Les naturalistes belges

47-4
avril
1966

Publication mensuelle
publiée
avec le concours
du Ministère de
l'Éducation nationale
et de la Fondation
universitaire

LES NATURALISTES BELGES

Association sans but lucratif, 65, Av. J. Dubrucq, Bruxelles 2.

Conseil d'administration :

Président : M. C. VANDEN BERGHEN, professeur.

Vice-présidents : M. A. BREMER, docteur en médecine ; M. R. RASMONT, chargé de cours à l'Université de Bruxelles ; M. F. STOCKMANS, directeur de laboratoire à l'Institut royal des sciences naturelles et professeur à l'Université de Bruxelles.

Secrétaire et organisateur des Excursions : M. L. DELVOSALLE, docteur en médecine, 25, Avenue des Mûres, Bruxelles 18.

Trésorier : M. R. TOURNAY, assistant à l'Institut Royal des Sciences naturelles de Belgique, détaché au Jardin botanique de l'État.

Bibliothécaire : Mlle M. DE RIDDER, inspectrice.

Administrateurs : Mlle P. VAN DEN BREEDE, professeur, M. H. BRUGE, professeur, et J. DUVIGNEAUD, professeur.

Rédaction de la Revue : M. C. VANDEN BERGHEN, professeur, 65, avenue Jean Dubrucq, Bruxelles 2.

Organisation des conférences : Mlle G. ROOSE, professeur.

Protection de la Nature : Mme et M. SIMON, Graux, à Gaurain-Ramecroix (Hainaut).

Secrétariat et adresse pour la correspondance : M. Pierre VAN GANSEN, 20, Av. De Roovere, Bruxelles 8, Tél. 23.23.40.

Local et bibliothèque, 31, rue Vautier, Bruxelles 4. — La bibliothèque est ouverte aux jours et heures où une activité est prévue au local. Bibliothécaires : Mlles DE RIDDER et DE REU.

But de l'Association : Assurer, en dehors de toute intrusion politique ou d'intérêts privés, l'étude, la diffusion et la vulgarisation des sciences naturelles, dans tous leurs domaines.

Avantages réservés à nos membres : Participation gratuite ou à prix réduit à nos diverses activités et accès à notre bibliothèque.

Cotisations des membres de l'Association pour 1966 :

Belgique :

Adultes, avec le service de la Revue . . . . . 175 F

Étudiants (ens. supérieur, moyen et normal), non rétribués ni subventionnés, âgés au max. de 26 ans, avec le service de la Revue . . 125 F

Allemagne fédérale, France, Italie, Luxembourg, Pays-Bas, avec le service de la Revue . . . . . 175 F

Autres pays, avec le service de la Revue . . . . . 200 F

Tous pays, sans le service de la Revue : personnes appartenant à la famille d'un membre adulte recevant la Revue et domiciliées sous son toit . . 25 F

Abonnements à la Revue pour 1966 :

Belgique :

Établissements d'enseignement, bibliothèques publiques . . . 175 F

Autres cas . . . . . 200 F

Allemagne fédérale, France, Italie, Luxembourg, Pays-Bas . . . . 200 F

Autres pays . . . . . 225 F

Pour les versements : C.C.P. n° 2822.28 Les Naturalistes belges, 20, Av. De Roovere, Bruxelles 8.

Note : Les étudiants sont priés de préciser l'établissement fréquenté, l'année d'études et leur âge.

TOME 47 N° 4 AVRIL 1966

LES NATURALISTES BELGES

SOMMAIRE

MOUTSCHEN (J.). Les chloroplastes 173
VANDEN BERGHEN (C.). Initiation à l'étude de la végétation (*suite*) 194
Bibliothèque 223

Les chloroplastes

par Dr J. MOUTSCHEN

Depuis très longtemps, les chloroplastes ont attiré l'attention des naturalistes. DE JUSSIEU, déjà, avait émis l'opinion que la chlorophylle était déposée dans la cellule sous forme de grains.

Contrairement aux autres organites cellulaires, l'étude du chloroplaste était intimement liée, dès la première observation, à l'étude de la chlorophylle. Nous allons passer en revue diverses questions se rapportant à la morphologie et à la physiologie des chloroplastes.

A. — TRAVAUX DE MICROSCOPIE OPTIQUE.

A l'examen microscopique *in vivo*, sans coloration préalable, les chloroplastes se présentent comme suit :

Ce sont des organites de forme sphérique ou ellipsoïdale, bien séparés du milieu cytoplasmique ambiant par une membrane limitante. Leur diamètre est en moyenne de 2 à 6 μ, par exemple chez *Elodea canadensis* (fig. 1) ou diverses espèces de *Vallisneria* qui constituent un matériel d'étude de choix. Leurs contours sont parfois assez déformés. C'est le cas notamment des chloroplastes amiboïdes géants de *Selaginella* (fig. 1).

Les chloroplastes sont apparus uniformément verts aux yeux des premiers observateurs. GUILLIERMOND mentionne à leur sujet : « Une fois définitivement formés, les chloroplastes chez toutes les Phanérogames se présentent sur le vivant sous forme de corps verts d'un aspect plus ou moins homogène, dans lesquels la chlorophylle paraît être diffuse dans le substratum lipoprotéique ».

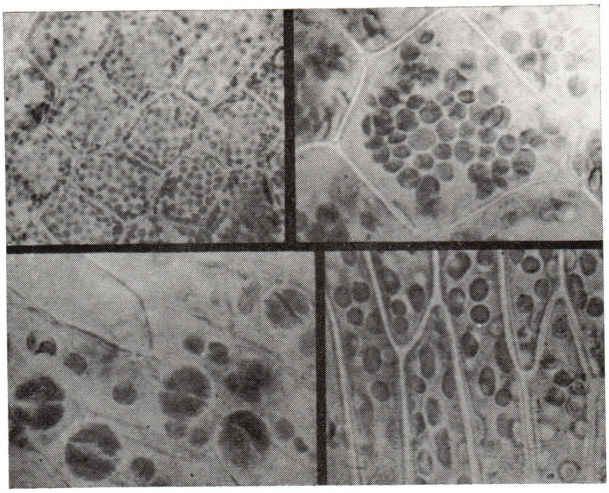


FIG. 1. — Quelques types de chloroplastes :
a et b : Feuille d'*Elodea*, gr 100 × et gr 200 ×.
c : *Selaginella* sp., gr 200 ×.
d : Mousse, gr 200 ×.

Dans la cellule, les chloroplastes se déplacent dans le sens des courants cytoplasmiques, se rapprochant parfois de la périphérie cellulaire où ils présentent alors un aspect lenticulaire.

Certaines algues ne possèdent qu'un seul chloroplaste consistant éventuellement en une longue spirale qui s'étend d'un bout à l'autre de la cellule. Ce chloroplaste de type spécial porte le nom de chromatophore.

Deux faits saillants de la vie des organites chloroplastiques ont été très tôt reconnus :

Tout d'abord, leur nombre est constant dans un tissu déterminé et pour une espèce donnée, mais, d'une espèce à l'autre, il existe de grandes variations de nombre allant de un seul à plusieurs centaines (fig. 1).

Ensuite, il existe un cycle de division que l'on peut schématiser comme suit :

a) le chloroplaste grossit jusqu'à atteindre environ deux fois sa taille primitive ; il est alors ellipsoïdal ;
b) il s'allonge suivant son grand axe ce qui donne naissance à une figure en haltère ;
c) il y a alors apparition d'une scissure transversale médiane ou étranglement suivi de rupture à ce niveau ; il persiste souvent un isthme qui s'allonge en s'amincissant.

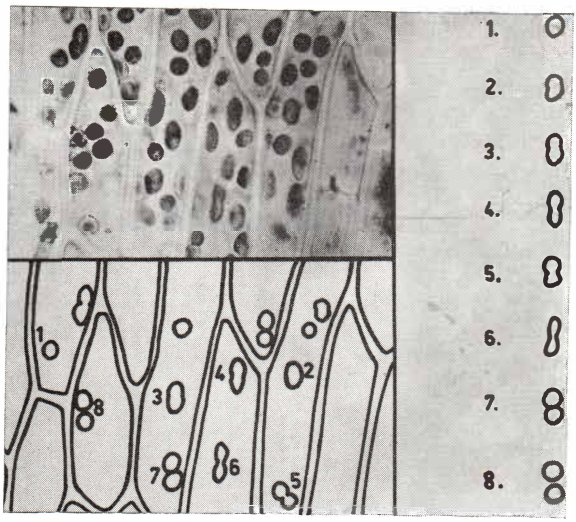


FIG. 2. — Cycle divisionnel des chloroplastes chez une mousse, gr 200 ×.

L'un ou l'autre de ces processus donne naissance à deux chloroplastes fils.

La figure 2 résume les principales étapes de la division des chloroplastes observées chez une mousse.

Dès la fin du siècle dernier, on a reconnu que le chloroplaste n'était pas homogène. Ainsi a-t-on observé de l'amidon facilement mis en évidence par le Lugol (solution iodo-iodurée). Les grains d'amidon intra-chloroplastiques affectent des formes variables comme on peut le voir dans la figure 3. Ils s'accumulent à certaines périodes de la vie cellulaire pendant lesquelles l'activité divisionnelle du chloroplaste est suspendue.

Dans les chloroplastes de certaines algues, on a remarqué la présence de régions différenciées, de nature chimique beaucoup plus complexe que l'amidon. Citons : les stigmas de certaines Volvocales, les pyrénoïdes des *Chlamydomonas* et les caryoïdes des Spirogyres. Outre les régions différenciées que nous venons de mentionner, MEYER et SCHIMPER (1883) ont soupçonné, à la fin du siècle dernier, que les régions vertes du chloroplaste n'étaient pas plus homogènes que les régions différenciées précitées.

Les premiers chercheurs qui ont décrit l'hétérogénéité de la matière fondamentale du chloroplaste pensaient que la chlorophylle était localisée dans de petites vacuoles séparées par des régions plus claires. L'ensemble de ces régions plus claires était dénommé stro-

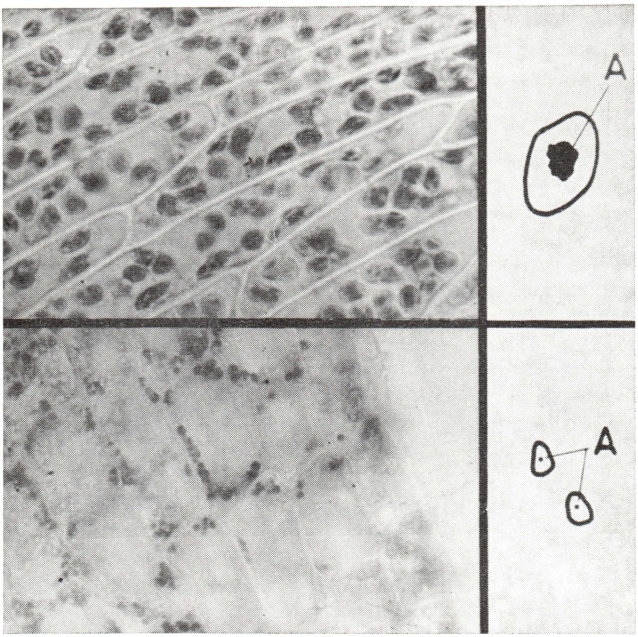


FIG 3. — Mise en évidence par le Lugol de l'amidon (en A) dans les chloroplastes d'*Elodea* et de mousse, gr 200 ×.

ma. Cette structure était loin d'être considérée comme étant générale. Ainsi WEIER (1938) défendait l'opinion que la chlorophylle était répartie de manière homogène dans certains chloroplastes alors que dans d'autres, elle existait sous forme de grains.

La démonstration de l'existence de la structure granulaire devait être faite par DOUTRELIGNE (1935) et HEITZ (1936). Grâce à l'étude systématique d'un grand nombre de matériaux, HEITZ mettait en évidence ces grains ou grana dont la taille varie entre 0,5 et 2 μ de diamètre pour environ 0,2 μ d'épaisseur. Au cours de certains états fonctionnels, ils se trouvent en-dessous de la limite de visibilité au microscope optique (même en microscopie de phase). C'est une raison pour laquelle leur existence, dans certains chloroplastes, a été contestée pendant longtemps. Dans la fig. 4, nous avons repris de HEITZ, deux exemples typiques de structure granulaire, respectivement chez *Agapanthus* et *Selaginella* où le comportement des chloroplastes a été étudié pendant la phase divisionnelle. La première image que l'on se faisait du granum était celle d'une sphère. HEITZ a cependant deviné qu'il s'agissait, en réalité, d'un empilement de plaquettes. Cette nouvelle conception devait être confirmée ultérieurement grâce au microscope électronique.

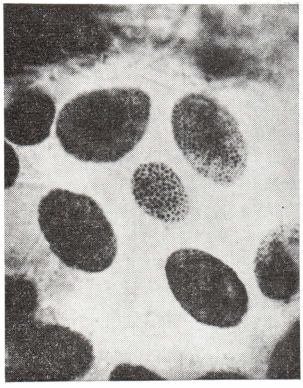


FIG. 4. — Chloroplastes avec grana.
En a : chez *Agapanthus umbellatus*.
En b : chez *Selaginella Watsoniana* pendant les phases de division.
(D'après HEITZ, 1936).

B. — TRAVAUX DE MICROSCOPIE ÉLECTRONIQUE.

Les premières études du chloroplaste au microscope électronique ont confirmé l'existence du système granaire.

Pour GRANICK *et al.* (1947), un chloroplaste d'épinard en fin de maturation contient de 40 à 60 grana d'une dimension moyenne de 6000 Å de diamètre sur 800 Å d'épaisseur. La fig. 5 donne un exemple de la manière dont se présentent les grana du tabac tels que FREY-WYSSLING (1953) les a observés au microscope électronique.

La figure inférieure gauche montre nettement que le granum consiste en une série de plaquettes empilées à la manière de pièces de monnaie. Le nombre de ces disques varie fortement d'une espèce à l'autre et même d'un tissu à l'autre mais, dans un chloroplaste mûr, c'est une constante.

Des études réalisées à de plus forts grossissements ont mis en évidence la structure lamellaire des éléments chloroplastiques. Cette structure lamellaire implique les grana et les lamelles intergranaires qui les réunissent ainsi que la membrane limitante du chloroplaste.

Au fort grossissement et après fixation au tétraoxyde d'Osmium (fig. 6), le granum se présente comme une succession de disques sombres et clairs.

En résumé, de tous les travaux de microscopie électronique, on

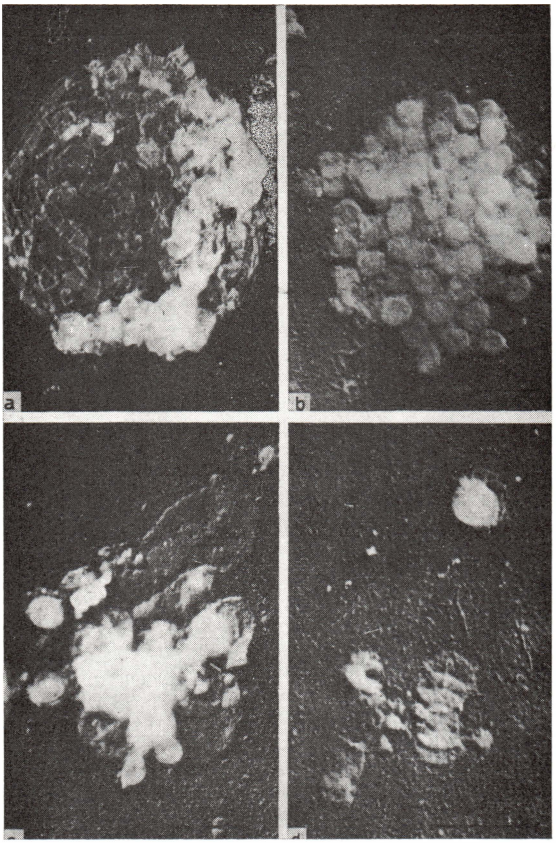


FIG. 5. — Vue au miscroscope électronique de chloroplastes de feuille d'épinard.
En a, on voit principalement la membrane chloroplastique et quelques grana (à droite).
En b, les grana sont isolés.
En c, on voit la partie sombre et de la myéline recouvrant les grana.
En d, on distingue l'emplacement des lamelles granaires.
(Cliché dû à la courtoisie de FREY-WYSSLING, d'après FREY-WYSSLING et MÜHLETHALER, 1949).

peut conclure que la structure lamellaire est tout à fait fondamentale du chloroplaste. Elle existe, en fait, à tous les niveaux allant de la disposition des molécules à la disposition des organes. Elle est la contrepartie de cette autre importante structure qu'est la structure fibrillaire.

