

P904020

BE ISSN 0028-0666

NATURA MOSANA

Revue de sciences naturelles en Wallonie



68-1

nouvelle série

2015

***Welwitschia mirabilis* HOOK. f., une plante de Namibie riche en enseignements**

Jean MARGOT *

RÉSUMÉ

Welwitschia mirabilis, plante endémique du désert du Namib, est une curiosité botanique en raison de ses particularités morphologiques, écologiques et physiologiques uniques dans le monde végétal. Produit de l'évolution d'un ancêtre hypothétique du Crétacé inférieur, l'espèce est capable de vivre plus de 1500 ans, détenant un record de longévité parmi les Spermatophytes. Au sein des Gymnospermes, elle appartient à un genre et une famille monotypiques dans le petit ordre des Gnétales, qui constitue un élément phylogénétique essentiel et significatif dans la lignée végétale. Une abondante littérature scientifique rassemble les principales caractéristiques de la plante, sa description complexe et les diverses controverses qui ont été formulées dans l'interprétation de son comportement. Cet article reprend la littérature significative sur le sujet.

ABSTRACT

Welwitschia mirabilis, a plant that is endemic to the Namib Desert, is a botanical curiosity that is often regarded as morphologically, ecologically, and physiologically unique. It is thought to have originated from the Lower Cretaceous Period and is one of the oldest known living seed plants, with an estimated lifespan of 1500 years. Amid Gymnosperms, it is classified as a monotypic genus in the family Welwitschiaceae and the order Gnetales, an order that has special significance in plant phylogeny. Abundant literature describes the main characteristics and complexity of this plant and controversies over the interpretation of its behaviour. This article reviews the relevant literature.

* rue de la Chasse 30, B-5380 Marchevelette, Belgique. Courriel : jeanmargot@gmail.com

INTRODUCTION

Depuis sa découverte en 1859 dans le sud de l'Angola (Cabo Negro) par le botaniste slovène Friedrich WELWITSCH (1806-1872), *Welwitschia mirabilis* Hook. f. (1862) n'a cessé d'intriguer les observateurs et les chercheurs qui lui ont consacré de fort nombreuses études.

Des centaines de publications sur cette plante étonnante, endémique du Désert du Namib (Fig. 1), ont été réalisées en plus de 150 ans. Parmi celles-ci, l'œuvre magistrale du Professeur Pierre MARTENS (1895-1981) à l'Institut Carnoy de l'Université de Louvain a été reconnue par la communauté scientifique et demeure encore aujourd'hui une source incontournable de références. En effet, pendant plus de 25 années, avec beaucoup de rigueur et de minutie, ce grand botaniste conduisit des recherches morphogénétiques et ontogénétiques sur les Gnétophytes et notamment sur *Welwitschia*, dont il devint un spécialiste fort respecté (voir en annexe la liste de ses publications).

Dans ses cours de botanique générale en candidature (1958), il mentionnait cette plante étrange devant des étudiants curieux et en parlait comme « un de ces végétaux qui ne peuvent rien faire comme les autres ».



Fig. 1. – *Welwitschia mirabilis*, dans son environnement naturel. Welwitschia Plain, à l'Est de Swakopmund, (Photo J. MARGOT, 18.07.2014)

POSITION SYSTÉMATIQUE ET PHYLOGÉNIE DES GNÉTALES

Welwitschia mirabilis a été décrite en 1863 par Sir Joseph Dalton HOOKER (HOOKER, 1863) qui n'a pas voulu conserver le nom local de « tumboa » proposé par WELWITSCH. Une autre appellation synonyme, non valide, *Welwitschia bainesii* (Hook.f.) Carr., lui fut attribuée en l'honneur de Thomas Baines, le co-découvreur de l'espèce en 1861 à la Swakop River en Namibie. Les noms communs de l'espèce sont : Tumboa (Namibie), n'tumbo (Angola) et Tweeblaarkanniedood (Afrique du sud). L'espèce est génétiquement caractérisée par $2n = 42$.

