 7	P 1	P 4	P 8	T 1	T 3	T 5	T 7
Feuilles vertes - $\bar{m}$	0.125	0.368	0.428	0.247	0.267	0.277	0.374	0.649	1.069	0.826	0.512	0.606	0.771	0.720
Feuilles sèches - $\bar{m}$	0.498	0.296	0.364	0.360	0.212	0.453	0.269	0.441	0.237	0.180	0.295	0.203	0.169	0.144
Racines - $\bar{m}$	0.338	0.340	0.441	0.352	0.402	0.448	0.357	0.686	0.635	0.647	0.650	0.469	0.524	0.534
Rhizomes - $\bar{m}$	0.369	0.648	0.867	0.609	1.050	0.617	0.682	0.771	1.268	1.316	1.215	0.908	0.941	1.415
Biomasse aérienne - $\bar{m}$	0.623	0.664	0.792	0.607	0.479	0.730	0.643	1.090	1.306	1.006	0.807	0.809	0.940	0.863
Biomasse souterraine - $\bar{m}$	0.707	0.988	1.308	0.961	1.452	1.065	1.039	1.457	1.903	1.963	1.865	1.377	1.470	1.948
Biomasse totale - $\bar{m}$	1.330	1.652	2.100	1.568	1.931	1.795	1.682	2.547	3.209	2.969	2.672	2.186	2.410	2.811
Biomasse souterraine / Biomasse aérienne	1.13	1.49	1.65	1.58	3.03	1.46	1.55	1.34	1.46	1.95	2.34	1.70	1.56	2.25

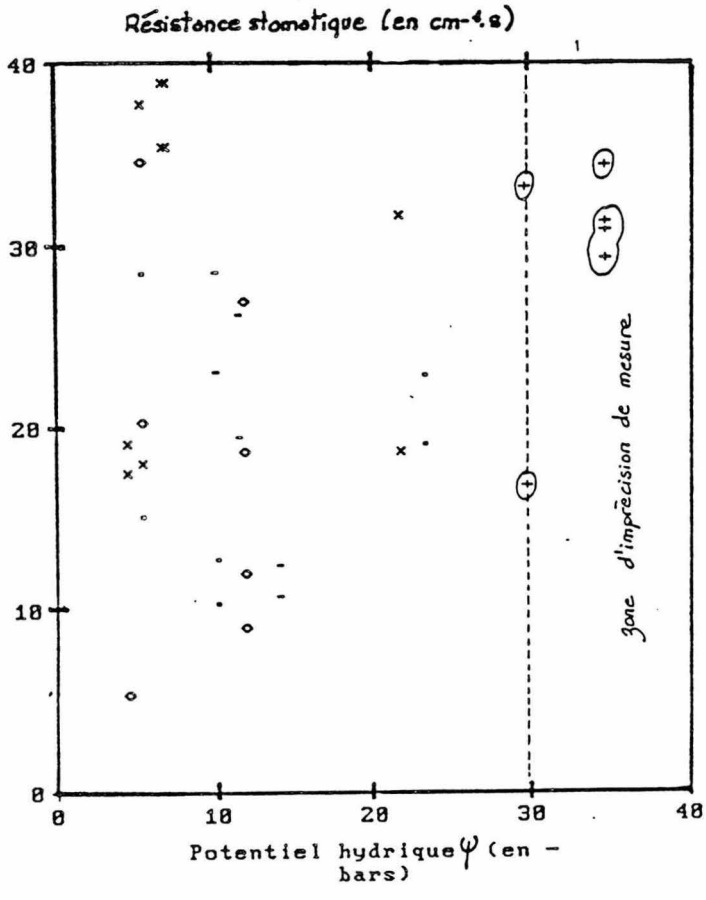
Tableau XXXI' - Comparaisons de moyennes pour les groupes "traitements x populations".