On s'est demandé si cette structure lamellaire existait dans toute la série végétale et si le prélèvement d'échantillons à différents niveaux d'évolution ne pourrait pas aider à comprendre davantage la morphologie et la morphogenèse de l'organite.

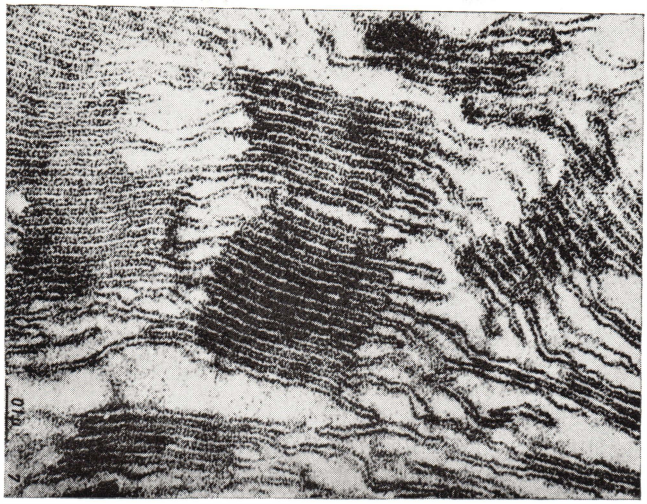


FIG. 6. — Vue au fort grossissement au microscope électronique d'un granum. On remarque nettement les disques granaires et intergranaires.
(D'après D. VON WETTSTEIN).

FIG. 7. — Vue au microscope électronique.
Chromatophore de *Fucus vesiculosus* montrant la structure lamellaire simple.
(D'après D. VON WETTSTEIN).

C. — Enseignements de la phylogénie.

Divers essais de mise en évidence d'une structure chloroplastique chez les bactéries, chez lesquelles cependant les espèces possédant de la chlorophylle ont été tout spécialement étudiées au cours de ces dernières années, sont restés infructueux. Ainsi, chez *Rhodospirillum*, il n'y a pas, à proprement parler, d'organite mais simplement des grains de chlorophylle.

Chez beaucoup d'algues, la structure chloroplastique est en quelque sorte un défi au système granaire.

Les types de chloroplastes les plus compliqués possèdent cependant une structure lamellaire. Chez *Fucus serratus*, les lamelles ont une épaisseur de 60 Å $\pm$ 20 Å. On peut voir un exemple de cette structure sur la fig. 7. Entre les différents chloroplastes d'algues, on observe surtout une différence entre le nombre de lamelles plutôt qu'une complexité croissante de l'organite.

L'examen de ces structures révèle cependant ce fait essentiel que la structure lamellaire précède, dans l'évolution, la formation des grana.

Avec l'apparition du système granaire, l'organite devient de plus en plus complexe. Les jonctions entre lamelles granaires et intergranaires, par exemple, ne sont pas toujours bien comprises. On peut voir, sur la figure 8, quelques schémas de chloroplastes de plantes supérieures dont on peut comparer le degré de complexité par rapport aux lamelles simples de *Fucus*. Les variantes de structure sont parfois grandes d'une espèce à l'autre. Elles restent cependant toutes des variations sur le même thème lamellaire fondamental.

On peut résumer les enseignements de la phylogénie en trois points :

1) La chlorophylle peut exister avant l'apparition de la structure de l'organite.
2) La lamelle est la structure de base et existe avant la différenciation des grana.
3) La structure granaire, différenciation du système lamellaire, se complique progressivement au cours de l'évolution.

D. — L'ontogenèse du chloroplaste.

L'étude du cycle de maturation des chloroplastes est une source d'information sur les synthèses des éléments de l'organite. On a

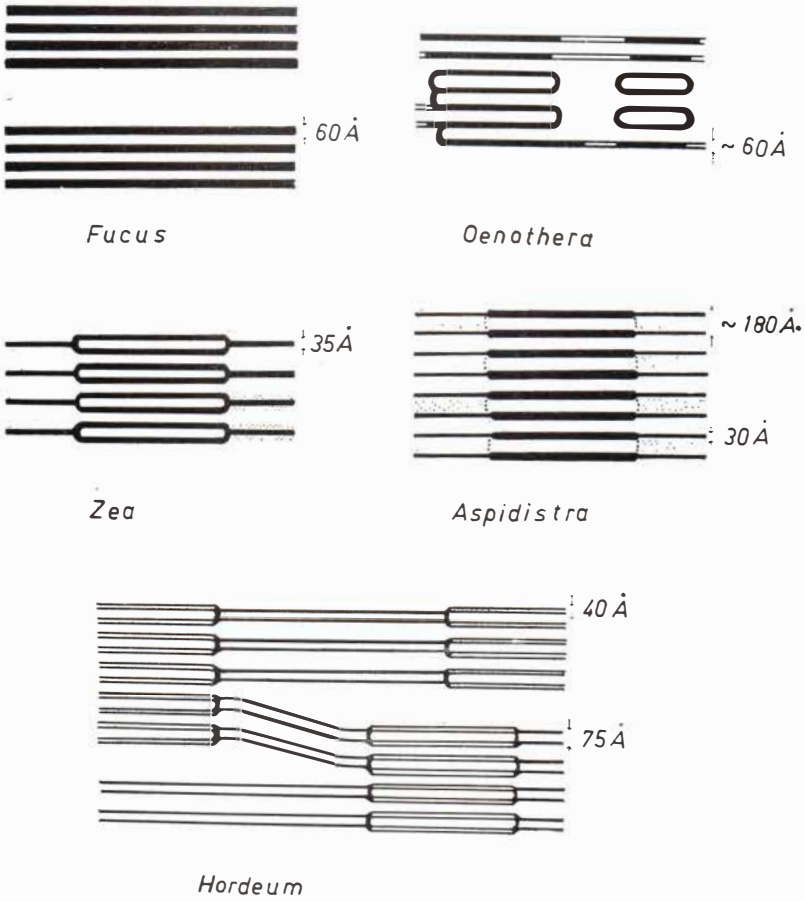


FIG. 8. — Schémas montrant l'accroissement de la complexité de la structure du chloroplaste au cours de l'évolution.

(D'après D. VON WETTSTEIN).

résumé dans la fig. 9, différents stades observés par VON WETTSTEIN au cours du développement de la plantule d'orge.

1) Au stade proplastidique, il est presque impossible de distinguer le chloroplaste d'un chondriosome. Ce fait avait déjà été remarqué par les auteurs anciens qui parlaient de dualité des lignées chondriosomiales.
2) Après le stade proplastidique, l'organite, plus volumineux, prend une forme amiboïde. On y remarque la présence d'un tube central.

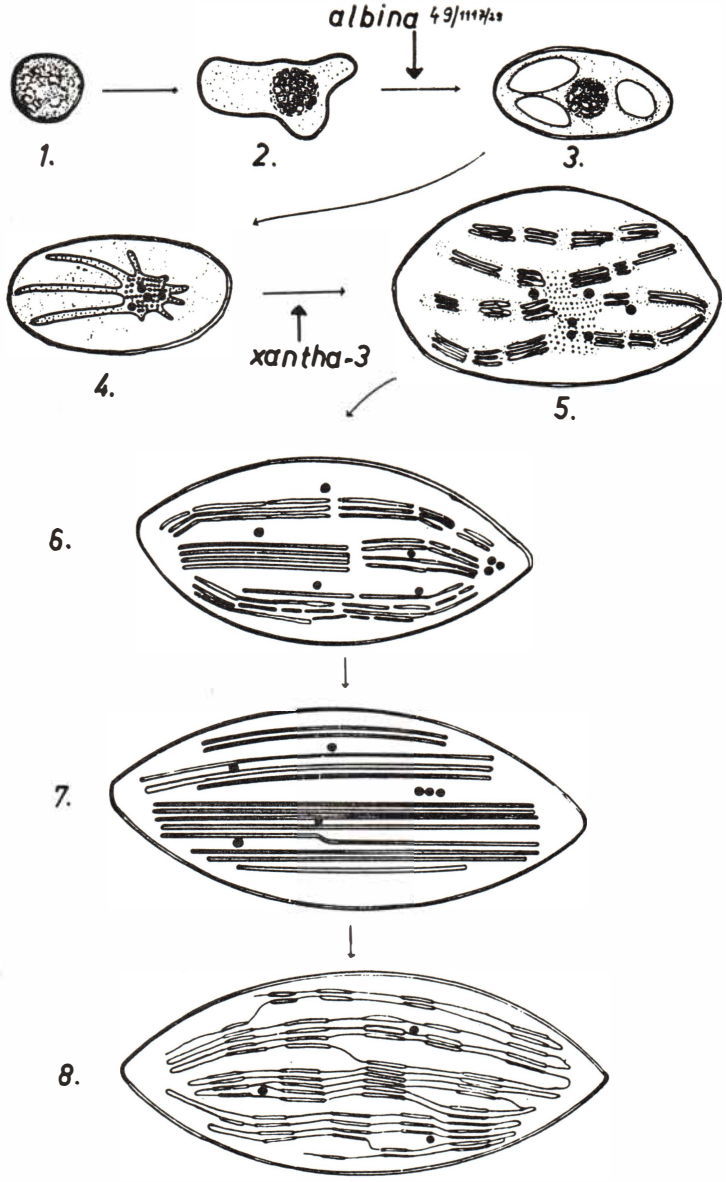


Fig. 9. — Schémas montrant le développement du chloroplaste et son organisation lamellaire chez l'orge.

(D'après D. von Wettstein).

3) Précocement, un grain d'amidon désigné sous le nom d'amidon primaire apparaît au centre. Cet amidon primaire est rapidement résorbé.

4) L'organite est plus volumineux. Sa forme ellipsoïdale rappelle déjà celle du chloroplaste mature. A ce stade, il y a protrusion du tube central qui prend des formes amiboïdes. Dans le tube central, on observe de petits globuli ou plaquettes osmiophiles. On ne connaît pas encore la fonction exacte de ces globuli, mais il est certain qu'ils jouent un rôle dans la genèse des lamelles et des grana. A leurs niveaux, on a identifié de la chlorophylle. La synthèse de certaines chlorophylles précède donc la formation des lamelles.

5) Le système lamellaire fondamental se constitue par épaississement et clivage.

6) Au stade suivant, on observe des images de fusion des doubles lamelles. Cette fusion paraît bien être un phénomène très général dans la morphogenèse des structures lamellaires. Dans le règne animal, on l'a rencontré notamment dans les cellules à bâtonnet de la rétine.
On retrouve ici, au cours du développement du chloroplaste, la structure continue à doubles lamelles typique des algues.

7) A ce stade, se différencie le système granaire.

Deux interprétations de la genèse des grana existent. Les travaux de von Wettstein (1959) suggèrent que les disques granaires de l'orge peuvent se former par épaississement et clivage longitudinal des lamelles du stroma. Pour Mühlethaler et Frey-Wyssling (1959), la reduplication des lamelles granaires est douteuse. Pour certains chercheurs dont Menke (1960) et pour l'école française dont Buvat (1962), le feuillet interne de la membrane chloroplastique s'invagine et donne une crête. Cette crête formera une lamelle stromatique à partir de laquelle s'isolera un saccule granaire. La formation des disques granaires s'achève ensuite par fusion.

E. — Les constituants chimiques.

Dans le tableau ci-après, on peut voir qu'il existe, dans le chloroplaste, une très grande variété de substances. Les principaux constituants plastiques y sont représentés. Tous les types de lipides sont rencontrés. Les protéines du chloroplaste ne diffèrent pas fon-

damentalement de celles du cytoplasme. On a relevé un peu plus d'histidine et un peu moins de lysine et d'acide glutamique.

Les pigments représentent une partie importante du chloroplaste. Les proportions de ces pigments diffèrent néanmoins considérablement suivant les auteurs. On distingue les chlorophylles ; le carotène et les xanthophylles sont désignés sous le nom générique

ANALYSE CHIMIQUE DES CHLOROPLASTES DE PLANTES SUPÉRIEURES

Constituants	% de poids sec	Composants			
Protéines	35 - 55	Environ 80 % insoluble			
Lipides	20 - 30	Glycérides	50 %		
		Stérides	20	Choline	46 %
		Cérides	16	Inositol	22
		Phosphatides	2-7	Glycérol	22
				Ethanolamine	8
				Sérine	0,7
Hydrates de carbone	Variable	Amidon, sucres phosphorylés (3-7 C.)			
Chlorophylles	~ 9	Chlorophylle a	75 %		
		Chlorophylle b	25 %		
Caroténoïdes	~ 4,5	Xanthophylle	75 %		
		Carotène	25 %		
Acides nucléiques					
RNA	2-3				
DNA	0,5				
Cytochromes					
f	~ 0,1				
b_6	—				
Vitamines					
K	0,004				
E	0,08				
Cendres	~ 3				
Fe	0,1				
Cu	0,01				
Mn	0,016				
Zn	0,007				
P	0,3				

de caroténoïdes. Parmi les corps non pondérables, on remarque des sels minéraux, des vitamines et des enzymes dont la liste n'est pas exhaustive. On y a récemment mis en évidence du DNA (*) (voir GRANICK, 1961) et du RNA (*) (BRACHET, 1960).

F. — AGENCEMENT DES CONSTITUANTS MOLÉCULAIRES DU CHLOROPLASTE.

La microscopie optique a appris que le chloroplaste est entouré d'une membrane. La microscopie électronique a montré qu'il s'agit d'une double membrane comme dans les chondriosomes. La nature des constituants de cette membrane a été étudiée par voie cytochimique. La coloration en noir par le tétraoxyde d'Osmium montre la nature lipidique d'une partie de cette membrane.

La nature lipoprotidique de cette membrane a été démontrée à la suite de digestion par un mélange lipase-pepsine, agissant notamment sur chloroplastes isolés (THOMAS, 1952). La réaction cytochimique a été contrôlée au microscope électronique.

La même méthode de digestion par des complexes enzymatiques révèle la présence de lipides et de protides dans le stroma.

Après digestion poussée du stroma, un magma lipidique où des myélines ont été identifiées persiste. Ces myélines existent non seulement dans le stroma mais se prolongent dans le système granaire.

L'agencement des constituants des grana est plus complexe. Pour FREY-WYSSLING (1953), le granum consiste en 20 à 30 couches lipidiques, chacune d'une épaisseur d'environ 50 Å séparées par des couches de protéines hydrosolubles d'environ 250 Å. Suivant ces conceptions, les pigments doivent être principalement liés aux grana chez les végétaux qui possèdent un système granaire.