Durant des décennies, la position systématique des Gnétophytes, groupe hétérogène de plantes comprenant les genres monotypiques *Ephedra*, *Welwitschia* et *Gnetum*, au sein des Gymnospermes, fut peu ou mal comprise et engendra de nombreuses controverses. Ces plantes possèdent pourtant un ensemble de caractéristiques communes, issues de convergences évolutives morphologiques et phylogénétiques, justifiant cette filiation :

- des strobiles, parfois assimilés à des inflorescences, composés, unisexués, micro- et macrosporangiés (espèces dioïques)
- des « fleurs » qui furent abusivement désignées par les termes périanthe, étamines, anthères ..., ayant un ovule et un gamétophyte femelle fort similaires à ceux des *Cycas*, *Ginkgo* et autres conifères. Une distinction importante repose ici sur le fait que l'ovule des Gnétophytes n'est pas totalement nu comme celui des Gymnospermes, mais n'est pas non plus complètement enfermé comme celui des Angiospermes. Les sporophylles y sont cependant entourées d'une enveloppe de pièces bractéales, qui n'est certes pas l'équivalent d'un véritable carpelle. En outre, dans le processus de fertilisation et de formation du zygote, la proposition d'une prétendue « double fécondation », similaire à celle des Angiospermes, s'est révélée fort différente et inexacte, confirmant ainsi la séparation des Gnétophytes des autres Gymnospermes et de tous les Angiospermes. Ils furent alors intégrés dans le groupe désuet et hétéroclite des Chlamydospermes (= graines à chemise). De plus, à maturité, la partie supérieure du tégument interne de l'ovule produit un prolongement externe en forme de tube micropylaire, recevant le pollen dans des gouttelettes de pollinisation, et jouant le rôle d'un stigmate.
- des apex méristématiques à phyllotaxie décussée responsables de la symétrie florale, des embryons dicotylédonaire et des feuilles toujours opposées, écailleuses (*Ephedra*) ou rubanées (*Gnetum*, *Welwitschia*), non identiques à celles des autres Gymnospermes et des Angiospermes
- un système conducteur à xylème primaire sans ponctuations et à xylème secondaire de type

hétéroxylé (exemple unique chez les Gymnospermes) comprenant des vaisseaux parfaits (trachées ouvertes interprétées jusqu'il y a peu comme dérivées des trachéides) et des trachéides scalariformes à ponctuations aréolées (torus entouré d'épaississements annulaires) typiques de la plupart des Gymnospermes.

Ces formations qui individualisent les Gnétophytes au sein des Gymnospermes, mais absentes chez les *Cycas*, *Ginkgo* et autres conifères, n'ont eu de réelle signification qu'au moment de l'émergence de données moléculaires qui ne les ont pas validées.

La classification des Gnétophytes et les recherches phylogénétiques qui leur furent consacrées ont connu une évidente évolution depuis la fin du 19^e s. Elles ont initié une série impressionnante d'études et de tentatives diverses, notamment sur *W. mirabilis*, avant d'aboutir à la proposition finale, largement acceptée, de CHAW & al. (2000) (Tableau 1).

Selon celle-ci, les Gnétophytes, classés dans l'ordre unique des Gnétales, diffèrent des autres Gymnospermes (Conifères, Cycadales, Ginkgoales).

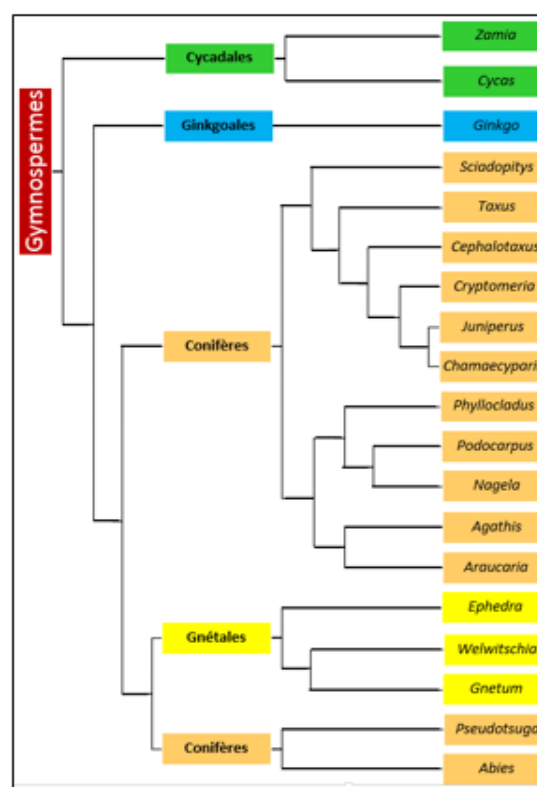


Tableau 1. – Arbre phylogénétique des Gnétales
(d'après CHAW & al. (2000), modifié)

Plus encore, selon des analyses morphologiques et moléculaires récentes (BOWE & al. 2000 ; MAGALLON & SANDERSON, 2002 ; BURLEIGH & MATHEWS, 2004 ; MATHEWS, 2009), les genres *Gnetum* et *Welwitschia* y seraient distincts du genre *Ephedra*. D'autres propositions plus avancées (GIFFORD & FOSTER, 1989 ; Tentative

plantsscienstist.wordpress.com, 2013) précisent encore ce classement en associant les trois ordres monotypiques distincts (Gnétales, Welwitschiales, Ephédrales) et leurs familles monogénériques au sein de la classe des *Gnetopsidae* (Tableau 2).