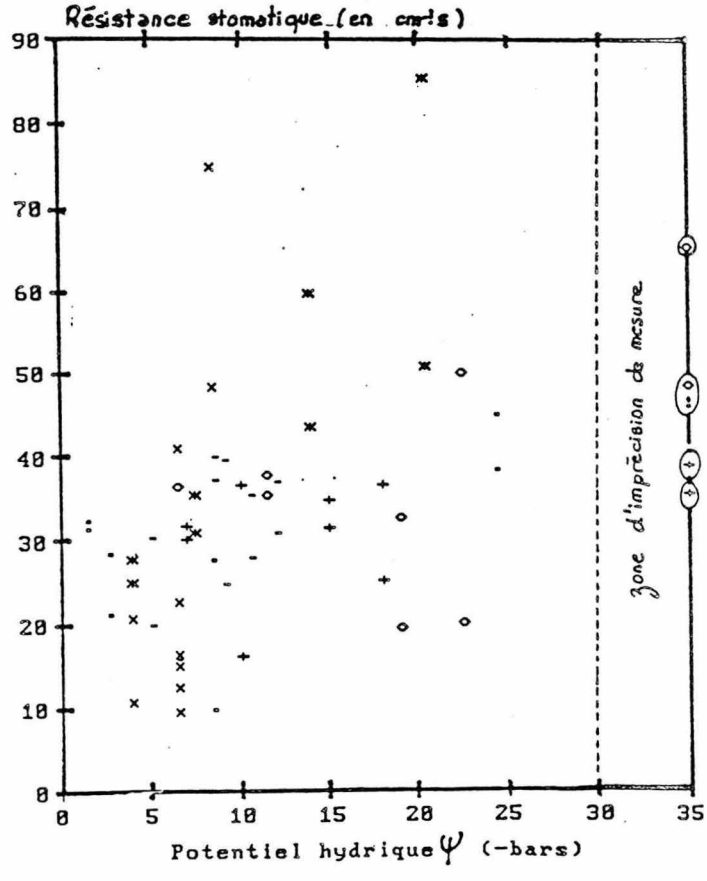
POPULATION P9. ST CYR.



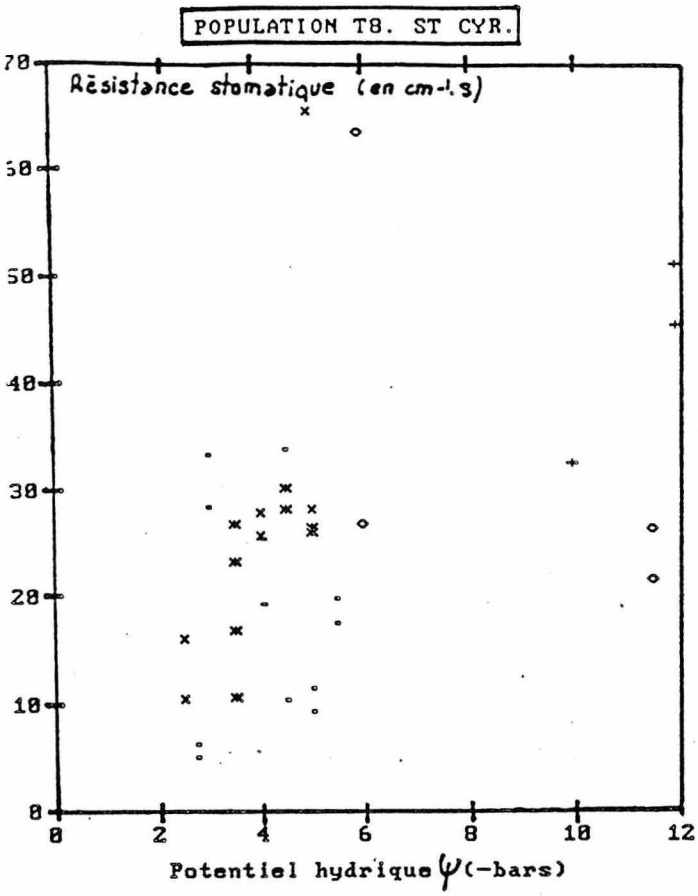
POPULATION P5. ST CYR.