METZNER (1952) a montré que les grana étaient effectivement les éléments fluorescents du chloroplaste. La fluorescence est principalement attribuée à la chlorophylle.

Dans les chloroplastes à lamelles, celles-ci présentent aussi une fluorescence rouge et sont donc le support de la chlorophylle. Le fait que même lorsqu'il y a des grana, il puisse y avoir de la chlorophylle dans les lamelles du stroma est encore discuté.

Un argument en cette faveur est que le maximum d'absorption dans le rouge se situe à une plus grande longueur d'onde *in vivo* qu'après extraction de la chlorophylle par n'importe quel solvant.

(*) DNA = acide désoxyribonucléique
RNA = acide ribonucléique

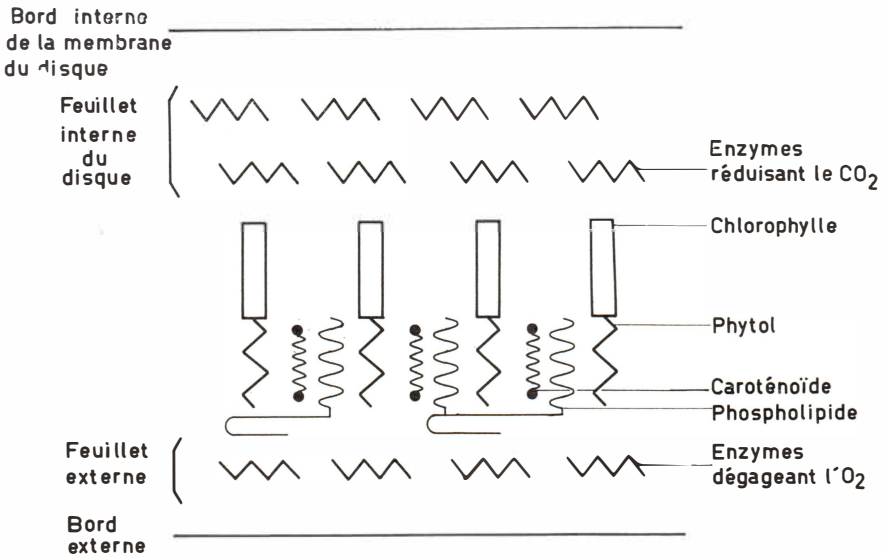


FIG. 10. — Schéma d'une lamelle à l'échelle moléculaire.

Ce fait est particulièrement probant avec la bactériochlorophylle des bactéries pourpres.

STOLL a démontré que la presque totalité des caroténoïdes du chloroplaste était liée à la chlorophylle pour former une molécule complexe.

En faisant la synthèse des recherches effectuées au cours de ces dix dernières années, on peut dégager le schéma de la fig. 10.

Les molécules de chlorophylle sont réparties en couches parallèles par rapport à celles que forment les feuillets des enzymes. Chaque molécule est associée à du carotène et des phospholipides.

G. — LES GRANDS RÔLES DU CHLOROPLASTE.

La première fonction du chloroplaste est sa fonction photosynthétique. On peut résumer ainsi très schématiquement la photosynthèse (fig. 11). La première étape est l'absorption d'un certain nombre de quanta d'énergie lumineuse soit par la chlorophylle, soit par un autre pigment. La chlorophylle passe alors à un état excité. L'énergie emmagasinée peut alors être libérée de trois façons :

a) Par transfert à un composé qui peut l'utiliser dans des processus photochimiques.
b) Par dissipation en chaleur.
c) Par rayonnement de fluorescence.

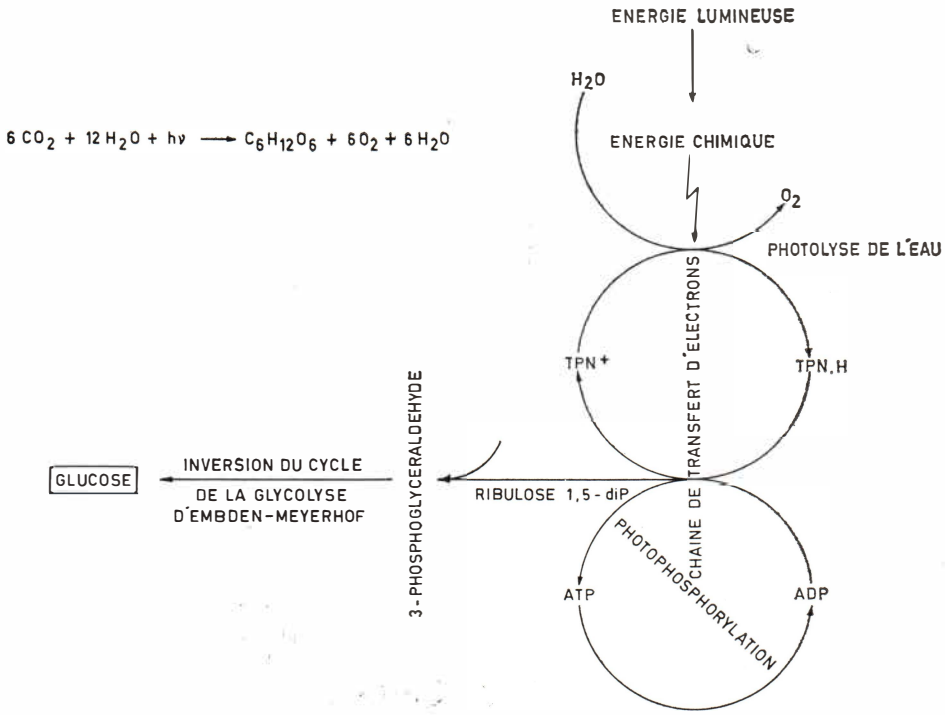


FIG. 11. — Schéma de la photosynthèse.

Le rayonnement de fluorescence a été utilisé comme indicateur de transfert d'énergie. Il a permis de démontrer un transfert d'énergie des caroténoïdes à la chlorophylle *a* et aussi de la chlorophylle *b* à la chlorophylle *a*.

Ces transferts fonctionnent chez *Chlorella* avec un rendement de 100 %. La protéine peut être impliquée dans le transfert d'énergie mais on ne sait pas exactement si le transfert se fait successivement d'une chlorophylle à l'autre ou des deux chlorophylles simultanément sur la protéine.

Un donneur d'hydrogène est nécessaire au transfert de l'énergie emmagasinée. Cette énergie est utilisée pour réaliser la photolyse de l'eau au cours d'une réaction qui aboutit à la libération d'O_2. Des techniques classiques avaient déjà mis ce fait en évidence mais le phénomène a été particulièrement étudié sur chloroplastes isolés.

Au moyen de l'isotope O^{18}, RUBBEN a prouvé que l'oxygène provenait bien de l'eau et non du CO_2. Des échanges isotopiques étant

cependant possibles, ces résultats ne sont pas admis par tous les chercheurs.

Comme accepteur d'hydrogène, VISCHNIAC et OCHOA (1957) ainsi que d'autres ont montré le rôle du TPN (*) dans la photolyse de l'eau. Le TPN réduit est oxydé par un système de transport d'électrons qui consiste en flavines, en vitamine C et probablement en vitamine K et en cytochrome. L'énergie produite par cette oxydation est utilisée pour phosphoryler l'ADP (*) et l'ATP. C'est la photophosphorylation. On s'est demandé quel était le sort du CO_2. Des expériences au cours desquelles on a utilisé un traceur radioactif, en l'occurence du $C^{14}O_2$, ont permis de conclure que celui-ci s'incorpore au ribulose 1,5 diphosphate au cours d'une réaction sombre.

La forme active du sucre en C_5 conduit à la formation d'acide 3-phosphoglycérique réduit ensuite en 3-phosphoglycéraldéhyde.

L'énergie de cette réaction est empruntée au TPN et à l'ATP produits au cours de la photophosphorylation. Par un cycle inverse de la glycolyse impliquant l'intervention de divers systèmes enzymatiques, la molécule de glucose est synthétisée. A partir de celle-ci, se forme une grande quantité de molécules diverses d'acides gras et d'acides aminés qui constituent une source considérable d'énergie emmagasinée.

Dans la photosynthèse, le système lamellaire joue de multiples rôles :

1) Il rend possible le fonctionnement des pigments en milieu aqueux (de grosses variations de pression osmotique existent, en effet, au niveau du chloroplaste).
2) Il assure le maintien des distances intermoléculaires ce qui permet un transfert d'énergie efficace.
3) Il intervient au cours des premières étapes de la réaction photosynthétique, grâce aux centres enzymatiques qu'il contient.
4) De plus, LEYON et VON WETTSTEIN (1954) pensent qu'entre les lamelles, existent des canaux capillaires qui vont d'un bout à l'autre du chloroplaste et assurent la translocation rapide des produits formés au cours de la photosynthèse.

Dans l'organite chloroplastique, on a souvent essayé de définir

(*) TPN = Triphosphopyridine nucléotide
ATP = Adénosine triphosphate
ADP = Adénosine diphosphate

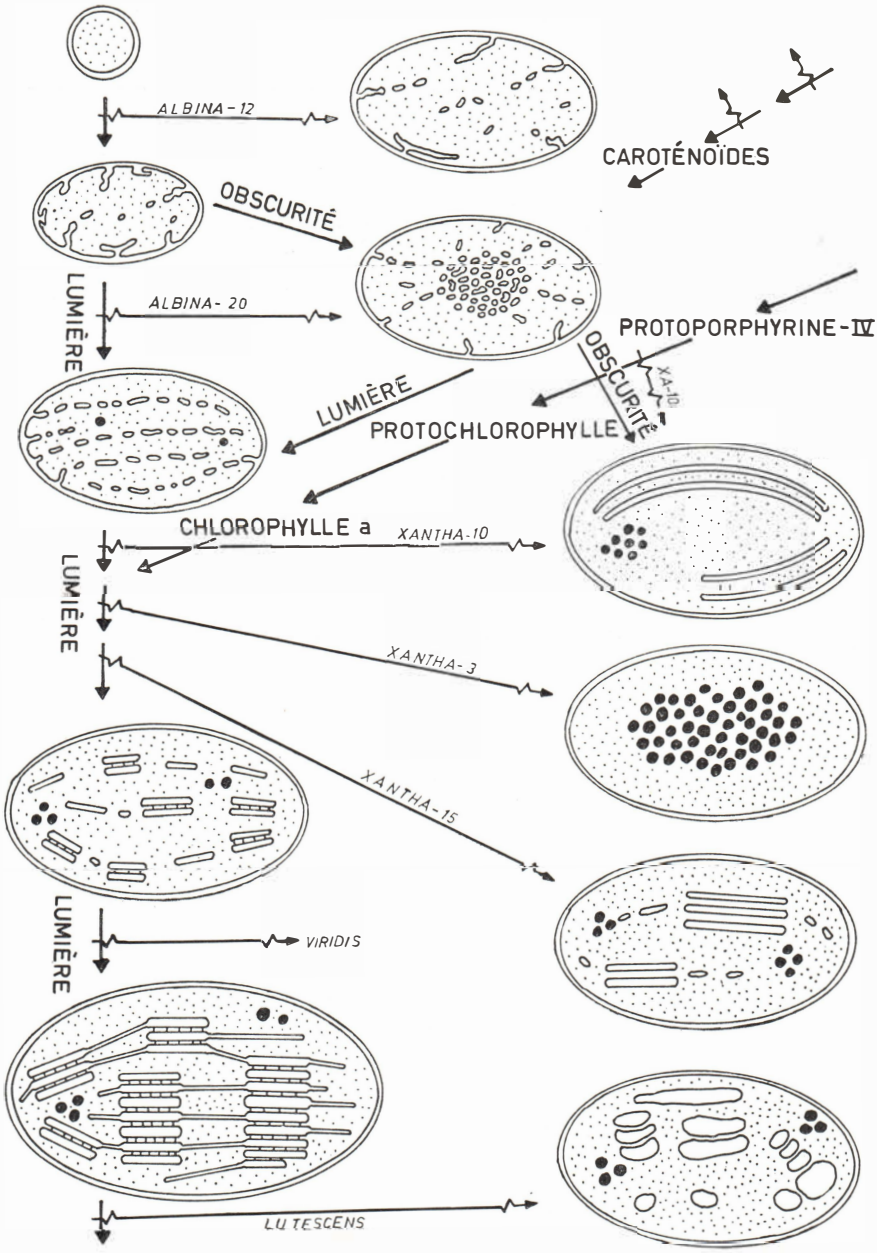


FIG. 12. — Méthode d'étude des synthèses du chloroplaste grâce à l'utilisation de mutants.

(D'après D. VON WETTSTEIN).

une unité fonctionnelle. On a d'abord pensé qu'il s'agissait du granum étant donné la localisation de la majeure partie de la chlorophylle à ce niveau.

Cependant, si l'on dissocie le chloroplaste en fractions de plus en plus petites, on s'aperçoit que la plus petite fraction qui est encore capable de produire la réaction de Hill (c'est-à-dire de permettre la photolyse de l'eau au moyen d'un récepteur hydrogène approprié) est beaucoup plus petite que le granum et est de l'ordre 120 Å.

Pour ces unités fonctionnelles du chloroplaste, PARK et PON (1962) ont proposé le nom de « Quantasomes ».

H. — SYNTHÈSES AU COURS DU DÉVELOPPEMENT DU CHLOROPLASTE.

Une des méthodes les plus fructueuses dans l'étude du métabolisme du chloroplaste, c'est-à-dire des différentes étapes de la synthèse de ses constituants, est basée sur l'utilisation des mutants chlorophylliens.

Si un mutant perd la capacité de synthétiser un enzyme nécessaire à la synthèse d'un de ses constituants fondamentaux, il y a blocage de la chaîne de réaction. Ce blocage comporte généralement deux conséquences :

1) un arrêt dans le développement de l'organite,
2) une accumulation du ou des précurseurs de la substance qui ne peut plus être synthétisée.

L'étude des organites aberrants est alors réalisée soit au microscope électronique, soit par voie biochimique.

La fig. 12 résume cette méthode. On voit, dans cette figure, quelques exemples des principaux mutants qui ont été utilisés en vue de comprendre les principales étapes du développement de l'organite.

La fig. 13 est un exemple de chloroplaste du mutant *xantha* vue au microscope électronique. On observe que quelques lamelles ont pu être édifiées. Cependant, le système granaire n'a pas pu se former.

Malgré de nombreuses inconnues, on peut donner ici pour la synthèse de la chlorophylle, le schéma de GRANICK à partir de résultats obtenus chez l'algue *Chlorella*.

Des blocages dans la synthèse des caroténoïdes ont été étudiés, notamment par CLAES et LEFORT (1957). Il est nécessaire, en effet, non seulement d'étudier la synthèse des pigments mais encore celle d'autres constituants, les divers métabolismes pouvant présenter entre eux de nombreuses connections. La méthode décrite précé-

demment est donc complétée comme suit : si, chez un mutant, au moment du blocage de la synthèse d'un constituant essentiel, on fournit un métabolite déterminé, par exemple un acide aminé ou une vitamine, on peut, dans certains cas, restaurer le fonctionnement normal de l'organite et, partant, lui permettre de continuer son développement jusqu'à un stade ultérieur, parfois même jusqu'à l'achèvement de sa structure normale.

FIG. 13. — Vue au microscope électronique d'un mutant *Xantha 15* de l'orge. On remarque quelques lamelles.