Division	Classe	Ordres	Familles	Genres	Espèces
Gnétophytes	Gnetopsidae	Gnétales	Gnetaceae	<i>Gnetum</i>	30+ species
		Welwitschiales	Welwitschiaceae	<i>Welwitschia</i>	<i>mirabilis</i>
		Ephédrales	Ephedraceae	<i>Ephedra</i>	50+ species

Tableau 2. – Classification des Gnétophytes
(d'après GIFFORD & FOSTER (1989), modifié)

Quelques synthèses remarquables des données progressivement acquises au cours des temps ont élucidé la position systématique des Gnétophytes et leur importance essentielle dans l'adoption d'un système phylogénétique cohérent des Spermatophytes.

Parmi celles-ci, vient en premier lieu le traité magistral de P. MARTENS « Les Gnétophytes » (295 p.), publié en 1971, où la rigueur et la minutie des descriptions morphologiques et morphogénétiques, ainsi que l'analyse impitoyable de quelque 500 références, en ont fait un ouvrage incontournable, toujours mentionné aujourd'hui avec beaucoup de respect.

Viennent ensuite l'important travail de GIFFORD & FOSTER (1989) (626 p.) contenant un chapitre traitant de l'évolution des caractéristiques morphologiques des Gnétophytes ou celui de BHATNAGAR & MOITRA (1996) (467 p.) dont trois chapitres sont spécialement consacrés aux Ephédrales, Gnétales et Welwitschiales.

Enfin, plus proches de nous, BOWE & al. (2000) ont décrit avec plus de précision la phylogénie des Gnétophytes, MUNDY & STÜTZEL (2004) ont défini les conséquences morphogénétiques évolutives de l'appareil reproducteur chez *Welwitschia* et *Ephedra*, alors que BURLEIGH & MATHEWS (2004) ainsi que MATHEWS (2009) ont évoqué les analyses moléculaires actuelles des Gnétophytes et signalé avec pertinence les limites admissibles de leur exploitation.

Selon les époques, l'accessibilité de l'information ou les techniques d'observation employées, divers scénarios de classification et de phylogénie des Gnétophytes ont été proposés (en.wikipedia.org/wiki/gnetophyta). Ils ont été discutés par la suite et confrontés à des données plus récentes pour les valider ou les rejeter.

1. À la fin du 19^e et au début du 20^e s. (ARBER & PARKIN, 1908), les Gnétophytes, comprenant les trois genres de plantes ligneuses relictées, survivances des époques géologiques révolues où les Gymnospermes étaient dominantes (les Bennetitales fossiles, apparues durant le Trias, s'éteignent à la fin du Crétacé ; elles possédaient des graines et du pollen assimilés à ceux des Gnétophytes), bien que rattachés aux Gymnospermes, ont été curieusement rapprochés des Angiospermes. Cette liaison

constituant le groupe (clade) des Anthophytes (Tableau 3A) reposait sur des structures morphologiques partagées par les deux groupes : des fleurs considérées comme homologues et des vaisseaux conducteurs semblables. D'autres caractères entraient aussi en ligne de compte : des feuilles veinées (*Gnetum*), la chimie de la lignine (groupe syringal), un méristème apical formé de plusieurs couches cellulaires et un cambium à initiales courtes. Cette hypothèse des Anthophytes ne connut qu'une brève période d'acceptation au début du 20^e siècle et fut ensuite rapidement rejetée par la plupart des auteurs. Elle l'est davantage aujourd'hui à l'heure des analyses génétiques et moléculaires (WINTER & al., 1999 ; BOWE & al., 2000 ; CHAW & al., 2000 ; FROLICH & PARKER, 2000 ; SANDERSON & al., 2000 ; MAGALLON & SANDERSON, 2002 ; BURLEIGH & MATHEWS, 2004). L'union des Gnétophytes aux Angiospermes basée sur la similitude des structures florales reproductrices et la présence de trachées dans le bois serait le résultat d'une évolution parallèle de caractères indépendamment dérivés, induisant une sorte de synapomorphie¹.