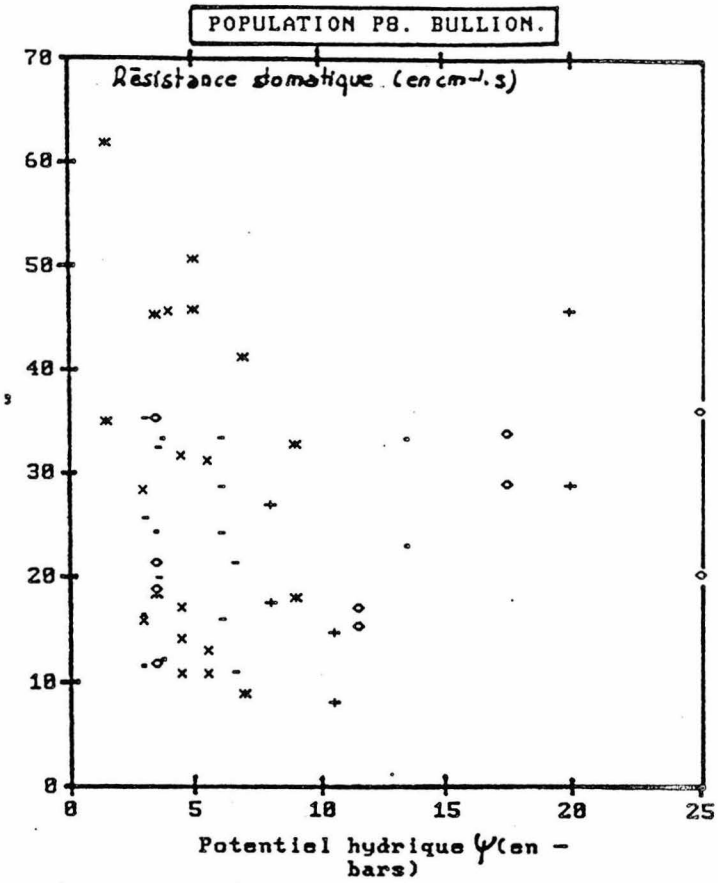


POPULATION P7. ST CYR.



POPULATION P13. VILLIERS.





LEGENDE

- I(S)
+ I(H)
✱ II(S)
◇ II(H)
× III(S)
- III(H)

ANNEXE V

Figure 26

I, II, III : trois niveaux d'éclairement
S et H : deux niveaux d'arrosage

L A M A D E

Emmanuelle

Titre : Comparaison des cytotypes tétraploïde et pentaploïde de l'espèce Holcus mollis L. en région parisienne. Aspects biosystématique et écophysiologique.

Résumé : On a pu définir chez le complexe polyploïde Holcus mollis L. grâce à de nombreux comptages chromosomiques, cinq cytotypes (2X, 4X, 5X, 6X, 7X) avec X = 7 comme nombre de base. L'étude porte sur les deux cytotypes les plus répandus, tétraploïde et pentaploïde, seuls recensés en région parisienne. Bien qu'indiscernables morphologiquement, leur amplitude écologique respective semble différente. Le cytotype tétraploïde se rencontre exclusivement dans les forêts du Quercion robori-petraeae, le cytotype pentaploïde apparaît lié à des types de biotopes plus ouverts comme les friches, les prairies non fauchées et certains stades préforestiers. En région parisienne, les deux cytotypes ne se rencontrent pas en mélange.

Afin d'expliquer une telle répartition, certaines expériences ont été envisagées concernant les effets de la variation de facteurs abiotiques tels que l' EAU, la LUMIERE et les ELEMENTS NUTRITIFS, sur les réponses des populations appartenant aux deux formes polyploïdes.

Les résultats montrent que les tétraploïdes produisent plus de rhizomes, quand les conditions environnementales sont contraignantes, que les pentaploïdes. Ces derniers produisent plus de racines en conditions non contraignantes. On observe une différence de stratégie des deux cytotypes lors d'une sécheresse momentanée. en effet, les pentaploïdes montrent une réaction d'évitement de la sécheresse par abaissement rapide du potentiel hydrique, tandis que les tétraploïdes ne montrent pas de réponses définies.

Ces différences semblent être le résultat à la fois d'un héritage génétique le pentaploïde ayant Holcus lanatus L. (espèce qui ne fait pas de rhizomes) comme un de ses parents, et de la pression de l'environnement, le pentaploïde se rencontrant dans des biotopes relativement instables d'un point de vue hydrique alors que le tétraploïde est strictement inféodé au domaine forestier.

Mots clés : HOLCUS MOLLIS - POPULATIONS - CYTOTYPE - TETRAPLOIDE - PENTAPLOIDE - BIOSYSTEMATIQUE - ECOPHYSIOLOGIE -