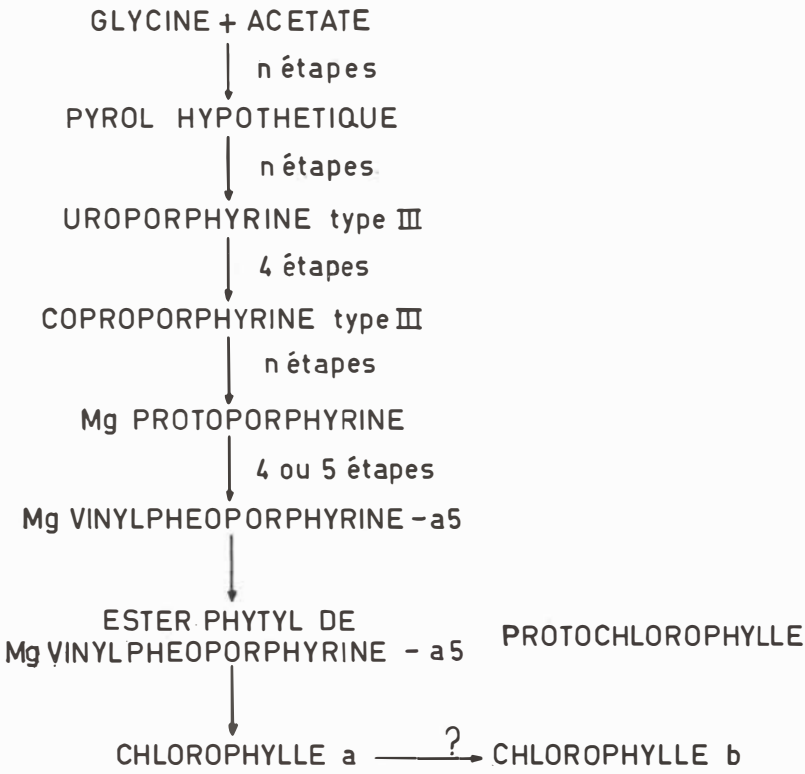
(D'après D. VON WETTSTEIN).

Lorsque le blocage concerne essentiellement la photosynthèse, la fourniture d'une source simple de carbone sous forme de sucre restaure la fonction et la structure.

Par contre, si le blocage met en cause une fonction distincte de la photosynthèse, il faut suppléer en ajoutant, au milieu, une autre substance.

Ainsi, par ce procédé, a-t-on pu analyser chez *Arabidopsis thaliana* un mutant exigeant de la thiamine. Chez l'orge, WALLES (1965) a identifié et étudié soigneusement des mutants requérant de l'acide aspartique, de la leucine et d'autres acides aminés. Cette méthode permet donc d'obtenir un nombre très élevé d'informations non seulement sur le besoin du chloroplaste en une substance déterminée mais encore sur le moment du développement de l'organite auquel ce besoin se fait sentir. Une méthode d'étude du métabolisme du chloroplaste distincte de la précédente consiste à l'empoisonner spécifiquement à différents stades du développement. Ainsi, par exemple, grâce à la streptomycine, a-t-on pu mettre en évidence de nombreuses relations entre la synthèse de la chlorophylle et d'autres constituants du chloroplaste.

SCHEMA DE LA
BIOSYNTHESE DES CHLOROPHYLLES
(D'APRES GRANICK)



I. — Relations entre noyau et chloroplaste.

Maints faits ont prouvé que l'activité chloroplastique se trouve sous contrôle nucléaire. L'étude des mutants chlorophylliens ne fournit pas seulement des renseignements sur les étapes successives de la synthèse des différents constituants du chloroplaste mais encore sur les gènes qui contrôlent le développement et l'activité du chloroplaste. Le problème du contrôle nucléaire n'est pas simple à résoudre. Des considérations théoriques basées sur l'étude des caractères mutants et de leur mode de transmission héréditaire font

penser que plusieurs centaines de gènes sont impliqués dans la synthèse des constituants du chloroplaste et dans la réalisation de sa structure.

J. — Rôle du chloroplaste dans l'hérédité.

Malgré le contrôle nucléaire assez strict, il est bien établi que le chloroplaste peut échapper partiellement à ce contrôle et jouer un rôle autonome dans la transmission de certains caractères héréditaires. L'hérédité des chloroplastes a été particulièrement étudiée par Lehmann, Renner et Michaelis (depuis 1925) chez *Epilobium*, par Imai (1937) chez *Hordeum* et par Andersson-Kottö (1930) chez *Asplenium scolopendrium*. Des méthodes spéciales d'étude de la transmission de ces caractères ont été mises au point.

L'hérédité des chloroplastes se traduit par certains types de panachures. La cause de ces panachures n'est pas toujours évidente. On se trouve ici aux frontières indécises entre pathologie et génétique et c'est à juste titre que Darlington parle d'hérédité infectieuse.

Un regain de vigueur a été donné à cette question par la mise en évidence d'acides nucléiques dans le chloroplaste. On n'a que peu d'information sur la localisation et la nature exactes des DNA et RNA des chloroplastes. Il est cependant tentant d'attribuer, à ces molécules, un rôle très précis dans le cycle de maturation de l'organite ainsi que dans la transmission héréditaire des caractères extrachromosomiques. Un vaste champ est ainsi ouvert aux recherches ultérieures.

OUVRAGES À CONSULTER

Frey-Wyssling, A. — *Submicroscopic morphology of protoplasm*. Elsevier (Amsterdam), 2e éd., 1953.

Granick, S. — Inheritance, structure, and function. *The Cell*, vol. II (édité par J. Brachet et A. Mirsky), Academic Press, (New York and London), 1961.

Wettstein, D. von — Genetics and submicroscopic cytology of plastids. *Hereditas* **43**, 2 : 303-317, 1957.

Nous tenons à exprimer nos plus vifs remerciements à Messieurs les Professeurs A. Frey-Wyssling et D. von Wettstein qui ont eu l'amabilité de nous autoriser à publier leurs clichés.

Université de Liège
Laboratoire de Génétique
15, rue Forgeur.

Initiation à l'étude de la végétation

par C. Vanden Berghen

(*suite*)

D. — Les facteurs biotiques

Dans un chapitre précédent, nous avons montré toute l'importance des relations d'interdépendance observées entre des plantes croissant sur une même parcelle de sol, qu'elles appartiennent à une même espèce ou à des espèces différentes. Le rôle, souvent capital, des espèces dominantes a été mis en évidence.

Nous ne reviendrons donc pas sur les **facteurs phytogènes** qui influencent la végétation. Notre propos est de considérer le rôle des animaux dans l'organisation des associations. Les **facteurs zoogènes** interviennent, en effet, de façon puissante dans les processus qui aboutissent à la formation de groupements végétaux plus ou moins stables. Nous insisterons tout particulièrement sur les **facteurs anthropiques**. Ceux-ci déterminent la composition de nombreuses associations végétales car l'influence de l'homme est grande, même dans les régions où la densité de la population est faible.

1. — Les facteurs zoogènes

Les activités des animaux de toutes tailles qui vivent au-dessus de la surface du sol, comme celles des organismes dont l'existence se déroule dans les profondeurs du sol, sont également importantes pour la végétation.

a. — *Pollinisation et dissémination.*

Les animaux interviennent directement dans la vie de nombreuses plantes. Des insectes, principalement des abeilles, des bourdons, des papillons et des mouches, transportent le pollen et assurent ainsi la fécondation croisée chez les plantes dites entomogames. Des oiseaux avides de nectar et même des chauves-souris jouent parfois le même rôle dans les régions tropicales.

Des fourmis, des oiseaux granivores, des rongeurs et bien d'autres

animaux terrestres disséminent involontairement un grand nombre de graines arrivées à maturité. Certaines sont transportées à grande distance en restant enrobées dans de la boue collée à la patte d'un oiseau migrateur ou en étant accrochées dans la fourrure d'un mammifère errant. Quelques semences ne pourraient germer sans que l'enveloppe dure qui entoure la graine n'ait été ramollie par un passage dans le tube digestif d'un oiseau ou d'un mammifère.

b. — *Destruction des organes aériens des plantes.*

Les organes aériens des végétaux servent de nourriture à de multiples espèces d'animaux, notamment à un grand nombre d'insectes. La prolifération d'une de ces espèces peut, dans certains cas, provoquer le dépérissement des plantes dont l'insecte se nourrit et finalement éliminer une espèce végétale de régions étendues. Nous avons ainsi constaté, durant l'été de 1964, que les feuilles des aulnes, *Alnus glutinosa*, d'un canton des Basses-Pyrénées avaient été systématiquement rongées par un insecte. Un grand nombre d'arbres n'avaient pu résister au traitement et étaient morts sur pied. Leur disparition avait entrainé, bien entendu, une rupture d'équilibre dans la végétation ; les places devenues vacantes étaient l'objet d'une compétition serrée entre les végétaux qui pouvaient les occuper.

Les rongeurs et les ruminants influencent de façon profonde de nombreux groupements végétaux. Ces animaux, en effet, choisissent leur nourriture. Certaines espèces végétales sont mangées avec avidité et deviennent, bien entendu, de plus en plus rares. D'autres plantes, par contre, sont négligées. La plupart des animaux évitent même de toucher à certaines espèces, soit épineuses ou trop coriaces, soit couvertes de nombreux poils raides, soit encore possédant des glandes qui secrètent une substance toxique ou très odorante. Ces plantes, protégées de la dent des mammifères, non seulement se maintiennent dans le groupement végétal parcouru par les animaux mais y prennent progressivement de plus en plus d'importance. Les pacages à moutons des Causses du Massif Central de la France présentent ainsi un aspect désolé provoqué par la sélection qu'exerce le bétail sur la végétation. Un groupement à *Festuca duriuscula* occupe d'immenses surfaces sur ces hautes terres calcaires (fig. 61 et fig. 62). Les plantes broutées y ont une taille minuscule. C'est le cas notamment pour plusieurs Graminées et Papilionacées : *Festuca duriuscula*, *Koeleria vallesiana*, *Hippocrepis comosa*, *Anthyllis vulneraria* ... Les plantes dédaignées par les animaux se développent de façon normale. *Stipa pennata*, dont les feuilles sont coupantes, occupe de grandes surfaces. Deux plantes à essences, *Thymus ser-*

FIG. 61. — Pacage à moutons, sur le Causse Noir (France méridionale). La présence des herbivores influence de façon décisive l'aspect du tapis végétal et sa composition floristique.

(Photo C. VANDEN BERGHEN).

pyllum et *Lavandula officinalis*, jouent également, en plusieurs endroits, un rôle physionomique important. Le climat et les qualités du sol permettraient à la forêt d'occuper ces pâturages. Ce sont les moutons qui empêchent son installation en détruisant toutes les plantules d'essences ligneuses qui apparaissent sur les surfaces parcourues par les troupeaux.

Des charges en bétail différentes peuvent donner naissance à des paysages botaniques différenciés sur des sols identiques, dans une même région naturelle. Dans la Margeride granitique, en France, les surfaces pâturées par les vaches sont occupées par une pelouse à *Agrostis vulgaris* tandis que les pacages parcourus par des troupeaux de moutons ont un aspect de lande, avec *Calluna vulgaris* et *Genista pilosa*. Si l'on examine des relevés de la végétation provenant de ces deux types de formations, on constate que les listes comprennent les mêmes espèces. La physionomie particulière à chacun des deux groupements est due, dans le premier cas, à la dominance des Graminées et, dans le second cas, à celle des petits buissons. La nature du pâturage influence donc ici la composition quantitative de la végétation.

FIG. 62. — Pelouse rase à *Festuca duriuscula* d'un pacage à moutons de la région des Causses (France méridionale). Le groupement végétal est installé sur un sol squelettique dérivé de calcaires lités. On reconnaît, de gauche à droite : *Thymus serpyllum* s.l., *Festuca duriuscula*, *Eryngium campestre*, *Helianthemum canum*, *Cirsium acaule*, *Carex humilis*.
(Cliché Soc. Roy. Bot. Belg.).

L'importance du rôle des herbivores a été mise en évidence, de façon parfois spectaculaire, lorsque les lapins, décimés par une maladie infectieuse, la myxomatose, ont disparu de plusieurs territoires où ils pullulaient. L'aspect du tapis végétal y a subi une métamorphose souvent rapide. La raréfaction, et finalement l'éradication complète des rongeurs, permit aux plantes ligneuses, autrefois immédiatement détruites, d'envahir des landes pelées et des pelouses tondues à ras. Ces formations furent progressivement remplacées par des fourrés qui devinrent de plus en plus denses et au-dessus desquels se dressèrent bientôt quelques jeunes arbres.

c. — *Altération du sol.*

Les concentrations d'animaux influencent la composition du couvert végétal en modifiant la structure du sol et souvent aussi en altérant sa composition chimique. Le piétinement des troupeaux d'herbivores provoque notamment le tassement du substrat, ce qui a pour effet de permettre l'installation de groupements végétaux qui n'existent pas sur les terrains non soumis à ce traitement. La flore des prairies européennes, par exemple, est transformée lorsqu'on

parque les bêtes à cornes. Les plantes délicates disparaissent progressivement tandis que celles qui résistent à l'action des sabots s'étendent et prennent une grande importance. C'est notamment le cas pour *Lolium perenne*, *Cynosurus cristatus*, *Trifolium repens* et *Plantago media*. Quelques espèces annuelles colonisent les surfaces totalement dénudées.

Les reposoirs des grands ruminants africains, les bains d'éléphants et les berges des rivières peuplées d'hippopotames sont occupés par une végétation d'un caractère particulier. Celle-ci comprend notamment de nombreux nitrophytes dont la présence s'explique par l'apport de grandes quantités d'urine et d'excréments solides. D'autres nitrophytes, en Europe, signalent les environs des bergeries et des étables. Notons aussi que des associations végétales formées d'espèces caractéristiques des substrats enrichis en azote sont observées dans les sites où se rassemblent les oiseaux de mer pour nicher. C'est ainsi qu'une végétation particulière occupe, aux Pays-Bas, les dunes où s'installent, chaque année, des colonies de sternes et de goëlands argentés. On y observe notamment *Chenopodium album*, *C. glaucum*, *C. rubrum*, *Atriplex hastata*, *Solanum nigrum*, *Senecio vulgaris*, *Sonchus oleraceus*, *Cirsium vulgare*...

d. — *Les animaux dans le sol.*

Un très grand nombre d'animaux, appartenant aux groupes systématiques les plus variés, passent toute leur existence ou une partie de leur existence dans le sol. Sans tenir compte des Protozoaires, ne dénombre-t-on pas fréquemment plus de 5000 Invertébrés dans un décimètre cube de terre prélevée immédiatement sous la surface du substrat ? Les Vers Nématodes, les Acariens et les Insectes inférieurs du groupe des Collemboles sont particulièrement nombreux, notamment dans les forêts installées sur des sols de bonne qualité. Le rôle de ces légions de petits animaux est particulièrement important puisque les particules minérales et organiques sont mélangées de façon intime grâce à leur activité. De plus, l'abondance de leurs déjections donne au sol une structure grumeleuse, laquelle, nous le savons, a une influence considérable sur la composition du couvert végétal.

Les Lombricidés, les vers de terre, sont les géants de la faune hypogée. Ces animaux sont représentés par de nombreuses espèces dont la plupart ne vivent que dans un milieu bien déterminé, caractérisé par une humidité, une texture, un pH typiques. On compte une cinquantaine d'individus par mètre carré de sol dans des prairies

établies sur des terres sablonneuses de qualité médiocre. Dans les meilleurs sols forestiers, leur nombre peut s'élever à 250 et même à 300 par mètre carré. Le volume de terre déplacé par ces animaux est considérable puisqu'ils remanient éventuellement plus de 20 tonnes par an et par hectare. Leur activité a évidemment pour effet de brasser les différents éléments du substrat et d'aérer les horizons profonds, ce qui permet aux racines d'y pénétrer.

Dans les régions tropicales, les Termites transportent vers la surface du sol l'argile présente dans les horizons profonds. Les constructions édifiées par ces animaux, souvent nombreuses et volumineuses, portent fréquemment des groupements végétaux spécialisés. En effet, la plupart des espèces qui croissent sur les termitières ne se retrouvent pas sur les sols voisins non bouleversés par les activités des Insectes (A. Schmitz).

2. — **Les facteurs anthropogènes.**

L'homme, depuis son apparition sur notre planète, a transformé le visage de la plus grande partie des terres émergées. Son influence se marque dans le couvert végétal d'immenses surfaces, dans les formations les plus variées, même dans des régions où la densité du peuplement humain est faible. L'action de l'homme sur le monde végétal ne s'est pourtant pas exercée partout avec la même intensité. En tenant compte de l'importance croissante des facteurs anthropogènes, les écologistes distinguent souvent des associations végétales naturelles, des associations semi-naturelles, des associations de substitution.

Les **groupements végétaux naturels** sont ceux qui n'ont pas été influencés par l'homme ou qui ont subi son influence de façon discrète, dans un même ordre de grandeur que celle exercée par d'autres Mammifères. Au Paléolithique, les groupes humains, peu nombreux, vivant de cueillette, de chasse et de pêche, parcouraient en Europe des formations végétales naturelles, vierges. Actuellement, il ne subsiste plus grand chose, sur notre continent, de ces paysages primitifs. Seules, peut-être, la végétation des rochers escarpés, celle des eaux courantes et des grandes surfaces d'eau stagnante, ainsi que celle des tourbières et de certains sites littoraux peuvent être qualifiées de naturelles.

Les **groupements végétaux semi-naturels** résultent des pratiques d'une agriculture et d'un élevage extensifs. Les associations végétales semi-naturelles apparurent en Europe au Néolithique

Fig. 63. — Garrigue à palmier nain, *Chamaerops humilis*, quelques mois après le passage d'un feu courant. Majorque (Baléares), avril 1965. (Photo C. De Piere).

lorsque l'homme devint agriculteur et éleveur. Les futaies inaltérées furent pâturées par des troupeaux de vaches, de moutons et de porcs, ceux-ci recherchant notamment les glands et les fa˙nes. Les animaux, en détruisant les plantules des arbres et des arbustes, empêchèrent la régénération du couvert forestier dans les sites pacagés. Les arbres morts n'eurent plus de successeurs et la forêt s'éclaircit progressivement. Après quelques siècles de ce régime, les futaies furent progressivement remplacées, en de nombreux endroits, par des groupements végétaux principalement constitués d'héliophytes. Des broussailles touffues, souvent épineuses, des landes et des pelouses occupèrent les sols relativement secs tandis que des prairies se substituèrent aux forêts sur les substrats humides.

FIG. 64. — Les surfaces fréquemment incendiées sont signalées, dans la région méditerranéenne, par des peuplements d'asphodèles. Majorque (Baléares), avril 1965. (Photo C. DE PIERE).

Les garrigues et les maquis de la région méditerranéenne résultent ainsi, selon toute probabilité, de la dégradation de forêts de chênes verts. Les landes à *Calluna vulgaris*, installées sur des sols pauvres en bases dans les districts humides de notre continent, ont remplacé des chênaies, des tillaies ou des hêtraies ruinées par l'homme. La destruction des frênaies et des aulnaies des plaines alluviales permit l'extension des prairies de fauche.

La dent du bétail n'est pas le seul facteur qui explique la métamorphose des paysages végétaux primitifs. L'homme, à partir du Néolithique, devint agriculteur et utilisa le feu pour préparer les parcelles destinées à être ensemencées. Les brulis se faisaient tant dans les forêts que sur les aires déjà dégradées par l'action des troupeaux. Il est inutile de dire que les plantes qui ne pouvaient résister au passage du feu étaient inexorablement éliminées et que le groupement végétal qui se développait après l'incendie et l'abandon de la parcelle cultivée était sensiblement différent de celui qui avait été détruit. La culture sur des surfaces enrichies temporairement par les cendres du couvert végétal fut pratiquée dans toutes les régions de

Fig. 65. — Hutte de charbonniers dans une forêt de chênes verts, *Quercus ilex*, à Majorque (Baléares). La production principale de nombreuses forêts européennes a été, durant longtemps, le charbon de bois. Celui-ci était notamment utilisé par l'industrie métallurgique, par les ateliers de verrerie et aussi pour le chauffage domestique.
(Photo C. De Piere).

l'Europe. Elle subsista sur les plateaux ardennais jusque vers la fin du siècle dernier, la même parcelle étant « essartée » tous les vingt ans environ. L'éradication, dans certains cantons, du hêtre, du charme et d'autres essences à écorce mince doit être imputée à cette pratique.

Souvent, des feux courants étaient allumés par les bergers dans le but de hâter l'apparition des jeunes pousses à la sortie de l'hiver ou de la saison sèche et de débarasser les pâtures d'une partie de leur faune. Le couvert végétal d'une grande partie de la terre, particulièrement dans les régions tropicales, subit encore ces incendies périodiques ou en porte les traces (fig. 63 et fig. 64).

Les forêts éventuellement épargnées par les troupeaux et par le feu subirent de nombreuses dégradations, notamment dans les sites d'accès relativement facile. Le bois, en effet, servait de combustible et les coupes, à proximité des établissements humains, étaient fréquentes. La litière de la forêt était exploitée pour être employée comme fond d'étable. De nombreux arbres, fréquemment émondés, fournissaient du fourrage pour l'hiver. Ces pratiques, et d'autres

FIG. 66. — Boqueteau de bouleaux et de trembles émondés entre Les Etages et La Bérarde, dans la haute vallée du Vénéon (Alpes occidentales). Les rameaux feuillés sont coupés en août et sont mis à sécher sous les arbres. Ils seront utilisés en hiver pour nourrir les chèvres.

(Photo C. VANDEN BERGHEN).

encore, ont eu pour effet de transformer les futaies en taillis et de faciliter l'intrusion des héliophytes sous un couvert de moins en moins fermé. Il est probable que les chênes ont ainsi progressivement supplanté les hêtres dans de nombreuses forêts des plaines de l'Europe.

Le paysage semi-naturel subsiste dans les régions européennes où l'agriculture est restée primitive. Il présente habituellement des aspects variés, les formations végétales étant souvent disposées en anneaux concentriques, aux limites floues, autour des établissements humains. Quelques cultures permanentes, qui reçoivent

FIG. 67. — Lisière de hêtraie en Haute Soule (Basses-Pyrénées, France). Le passage de la futaie à la lande est progressif dans ce **paysage semi-naturel**. Les hêtres broutés, à l'avant-plan, présentent une forme en dôme, très caractéristique.
(Photo C. VANDEN BERGHEN).

tout l'engrais organique disponible, et des prairies à faucher sont établies à proximité immédiate des habitations. De nombreux nitrophytes, souvent originaires de régions éloignées et introduits involontairement par l'homme qui a transporté leurs semences au cours de ses migrations, végètent près de l'abreuvoir, autour des parcs à bétail, sur les tas de déchets déposés à côté des habitations. Dans les prés, la composition floristique est influencée par le fauchage régulier puisque toute plante dont les pousses sont situées à quelques centimères au-dessus du sol est éliminée par la faux.

Des friches, des pelouses ou des landes forment une deuxième auréole, plus ou moins large, autour du hameau et de ses jardins maraîchers. Si la qualité du sol le permet, quelques parcelles sont labourées

et mises en culture chaque année. Le sol, abandonné après avoir donné une ou deux moissons, se couvre alors d'une végétation de jachère dans laquelle les héliophytes des pelouses et des landes reprennent pied avec facilité. La même parcelle est utilisée tous les 3 ans sur les meilleurs sols, tous les 10-20 ans dans les régions les plus pauvres, une rotation plus rapide épuisant le sol qui ne reçoit pas d'engrais. Friches, pelouses et landes sont pacagées par le bétail dont la dent opère une sélection sévère parmi les espèces végétales. Celles qui sont refusées, comme par exemple le genévrier commun, *Juniperus communis*, prennent éventuellement une grande importance dans le paysage.

Dans la ceinture de végétation plus éloignée, au delà de la zone déboisée, apparaissent des boqueteaux, des taillis d'abord très clairiérés, fréquemment recépés, qui passent progressivement à des bois dégradés, aux arbres émondés, où la litière et la couche d'humus superficielle sont fréquemment enlevées pour être utilisées à l'amendement des champs permanents. Les parcelles sont parfois brûlées et labourées pour fournir une récolte de céréales. Elles sont également parcourues par le bétail. Une vraie forêt ne subsiste que dans les sites les plus reculés. Elle n'échappe pourtant pas à l'emprise de l'homme. Celui-ci vient y couper les troncs destinés à fournir du bois de charpente, ce qui provoque la formation de clairières qui peuvent subsister longtemps.

L'action de l'homme, déjà très brutale dans les paysages seminaturels, prend encore plus d'ampleur lorsqu'il pratique une agriculture et un élevage intensifs. L'homme ne se contente plus d'influencer et de transformer progressivement les groupements végétaux primitifs. Il crée de véritables **paysages de substitution** dans lesquels les différents groupements végétaux sont séparés par des limites nettes, artificielles. Grâce aux engrais chimiques, toutes les parcelles sont cultivées de façon permanente ; les herbicides éliminent un grand nombre de plantes adventices. Les prairies, clôturées et éventuellement ensemencées avec des graines achetées dans le commerce, sont fauchées plusieurs fois par an ou portent une importante charge de bétail, celui-ci recevant un supplément de nourriture à l'étable. Les forêts sont exploitées de façon rationnelle ; les essences les plus intéressantes du point de vue économique sont avantagées lors des coupes ; les trouées sont plantées d'arbres exotiques...

Nous aurions pu étendre le chapitre consacré à l'influence de l'homme sur la végétation. Nous croyons que les quelques exemples qui viennent d'être donnés suffisent à mettre en évidence l'importance tout à fait capitale des facteurs anthropogènes dans les pays de vieille civilisation.

III. ÉCOLOGIE DYNAMIQUE

A diverses reprises, nous avons fait allusion à des changements observés dans la composition de la végétation d'un site déterminé. Le couvert végétal, en effet, n'est pas immuable, n'est pas figé une fois pour toute, mais se modifie continuellement, « évolue » dans le temps avec des vitesses extrêmement variables d'un endroit à un autre. Ces transformations du tapis végétal peuvent être mises en évidence par diverses techniques. Elles sont provoquées par la végétation elle-même ou résultent d'impulsions venant de l'extérieur.

Le dynamisme de la végétation se manifeste par la succession de groupements végétaux différents sur une même aire. L'étude de pareilles « séries évolutives » présente un intérêt théorique et pratique considérable.

A. — Méthodes d'étude du dynamisme de la végétation

Dans certains sites, la transformation du couvert végétal est perceptible durant le cours d'une vie humaine. Ailleurs, les modifications, très lentes, se déroulent à l'échelle des temps géologiques. Des méthodes d'étude, forcément différentes selon les circonstances, les unes directes, les autres indirectes, ont été mises au point pour suivre l'évolution de la végétation et pour reconstituer son passé.

1. — Méthodes d'étude directes

a. — *La méthode du carré permanent.*

La méthode dite du **carré permanent** permet d'étudier, de façon directe et objective, les modifications qui se produisent dans la végétation. La façon de procéder est simple. Une parcelle judicieusement choisie, en forme de carré ou de rectangle, est délimitée par une corde tendue entre quatre piquets. Ceux-ci sont placés à demeure aux sommets de l'aire étudiée. Du point de vue pratique, il est recommandé d'enfoncer verticalement dans le sol quatre petits tuyaux en grès car ceux-ci présentent l'avantage d'être inaltérables ; ils seront facilement repérés d'une année à l'autre. La végétation qui occupe la surface choisie est décrite avec le plus grand soin en utilisant la technique du relevé exposée dans la première partie de cet ouvrage. La liste floristique est accompagnée d'un croquis

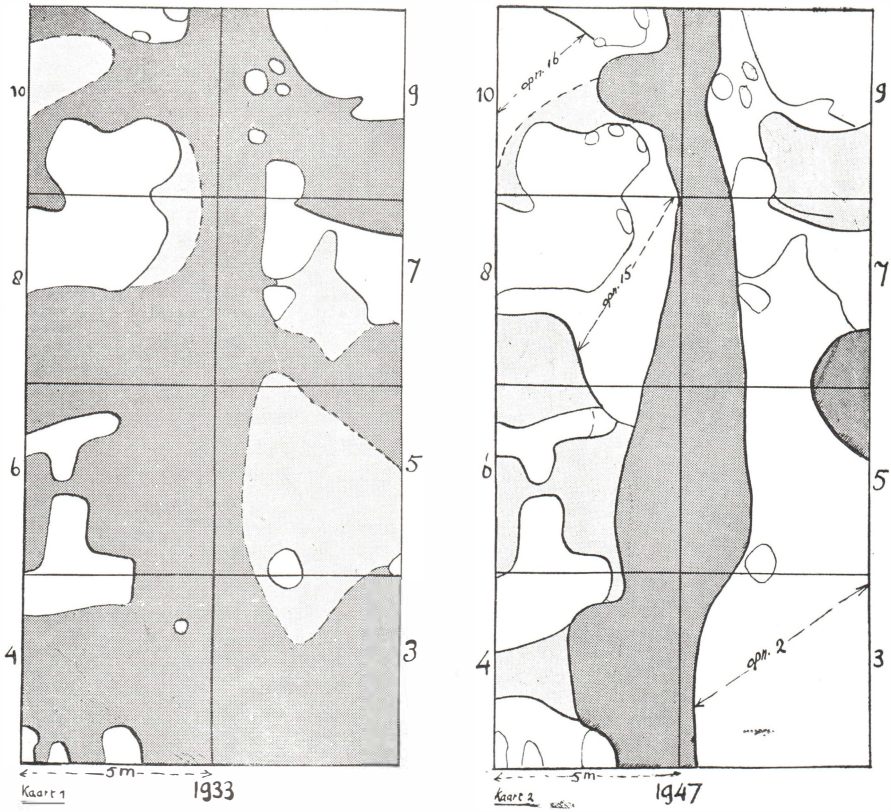


FIG. 68. — Relevés de la végétation, effectués en 1933 et en 1947, sur une même surface, au Lac de Naarden (Pays-Bas). Les **carrés permanents**, chacun de 5 m de côté, montrent que la surface occupée par la végétation aquatique en eau libre (en gris foncé) a fortement diminué tandis que les roselières (en gris clair) et que les cariçaies (en blanc) ont pris une grande extension (W. MEYER).

de la végétation exécuté à grande échelle et de notes aussi complètes que possible. Il suffit de revenir au même endroit à des intervalles de temps réguliers, tous les ans ou tous les deux ans, par exemple, de tendre chaque fois une corde entre les quatre tuyaux, de retrouver ainsi la surface étudiée précédemment, de refaire un nouveau relevé de la végétation et un nouveau croquis. La confrontation des documents rassemblés après quelques années donnera une image précise des changements intervenus dans la végétation du terrain qui a été délimité (fig. 68).

La méthode du carré permanent rend les plus grands services dans les sites dont la végétation évolue rapidement. C'est la cas, par

exemple, pour un terrain laissé en friche, une pelouse qui a cessé d'être pâturée, une coupe forestière, un étang envahi par les hélophytes, des alluvions abandonnées par une rivière en décrue...

b. — *La comparaison de photographies.*

La confrontation de photographies prises à plusieurs années d'intervalle, à partir d'un même point, apporte souvent des renseignements très précis sur les changements qui affectent la végétation. C'est ainsi que les photos prises il y a une cinquantaine d'années dans les savanes du Parc national Albert, au Congo oriental, montrent un paysage plus riche en arbustes que l'actuel. La multiplication du nombre de grands herbivores dans le territoire protégé est évidemment responsable de la régression des plantes ligneuses.

c. — *L'analyse stratigraphique des tourbières.*

La conservation des débris végétaux qui constituent la tourbe est souvent suffisante pour qu'ils puissent être identifiés avec sureté. Cette propriété permet de faire une analyse du contenu botanique des différentes strates d'un dépôt tourbeux et de reconstituer ainsi, de façon directe, dans certains cas favorables, la composition des groupements végétaux qui se sont succédés sur une même surface. Il suffit d'examiner des échantillons de tourbe prélevés de bas en haut sur le flanc d'une tranchée creusée dans la tourbière ou d'analyser des carottes de matière organique ramenées par la sonde.

Voici, par exemple, les résultats d'une pareille **analyse stratigraphique** effectuée dans la plaine maritime flamande, près de Lampernisse (Belgique), où un sondage montre la superposition des couches suivantes (Stockmans, Van Hoorne et Vanden Berghen) :

Argile : de 0 à 1 m de profondeur ;
Tourbe : de 1 à 3,4 m de profondeur, avec différents horizons bien contrastés ;
Argile : à plus de 3,4 m de profondeur.

L'étude des fossiles macroscopiques, conservés dans l'argile profonde et dans la couche de tourbe, permet d'établir la succession des groupements végétaux en ce point avec une grande présomption d'exactitude.

Une roselière à *Phragmites communis* a occupé une dépression inondée.

La dépression fut progressivement colmatée par les débris d'une végétation aquatique et amphibie de plus en plus dense. La roselière fut envahie par des Hypnacées de bas-marais et par des Fougères, notamment par *Thelypteris palustris* et *Osmunda regalis*.

Le marais fut colonisé par des essences ligneuses, plus particulièrement par des bouleaux et par des aulnes. Une forêt fangeuse occupa le site.

Des Sphaignes apparurent dans le sous-bois de cette forêt. En acidifiant le substrat, elles provoquèrent un éclaircissement et une transformation du couvert arborescent. Le pin sylvestre devint relativement abondant.

La croissance en hauteur des coussins de Sphaignes s'étant accélérée, le développement des pins et des bouleaux fut inhibé. Finalement, une tourbière bombée dépourvue d'arbres, avec *Eriophorum vaginatum* et des Éricacées, occupa le point étudié.

Cette tourbière bombée fut ensevelie sous les sédiments argileux apportés par une transgression marine datée du IVe siècle de notre ère.

L'évolution de la végétation qui vient d'être esquissée s'est déroulée durant un laps de temps qui peut être évalué à 2000 ans environ.

d. — *L'analyse palynologique. La synchronologie.*

Des spores et des grains de pollen subsistent durant des millénaires, sans que leurs formes soient altérées, dans les dépôts organiques ou minéraux qui se forment à la surface de la terre : tourbes et horizons d'humus édifiés par la végétation, sédiments qui s'accumulent au fond des pièces d'eau, couvertures de limon lœssique ou de sable fin apportés par le vent... Les spores et les grains de pollen enrobés dans ces matériaux proviennent non seulement des plantes croissant sur place mais aussi de la végétation des environs, la pollinisation, chez de nombreuses espèces, s'effectuant avec l'aide du vent. Dans ces conditions, il est intéressant de prélever des échantillons de tourbe ou de sédiments contenant des grains de pollen et des spores, d'extraire ces organites par des méthodes appropriées, de déterminer les espèces végétales qui les ont formés. En comptant, pour un échantillon déterminé, le nombre de grains de pollen de chaque espèce et en calculant ensuite le pourcentage qui revient à chacune de celles-ci, on obtient ce qu'on appelle le **spectre palynologique** de l'échantillon en question (*palyno* = je disperse). Un pareil spectre, interprété avec précaution, donne une image, évidemment grossière, du paysage botanique des environs de la localité où l'échantillon a été prélevé, à l'époque de sa formation. C'est ainsi, par exemple, qu'un spectre qui indique 70 % de grains de pollen de *Fagus sylvatica*, 18 % de grains de pollen d'*Alnus*, 5 % de grains de pollen de *Betula* et 7 % de grains de pollen divers, suggère l'existence d'un pays très boisé, avec des hêtraies sur les sols secs et des aulnaies dans les fonds humides.

Si nous comparons entre eux les spectres d'échantillons prélevés à différents niveaux, le long d'une ligne verticale, il nous sera possible de retracer l'histoire de la végétation du site depuis l'époque de la formation de l'échantillon le plus profond. Les résultats de pareilles études sont actuellement d'une grande précision. Voici,

par exemple, l'histoire botanique d'une région de la Lorraine occidentale telle qu'elle apparaît à la suite d'analyses palynologiques effectuées dans une colonne de tourbe provenant de la vallée de la Bar (MULLENDERS).

Les spectres les plus anciens sont datés du Tardiglaciaire, période durant laquelle le dernier grand glacier du Quaternaire recule rapidement vers le nord. Ces spectres mettent en évidence l'existence d'un paysage faiblement boisé, occupé principalement par des Graminées et des Cypéracées. Dans les boqueteaux, le pin silvestre domine. Il est accompagné de bouleaux et de genévriers (*Juniperus communis*).

A une époque plus récente, les surfaces boisées diminuent en étendue mais sont toujours constituées par le pin et le bouleau. *Juniperus communis* est en fort recul. Cette transformation du paysage botanique peut être mise en rapport avec un refroidissement temporaire du climat.

En relation probable avec un réchauffement climatique, la forêt s'étend à nouveau. Elle est essentiellement formée de pins mais le chêne est maintenant présent.

La forêt progresse rapidement. Au début, l'essence dominante est encore le pin mais le sous-bois de la pineraie est envahi par le noisetier. Les chênes deviennent de plus en plus nombreux. Ils sont accompagnés d'aulnes, qui occupent probablement les fonds humides, d'ormes et de tilleuls.

Les aulnes prennent une grande importance dans les spectres, ce qui est probablement une conséquence d'une extension des zones humides due à une modification du climat. Sur la terre ferme, le pin régresse fortement. Le sol est occupé par des forêts de chênes, de tilleuls et d'ormes ; dans le sous-bois, le noisetier est abondant.

L'importance de l'aulne diminue tandis que le pourcentage des grains de pollen des Graminées et des Cypéracées augmente de façon sensible dans les spectres. Les deux phénomènes paraissent avoir été provoqués par l'homme, qui occupe maintenant la région et qui commence à défricher les forêts. La composition des massifs qui subsistent sur de très vastes espaces est modifiée par l'apparition du hêtre.

Les forêts sont formées maintenant de chênes, de hêtres et de charmes, cette dernière espèce étant d'arrivée tardive. Les pollens des céréales sont présents et indiquent que des défrichements importants ont eu lieu. Les pourcentages élevés attribués au pollen du genévrier et du pin suggèrent l'existence de friches et de surfaces livrées au parcours du bétail. Ce type de paysage est apparu à l'époque gallo-romaine et, selon toutes apparences, s'est maintenu, sans grands changements, jusqu'au XVIIIe siècle.

La **synchronologie** est la science dont l'objet est l'étude de la succession des groupements végétaux dans le temps, à l'échelle des périodes géologiques.

2. — **Méthodes d'étude indirectes**

a. — *L'examen de documents historiques.*

L'examen critique de documents historiques, tels que les cartes anciennes, les rapports des services forestiers, les archives des abbayes et des propriétaires fonciers, peut rendre de grands services dans l'étude des variations de la végétation au cours des temps.

Les sols calcarifères de l'Entre-Sambre-et-Meuse belge portent actuellement deux types de forêts, nettement distincts : une hêtraie, dont le sous-bois est relativement pauvre en espèces, et une chênaie-charmaie présentant au printemps un tapis herbacé bariolé avec *Primula veris*, *Orchis mascula*, *Carex digitata* et quantité d'autres plantes. Or, une carte très détaillée, dessinée vers 1775, montre que les sites actuellement occupés par des hêtraies étaient boisés à cette époque, tandis que des pelouses et que des friches s'étendaient, il y a deux siècles, sur les surfaces où l'on observe de nos jours des chênaies-charmaies. Celles-ci sont donc des forêts secondaires, d'origine relativement récente. Elles se sont probablement développées sur certaines parcelles qui cessèrent d'être pacagées par suite des circonstances économiques et qui furent envahies par des buissons. De plus en plus nombreux, les arbustes formèrent des fourrés sous lesquels le sol se transforma progressivement. Finalement, une forêt de chênes et de charmes put se développer. Les aires qui n'ont jamais été défrichées n'ont pas subi cette évolution et ont donc certainement conservé une végétation plus primitive (J. Duvigneaud).

La fig. 69 illustre, par un autre exemple, l'importance de la consultation de documents anciens pour la compréhension de la végétation actuelle.

b. — *L'analyse de la végétation.*

Un œil exercé découvre dans la végétation elle-même des indications quant aux transformations que subit le tapis végétal.

α. — Espèces relictes et espèces pionnières.

Un buisson étiolé de prunellier, *Prunus spinosa*, qui végète péniblement, sans fleurir, sous le couvert d'une chênaie-charmaie, n'est manifestement pas à sa place puisque le prunellier est un héliophyte qui s'installe à la lisière de la forêt ou dans les trouées qui y ont été pratiquées. Sa présence permet d'affirmer que la chênaie-charmaie remplace, depuis relativement peu de temps, un groupement arbustif plus ouvert, plus aéré. On dit que le prunellier est

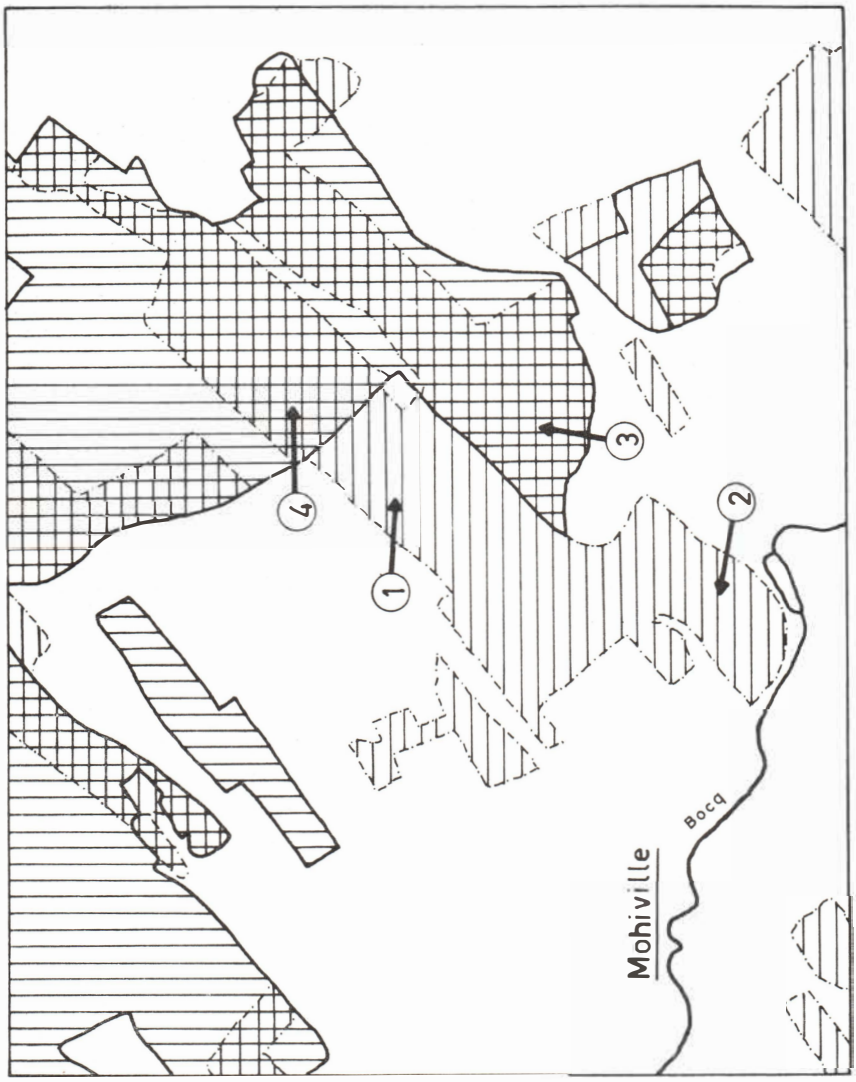


FIG. 69. — Influence des facteurs historiques sur un massif forestier du Condroz (Belgique). Lignes horizontales : extension des forêts à l'époque actuelle. Lignes verticales : extension des forêts au 18e siècle d'après la carte de FARRARIS. Lignes horizontales et verticales : forêts qui existaient au 18e siècle et qui se sont maintenues jusqu'à nos jours. 1 et 2 : Bois d'origine récente, formés de chênaies-frênaies riches en espèces neutrophiles. 3 et 4 : Forêts anciennes considérablement appauvries par une exploitation séculaire ; sous un couvert de chênes, de hêtres et de bouleaux, on y observe une végétation herbacée dominée par des acidophytes (*Vaccinium myrtillus*, *Pteridium aquilinum*, *Holcus mollis*...) (J. SAINTENOY-SIMON).

FIG. 70. — Deux **espèces pionnières**, *Prunus spinosa* et *Crataegus monogyna*, envahissent une lande installée sur des schistes dans l'Entre-Sambre-et-Meuse belge.
(Photo R. ROLLMANN).

une **espèce relicte** dans la forêt de chênes et de charmes car ce buisson y est un témoin d'un état antérieur (*). *Phragmites communis*, représenté dans une aulnaie par quelques pieds qui ne fleurissent pas, *Carex paniculata*, en exemplaires géants, très âgés, dans cette même aulnaie, sont également des espèces relictuelles.

La présence de quelques jeunes bouleaux dans une lande indique que celle-ci n'est plus parcourue par le bétail et qu'elle n'a plus été incendiée depuis un certain nombre d'années. Le bouleau est ici une **espèce pionnière** qui annonce la transformation prochaine du paysage. On peut, en effet, présumer que le nombre d'arbres augmentera, que ceux-ci grandiront, qu'ils finiront par former un couvert fermé sous lequel les héliophytes de la lande dépériront.

(*) Une espèce relicte ou une espèce relictuelle est aussi, sous la plume des phytogéographes, une espèce isolée loin de son aire de dispersion principale. *Betula nana* est ainsi, dans le Massif Central de la France, une espèce relicte témoignant de l'existence passée de conditions climatiques différentes des actuelles. Il convient de ne pas confondre espèce relicte et espèce relique. Celle-ci, qui possède une aire d'extension très réduite, est une survivante d'une lignée très ancienne, comme, par exemple, *Ginkgo biloba*.

Les modifications subies par la strate herbacée et buissonnante permettront, par contre, à des espèces relativement sciaphiles de venir s'installer et de supplanter la végétation primitive. De la lande, il ne subsistera plus, à ce moment, que quelques espèces relictes.

Un écologiste expérimenté peut ainsi pointer dans un relevé floristique des espèces relictes et des plantes pionnières. Elles permettent éventuellement de reconstituer le passé du groupement et même de prévoir le sens probable d'une évolution future.

β. — La zonation de la végétation.

Nous savons qu'on parle de zonation de la végétation lorsque des groupements végétaux sont disposés en anneaux plus ou moins concentriques ou en bandes grossièrement parallèles. C'est ce que l'on observe fréquemment autour d'une pièce d'eau dont les berges sont en pente douce. Autour de l'eau libre du centre de l'étang apparaissent alors successivement une roselière constituée de grands hélophytes, une cariçaie avec des carex vigoureux, et, enfin, une aulnaie fangeuse dans laquelle les plantes lianeuses abondent souvent. Cette zonation des groupements végétaux dans l'espace correspond très probablement à une succession dans le temps, laquelle est principalement une fonction des progrès de l'atterrissement. On peut présumer que l'aulnaie actuelle s'est développée en un site d'abord occupé par un groupement de plantes aquatiques, ensuite envahi par une roselière, laquelle fut supplantée par une cariçaie. Celle-ci, enfin, fut colonisée par les arbres de l'aulnaie.

Les ceintures de végétation de moins en moins dégradée observées autour des établissements humains, dans les régions où l'agriculture est restée extensive, correspondent également à des étapes dans l'évolution du tapis végétal. La futaie, qui subsiste loin du village, a donné naissance à des fourrés lorsqu'elle fut exploitée et dégradée par l'homme. Le groupement arbustif a ensuite été réduit à l'état de lande ou de pelouse par une exploitation plus poussée.

Ainsi donc, la disposition des groupements végétaux sur le terrain suggère, dans certains cas, leur succession dans le temps.

c. — *La répartition actuelle des végétaux.*

La localisation de certaines plantes permet parfois, à l'échelle locale, de mettre en évidence des transformations récentes du tapis végétal. *Arnica montana* et *Meum athamanticum*, par exemple, sont deux héliophytes qui végètent exclusivement dans des pâturages maigres, non amendés. Ces plantes, actuellement rares en Haute Ardenne,

y sont principalement notées dans les coupe-feu des plantations d'épicéas et le long des chemins, en lisière de pâtures clôturées. Il est évident que ces sites sont des stations-refuges et que ces deux espèces ont été éliminées des vastes surfaces qu'elles occupaient autrefois, soit par l'ombre projetée par les épicéas, soit par la concurrence d'espèces avantagées par l'apport d'engrais. La présence sporadique d'*Arnica* et de *Meum* permet ainsi de reconnaître les surfaces occupées jadis par des landes et par des pelouses pâturées de façon extensive.

A une toute autre échelle, dans l'espace et dans le temps, l'examen de cartes sur lesquelles sont portées les aires de distribution actuelle de certaines espèces fournit éventuellemenl des précisions intéressantes sur l'évolution de la végétation durant le Quaternaire récent. C'est ainsi, par exemple, que l'aire de l'argousier, *Hippophae rhamnoides*, est très morcelée puisque cette plante végète dans les dunes calcarifères du littoral du nord-ouest de l'Europe, qu'elle colonise les graviers abandonnés par les torrents qui descendent des Alpes, et surtout, qu'elle apparaît sur de grandes surfaces en Europe orientale et en Asie. De nombreux arguments font présumer que cette aire tronçonnée fut autrefois continue, notamment au Tardiglaciaire, lorsque les caractères du climat et du sol étaient différents des actuels et se rapprochaient, en Europe centrale, de ceux des régions actuellement occupées par des steppes. *Hippophae* aurait été éliminé de vastes territoires par la décalcification des sols et surtout par l'extension des forêts, celles-ci éliminant inexorablement les héliophytes.

B. — Causes de l'évolution du couvert végétal

L'étude du dynamisme de la végétation par les méthodes exposées dans le chapitre précédent met en évidence la réalité d'une évolution du couvert végétal. Les causes des transformations qu'on y observe sont des plus diverses. D'une façon très schématique, il est possible de distinguer des **causes autogènes**, venant de la végétation elle-même, et des **causes allogènes** ou écogènes, extérieures à la végétation.

1. — **Les successions autogènes**

La végétation modifie progressivement le sol qu'elle occupe, notamment par l'apport de matière organique. Le couvert végétal

est également générateur de microclimats nouveaux. Il crèe ainsi les conditions de sa propre transformation.

a. — *La transformation du sol.*

La végétation est le facteur principal de l'élaboration d'un sol à partir d'une roche-mère brute. Ce sol, à son tour, influence la composition du couvert végétal qu'il porte. Si le substrat se décalcifie, par suite de la formation d'acides organiques, les calciphytes qui y croissaient disparaîtront progressivement et un nouveau groupement végétal occupera le site. Une association végétale porte donc parfois en elle les causes de sa disparition.

Rappelons le cas des forêts, de certaines hêtraies notamment, où les feuilles mortes s'accumulent sur le sol sans être décomposées par des microorganismes. Avec le temps, il se forme à la surface du substrat une couche d'humus brut acide de plus en plus épaisse dont la présence élimine progressivement toutes les espèces herbacées neutrophiles. Il arrive même que les graines de l'espèce dominante ne puissent plus germer dans cet horizon organique et que les arbres qui ont contribué à le former disparaissent l'un après l'autre sans laisser de descendance.

Dans certains cas, le tapis végétal intervient de façon simplement mécanique dans les processus qui aboutissent à la transformation du substrat. C'est ainsi que les plantes qui colonisent les vases salées des estuaires freinent la turbulence de l'eau des marées montantes et accélèrent la sédimentation des particules argileuses tenues en suspension. Le substrat surélevé est inondé moins longtemps ou ne l'est plus qu'exceptionnellement. Il acquiert de nouvelles propriétés physiques et chimiques ; le sel qu'il contient pourra éventuellement être lessivé ; son horizon supérieur aura le temps de s'assécher et de s'aérer. La transformation du substrat provoque, bien entendu, des bouleversements dans le tapis végétal. En Europe occidentale, un groupement pionnier à *Salicornia europaea* ou des peuplements de *Spartina* fréquemment inondés sont supplantés par un pré salé à *Puccinellia maritima* et *Halimione portulacoides*. Celui-ci, à son tour, est éventuellement remplacé par une prairie à *Agropyron pungens* dans laquelle croissent notamment le gazon d'Olympe, *Armeria maritima*, et l'armoise maritime, *Artemisia maritima*.

b. — *La transformation du microclimat.*

En même temps qu'elle provoque une transformation profonde du sol, la végétation modifie le microclimat. Celui-ci, par exemple,

change complètement au niveau du sol lorsque des arbustes prennent possession d'une friche qui n'est plus pâturée et que les fourrés sont, à leur tour, supplantés par une forêt. La diminution de la quantité de lumière qui atteint le substrat explique la disparition des héliophytes. La modification du microclimat thermique et hygroscopique, par la stagnation de l'air et par la présence d'un écran à une certaine hauteur au-dessus du sol, permet l'installation de plantes typiquement forestières.

2. — **Les successions allogènes**

Toute perturbation dans l'action d'un facteur du milieu influence la végétation, éventuellement de façon considérable.

a. — *Les variations du climat général.*

Les variations du climat général, lentes mais souvent de grande amplitude, sont évidemment responsables des transformations les plus profondes du couvert végétal. C'est ainsi que le réchauffement postglaciaire, au Quaternaire récent, a déplacé les grandes zones de végétation sur notre continent. Les analyses palynologiques, dont les résultats dont confirmés par l'étude des aires actuelles des espèces, témoignent de l'installation de forêts dans d'immenses territoires occupés auparavant par la toundra ou par des steppes. Les analyses montrent également que des espèces et que des groupements végétaux thermophiles, partis de stations-refuges situées dans la partie méridionale de l'Europe, ont migré à travers le continent.

A côté des variations qui se déroulent à l'échelle des temps géologiques, le climat présente temporairement des aberrations qui ont souvent des conséquences importantes pour la végétation. La température peut, par exemple, s'écarter notablement de la normale, les précipitations diminuer ou augmenter brusquement dans des proportions considérables. Deux exemples montreront l'importance de ces oscillations climatiques brutales et de grande amplitude.

En juin 1964, le thermomètre descendit durant plusieurs nuits sous zéro au plateau des Hauts Buttés, en Ardenne. Les effets du gel, survenant en une saison inhabituelle, se manifestèrent notamment par le roussissement et la mort des organes aériens des fougères-aigle, *Pteridium aquilinum*, croissant en dehors des massifs forestiers. Les fougères végétant sous un couvert et jouissant de ce fait d'un microclimat privilégié, ne souffrirent pas du froid. Cette observation explique qu'en Ardenne, *Pteridium* soit pratiquement localisé

dans les bois. Ses peuplements s'étendent dans les landes et dans les friches durant les années favorables mais ils en sont éliminés brutalement lorsqu'une gelée survient durant la période de végétation active.

L'été de l'année 1947 fut particulièrement chaud et sec en Europe occidentale. Le climat rigoureux de cette saison influença de façon sensible la végétation des pâtures sablonneuses qui bordent les grandes rivières, aux Pays-Bas (WESTHOFF). En temps normal, ces sols portent un tapis herbacé très fleuri où l'on observe notamment *Koeleria gracilis*, *Avena pubescens*, *Medicago falcata*, *Salvia pratensis*, *Potentilla verna*, *Sedum* div. sp., *Thalictrum minus* et *Eryngium campestre*. En 1948, plusieurs de ces plantes avaient disparu tandis que la vitalité de celles qui subsistaient avait fortement diminué. Le substrat, en partie dénudé, était envahi par une flore de petites plantes annuelles dont la présence modifiait complètement la physionomie et la composition de la végétation. La transformation du tapis végétal avait été provoquée par les températures élevées, atteignant 60°, notées dans le sol au niveau des racines.

b. — *Les variations du microclimat.*

Un microclimat peut être modifié par une cause extrinsèque à la végétation. Une coupe forestière, par exemple, provoque l'intrusion brutale de la lumière dans l'espace clairiéré ; les écarts de température y deviennent plus grands ; l'état hygrométrique de l'air y subit des fluctuations de forte amplitude. La variation brusque du microclimat déclenche une série de réactions dans les horizons supérieurs du sol dont les composés organiques se minéralisent. Une végétation à la fois héliophile et nitrophile peut ainsi prendre pied dans les trouées et s'individualiser en groupements bien caractérisés. Dans l'ouest de l'Europe, les peuplements de *Digitalis purpurea*, d'*Epilobium angustifolium* et de *Senecio sylvaticus* apparaissent plus particulièrement sur les sols acides. *Atropa belladonna*, *Arctium nemorosus*, *Hypericum hirsutum* et *Bromus racemosus* signalent des sols calcarifères tandis que *Senecio nemorensis*, *Fragaria vesca* et *Rubus idaeus* abondent dans les sites où de l'humus doux s'était formé. Toutes ces espèces sont évidemment éliminées dès que le couvert arborescent est reconstitué.

c. — *La transformation du sol.*

La maturation progressive du sol, par l'altération des particules minérales et par l'apport de matières organiques, est généralement

provoquée par la végétation elle-même. Dans certains cas, pourtant, la transformation du substrat est mise en branle par un facteur abiotique.

Des buissons morts d'*Hippophae rhamnoides*, une plante des sols calcarifères, subsistent sur certaines dunes de l'île de Terschelling, en Frise occidentale. Sous les branches dénudées de ces arbustes croissent, avec une vitalité parfaite, *Empetrum nigrum* et d'autres acidiphytes. L'explication du phénomène est simple. Le sable des dunes initiales de Terschelling est relativement pauvre en calcaire mais en contient tout de même assez pour que des espèces calcicoles puissent s'y installer. *Hippophae* est une de ces plantes ; elle occupe les dunes dont le sable n'est plus mobile. Les eaux des pluies, toujours chargées de dioxyde de carbone, percolent dans le sol et lui enlèvent progressivement les carbonates qu'il contient. Après une dizaine d'années environ, la diminution des réserves carbonatées due au lessivage par les eaux de pluie est telle qu'un seuil est atteint au delà duquel *Hippophae* ne peut plus végéter. Les arbustes meurent alors en peu de temps et la végétation de la dune subit une véritable métamorphose puisqu'une lande des terrains acides remplace des fourrés basiphiles-neutrophiles.

Les changements observés dans le sol peuvent prendre une allure catastrophique lorsque le substrat subit un « rajeunissement » brutal et redevient squelettique.

Des groupements végétaux « dégradés » remplacent alors des associations plus « évoluées », c'est-à-dire à structure plus complexe. Le phénomène apparaît notamment lorsque l'eau des pluies ruisselle librement sur une surface en pente dont le manteau forestier a été exploité. Lors de chaque averse, de la terre humifère est emportée vers l'aval, mettant à nu les cailloux du sol, faisant affleurer les bancs rocheux. Il arrive un moment où la destruction du sol est telle que la forêt ne peut plus se réinstaller. Une végétation, essentiellement constituée d'héliophytes capables de vivre dans un sol de très faible épaisseur, occupera alors le site. Le phénomène s'est déroulé sur d'immenses surfaces dans la Région méditerranéenne. La forêt de chêne vert, *Quercus ilex*, détruite par l'homme, y a été remplacée par des garrigues buissonnantes et par des maquis denses. Souvent même, la dégradation du couvert végétal a été poussée plus loin. On observe alors une végétation ouverte, particulièrement riche en thérophytes, installée sur un substrat rocailleux et aride.

La destruction du sol et, en corollaire, celle du tapis végétal sont parfois très lentes. Dans d'autres cas, la transformation est rapide.

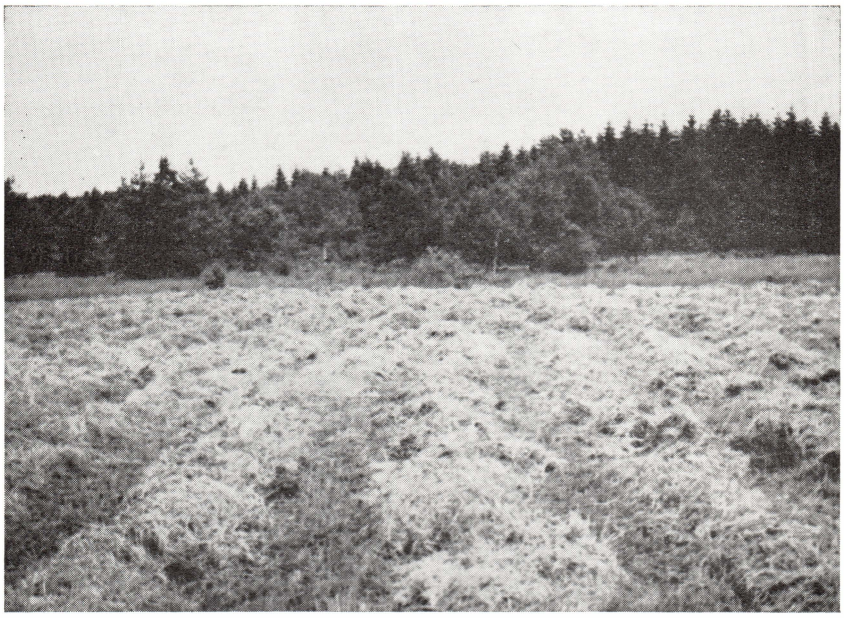


FIG. 71. — Une lande sur sol tourbeux vient d'être fauchée. Les herbes et les sphaignes sèches seront utilisées comme litière dans l'étable.
Les Hauts Buttés (Ardennes françaises), juin 1965
(Photo M. DE RIDDER).

Une inondation peut, en effet, recouvrir de sédiments une plaine alluviale, une épaisse couche de poussières est parfois crachée par un volcan en éruption, un incendie ravage éventuellement une forêt, un glissement de terrain emporte la couche supérieure du sol... Dans tous ces cas, un sol rajeuni, parfois vierge, est offert à la vie végétale.

d. — *Variation de la densité des populations animales.*

La composition du couvert végétal est modifiée lorsqu'une variation survient dans la densité des populations animales. Nous avons déjà attiré l'attention sur les transformations que subissent les paysages botaniques lorsque rongeurs et ruminants pullulent. La dégradation progressive des forêts de l'Asie occidentale, leur remplacement par des groupements arbustifs de plus en plus ouverts, éventuellement la dénudation presque complète du sol, doivent essentiellement être imputés à l'augmentation inconsidérée du nombre de chèvres et de moutons. De même, la multiplication rapide des

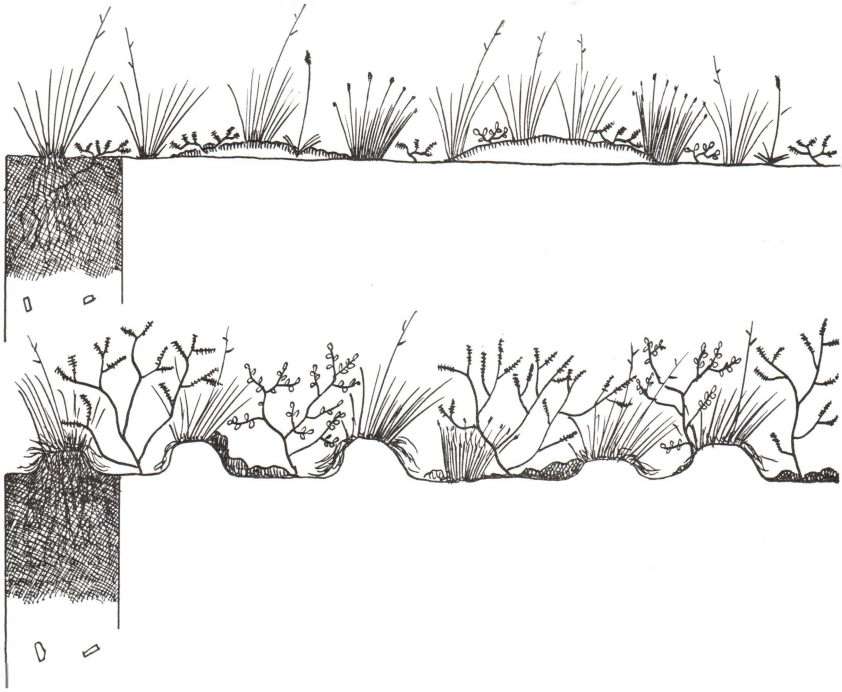


FIG. 72. — Représentation schématique de deux aspects de la lande sur sol tourbeux aux Hauts Buttés (Ardennes françaises). En haut ; la lande est régulièrement fauchée : les espèces dominantes sont *Molinia caerulea* et *Scirpus caespitosus* ; *Calluna vulgaris* et *Vaccinium myrtillus* sont représentés par des buissons hauts de quelques centimètres. En bas : la lande n'a plus été fauchée depuis plusieurs années ; *Calluna* et *Vaccinium* prennent une grande importance physionomique ; *Molinia* est juché au sommet de petites bosses.

troupeaux d'antilopes dans les plaines du Parc national Albert, au Congo, a provoqué, en quelques dizaines d'années, un changement notable dans la physionomie des savanes, celles-ci devenant de plus en plus pauvres en espèces ligneuses. Inversément, la myxomatose, en éliminant le lapin de territoires étendus, a permis à la végétation de s'y reconstituer.

On ne sait pas grand chose des effets de la raréfaction ou de la surabondance des individus d'une espèce animale qui assure la pollinisation ou la dissémination des semences de certains végétaux. Ces effets sont certainement importants.

e. — *Variation de l'activité humaine.*

Le progrès des techniques d'exploitation des richesses naturelles se manifeste souvent de façon spectaculaire dans le tapis végétal.

Qu'on pense aux changements apportés par les colonisateurs européens, en quelque trois cents ans, à la végétation d'immenses territoires des États-Unis d'Amérique, de l'Argentine, de la Nouvelle-Zélande ! L'intervention de l'agriculteur est d'ailleurs souvent d'une grande brutalité, qu'il coupe ou incendie une forêt, qu'il défriche une lande, qu'il chaule une prairie, qu'il draine un marécage, qu'il irrigue une pré sec, qu'il répande des « pesticides » ou qu'il introduise, parfois de façon inconsidérée, des espèces végétales étrangères. Dans tous les cas, des groupements végétaux nouveaux, parfois foncièrement différents de ceux qui les ont précédés, apparaissent sur les aires où l'intervention humaine s'est exercée. C'est ainsi qu'en Campine belge, la lande humide à *Erica tetralix*, d'abord drainée, ensuite labourée et amendée, est remplacée par une prairie à *Holcus lanatus* sans rapports floristiques avec la lande.

Le paysage végétal se modifie également lorsque l'action humaine cesse de se manifester. Dans nos régions, une lande ou une pelouse se boise spontanément lorsqu'elle n'est plus parcourue par les troupeaux et que des incendies ne viennent plus inhiber la croissance des espèces ligneuses. Nous savons que la forêt qui apparaît sur ces surfaces est souvent différente de celle que l'homme a détruite et qui fut remplacée par un groupement de petits buissons ou par des herbages.

(*à suivre*).

Bibliothèque

Bulletin de la société royale de Zoologie d'Anvers,

n° 33, 1964 : Notes sur quelques acariens parasites des voies respiratoires d'oiseaux sud-américains — A biochemical evidence for the heterogeneïty of the family *Psittacidae*.

n° 34, 1964 : l'Artériosclérose.

n° 35, 1965 : Methoxymol induced hypnosis in Birds — Immobilisation et anesthésie des poissons...

n° 36, 1965 : Some notes on the morphology of *Delanymys Brooksi* HAYMAN '62 — Contribution à l'étude de la dissémination des hypopes...

n° 37, 1965 : The chemical composition of arterial lipids — Bedeutung der Lipide für die Entwicklung spontaner Arteriosklerosen bei Schwein und Hund...

Bulletin du Musée national d'Histoire naturelle, 2e série, T. 37, n° 2, 1965.

La préhistoire — Araignées de la savane de Singrobo (Côte d'Ivoire) — Hydraires et Bryozoaires du golfe de Guinée — Die Süszwasserkrabben von Madagascar...

Chronmy Przyrode Ojczysta, n° 4, 1965.

Country Life, Autumn 1965.

Birds and Berries — Wildflower Photography in colour — The Paek district National Park...

Eesti Loodus, n° 5, 1965.

Hautes Fagnes, n° 2, 1965.

Stades évolutifs du Polytricheto-Salicetum et facteurs du milieu dans la région de Reinartzhof — Inauguration de la réserve naturelle du Vague des Gombets à les Bulles et Rossignol — Histoire de bornes... en vrac ! ...

Lambillionea, 63e année,

n° 5-8, 1965 : Lépidoptères géométrides du Tibesti.

n° 9-12, 1965 : Espèces nouvelles pour la faune belge (suite) — Iconographie des œufs de Lépidoptères, faune de la Belgique.

64e année : n° 1-4, 1965 : Espèces nouvelles pour la faune belge (suite) — Revue des Revues — Remarques sur la faune Belge.

n° 5-8, 1965 : Aperçu critique sur la systémaique et la phylogénie des Nymphalides (Lépidoptères).

Lacerta, 24e année, n° 1, oct. 1965.

Hoe komen wij de winter door ? Mijn ervaringen met enige Zuidamerikaanse reptielen (III).

Levende Natuur (de), n° 10, 1965.

de Vries-nummer : Boerenzwaluw tegen winterkoninkje — Roodborst, broedend in nestkast — Waarnemingen bij korhoenders...

Molekyyli, n° 4, 1965.

Natura

n° 8, sept. 1965 : De Hollandse kant — Vogeltrek en Deltawerken — Nogmaals : kwarteljaar 1964...

n° 9, okt. 1965 : De schoonheid van het Zeeuwse land (6) — Wat gebeurt er binnen de cel ? — Een kwestie van millimeters...

Natural History,

oct. 1965 : The floating community of Amazones — The elusive Musk Duck — Interaction between light and minerals...

nov. 1965 : Search for Greece of the Stone age — Giant snail is used for muscle studies — Guelta of the Bleak Sahara — Reality of Drought is always with us

Naturaliste Canadien (le), vol. XCII, n° 8-9, 1965.

Croissance de l'esturgeon — Disjonction chromatique du locus x_2 chez la lucerne — Revision généalogique de quelques X Agrolymus...

Natuurhistorisch maandblad,

n° 9, 1965 : Moet de Sint-Pietersberg helemaal verdwijnen ? — Foraminifera from the Cretaceous of South-Limburg, Netherlands, LXXX — Macrolepidoptera in Midden-Limburg...

n° 10, 1965 : De concessie-aanvraag van de E.N.C.I. — Bauxiet in Suriname an aangrenzende gebieden — De betekenis van het fytoplankton voor de kwaliteit van het Maaswater in Limburg...

Oiseaux (*nos*), octobre 1965.

Oiseaux nicheurs du pied du Jura vaudois — Le Pluvier guignard a niché en Suisse — Les migrations d'été et d'automne en 1964.

Pêcheur belge (le), n° 11, 1965.

Mise en valeur des eaux à truite — Bavardage sur les nylons — Les haut-lieux de la pêche en mer...

Penn-ar-Bed,

n° 40, 1965 : La deuxième édition de la carte géologique de Morlaix, vue par un géographe — La destruction des « nuisibles » dans le Morbihan — Promenade géologique dans la presqu'île de Crozon...

n° 41, juin 1965 : Numéro « Talus » : Les talus des champs bretons — Les talus et l'aménagement de l'espace rural — Bocage breton et climat — Le bois des talus — Les talus, milieux biologiques...

Publicaties van het natuurhistorisch genootschap in Limburg,

Reeks XIV, 1964 : N. L. Wibaut-Isebree Moens : Onderzoek van grindgaten langs de Maas.

Reeks XV, 1964-1965 : P. A. Hens : Avifauna van de nederlandse provincie Limburg, benevens een vergelijking met die der omringende gebieden.

Ouverture des serres du jardin botanique de l'État à Meise

La Direction du Jardin Botanique de l'État a l'honneur d'informer le public que le « Palais des Plantes », édifié au Domaine de Bouchout, à Meise, est à présent accessible aux groupes scolaires, aux sociétés et groupements, les quatre premiers jours ouvrables de la semaine, de 14 à 17 heures.

Les visiteurs auront l'occasion d'admirer dans ce grand complexe de serres de superbes collections de plantes tropicales et subtropicales groupées par régions géographiques.

L'accès du parc de Jardin Botanique de l'État à Meise est gratuit. Pour la visite du « Palais des Plantes », un droit d'entrée de 10 F par personne est exigé ; une réduction de 50 % est accordée aux groupes scolaires, ainsi qu'aux enfants de 12 à 15 ans accompagnant des personnes adultes. Pour les enfants de moins de 12 ans, aucun droit n'est exigé.

Avis

Afin d'éviter les contestations et de faciliter le travail des bibliothécaires, nous demandons à nos membres de se conformer strictement aux règles suivantes :

1° Lors de l'emprunt d'un ouvrage, établir une fiche lisible avec nom, adresse complète, titre du livre, nom de l'auteur et date de l'emprunt.

2° La restitution de l'ouvrage peut se faire de 3 manières :

a) le membre remet le livre à la bibliothécaire qui le reclasse et *détruit la fiche* ;

b) le membre dépose le livre sur la table du local et y glisse la fiche ou même simplement un papier avec son nom ;

c) le membre renvoie l'ouvrage par la poste en indiquant clairement son nom.

Dans ces 2 derniers cas la bibliothécaire se chargera de reclasser le livre et de *détruire la fiche* d'emprunt.

Notre couverture

C'est au début du mois de mai que se déploient les frondes de la Fougère-Aigle, *Pteridium aquilinum.* (photo M. De Ridder).

LES NATURALISTES BELGES A.S.B.L.

Local : 31 rue Vautier - Bruxelles 4.

PROGRAMME DES PROCHAINES ACTIVITÉS

CONSEIL

Mercredis 11 mai et 1 juin.

CAUSERIES, CONFÉRENCES, EXCURSIONS

Dimanche 8 mai. Excursion botanique et bryologique en Thudinie (Aulne, Landelies, Thuin), dirigée par M. J. Duvigneaud, professeur. Départ à 8 h devant la Centrale JOC, boulevard Poincaré. Passage à 9 h à Charleroi. Retour vers 20 h. Emporter les vivres. Prix au départ de Bruxelles : 100 F, au départ de Charleroi : 40 F. Cette somme est à virer au C.C.P. n° 240297 de L. Delvosalle, 25, Avenue des Mûres, Bruxelles 18, avant le 1 mai.

Dimanche 5 juin. Excursion biologique dirigée par C. Vanden Berghen : fossés, étangs et prairies humides à Termonde et à Waasmunster. Départ à 8 h. 30 à la Centrale JOC, boulevard Poincaré. Retour à Bruxelles vers 19 h. Prix : 95 F, à verser avant le 28 mai au CCP 24 02 97 de L. Delvosalle, 25, avenue des Mûres, Bruxelles 18.

Dimanche 19 juin. Excursion dirigée par M. et par Mme Simon-Papyn. Visite du musée, principalement préhistorique, de Tournai et ensuite de la réserve ornithologique d'Harchies. Départ à 8 h. à la Centrale JOC, boulevard Poincaré. Retour à Bruxelles vers 19 h. 30. Prix : 115 F, à verser avant le 12 juin au CCP 24 02 97 de L. Delvosalle, 25, avenue des Mûres, Bruxelles 18.

Dimanche 26 juin. Excursion botanique dirigée par C. Vanden Berghen dans la région des Hauts Buttés (Ardennes françaises). Départ à 7 h. 45 à la Centrale JOC, boulevard Poincaré, Bruxelles-Midi. Passage à Charleroi-gare à 8 h. 40. Retour à Bruxelles vers 20 h. 30. Prix : 165 F, à verser avant le 20 juin au CCP 24 02 97 de L. Delvosalle, 25, avenue des Mûres, Bruxelles 18.

Excursions des « Amis de la Fagne ».

Dimanche 29 mai. Neu-Hattlich - Kutenhart - Stoel - Ternell.

Dimanche 12 juin : Drossart - Courtil Piette - Rond-Buisson - Mont-Rigi.

Dimanche 26 juin : Wereth - Walherberg - Kleinweberbach - Schoenberg - Bullange. — Journée des Guides.

N.B. — Il est prévu deux circuits ayant des points de départ et d'arrivée identiques. Le premier circuit, avec commentateur, intéresse les amateurs en botanique, géologie, histoire, etc., ainsi que les photographes et cinéastes ; le second circuit comporte plus de difficultés. L'Association s'efforce ainsi de satisfaire tous les goûts de ses membres.

Le guide du jour a toute latitude pour diriger l'excursion vers les points qu'il juge dignes d'intérêt dans le cadre de l'itinéraire. Selon les circonstances et le climat, il reste libre d'apporter des modifications au programme.

Le départ en car spécial a lieu de Verviers : Place de la Victoire, à 9 h. 15 **précises.**

Les inscriptions sont reçues jusqu'au **vendredi à midi** précédant le dimanche de l'excursion : **à Vivegnis** (**Liège**) : **M. Raoul Rouma, 13, rue Tombeux. Tél. 64.17.04.**

Imprimerie UNIVERSA, Wetteren (Belgique)