2. Dans les années 1930 et, plus tard, dans les études ontogéniques exhaustives de MARTENS (1959 à 1978) (voir Annexe 1), les structures reproductrices controversées de la « fleur » des Gnétales ont été mises au point dans une conception nouvelle, plus éloignée et distincte de celle des Angiospermes. Elle apparaît comme étant la réduction d'une fleur plus complexe et non issue de celle d'un ancêtre potentiel (groupe basal). En reprenant ces informations, MUNDY & STÜTZEL (2004) établissent la naissance de cette « fleur » à partir d'un pédoncule, alors que l'ovule des Angiospermes se forme dans un carpelle issu d'une fleur modifiée.
3. Au milieu du 20^e s., l'hypothèse monophylétique des Gymnospermes (*Gnetifer hypothesis*) (Tableau 3B) réunit les Gnétophytes à tous les groupes de conifères en tant que groupe-frère des Angiospermes. En modifiant celle-ci, l'hypothèse Gne-Pine (Tableau 3C) apparente les Gnétophytes aux seules *Pinaceae* au sein des Gymnospermes, en les écartant des Cycadales, Ginkgoales et autres groupes de Conifères.

Les Gymnospermes dans leur ensemble n'apparaissent donc plus comme un groupe monophylétique, bien que ce soit difficilement conciliable avec certaines évidences morphologiques. Les analyses moléculaires récentes de BOWE & al. (2000), CHAW & al. (2000), MAGALLON & SANDERSON (2002), BURLEIGH & MATHEWS (2004) ont validé cette hypothèse qui est actuellement la plus largement acceptée. Dans le cadre de cette conception phylogénétique, les Gnétophytes

¹ La synapomorphie est la présence de caractères dérivés d'un taxon ou partagés par plusieurs taxons, déterminant un groupe monophylétique.

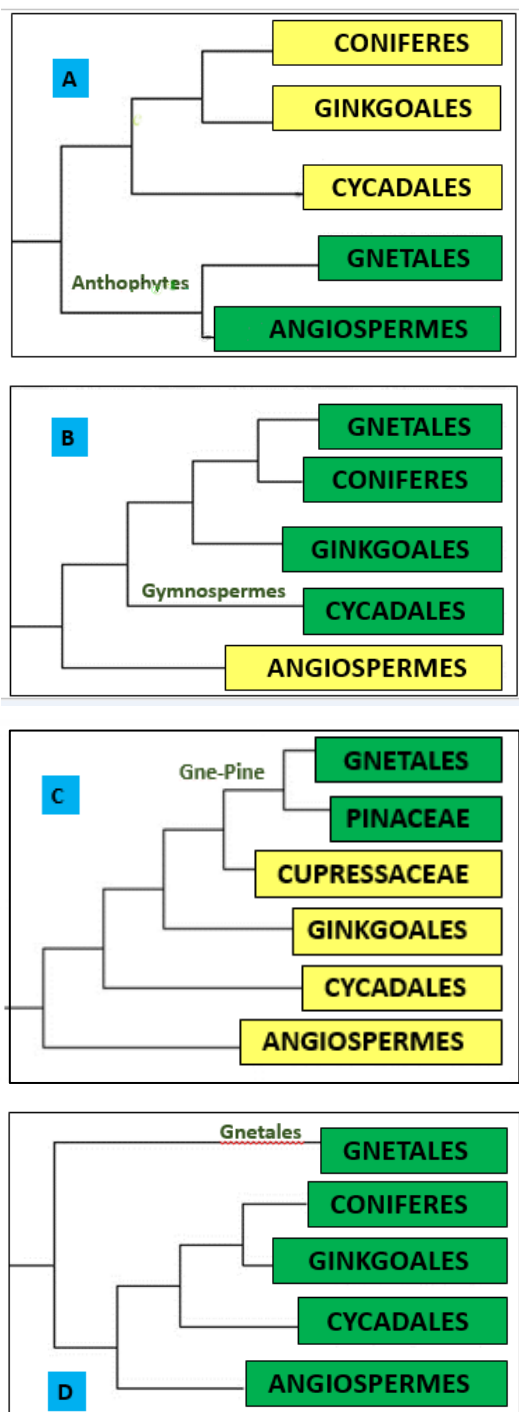


Tableau 3. – Hypothèses phylogénétiques des Gnétales
A : Hypothèse des Anthophytes
B : Hypothèse des Gymnospermes (= Gnetifer hypothesis)
C : Hypothèse Gne-Pine
D : Hypothèse des Gnétales (= Gnetophyte-sister hypothesis)
(d'après en.wikipedia.org/wiki/gnetophyta, modifié)

phytes sont supposés avoir perdu des caractéristiques morphologiques majeures de conifères comme les feuilles à section étroitement triangulaire (*Gnetum*, *Welwitschia*), la présence de canaux résinifères, l'attachement du proembryon ou la

lignification des écailles des cônes ovulifères². L'évolution y fut dès lors différente et parallèle.

En se fondant sur des informations génétiques, l'hypothèse finale des Gnétales (= *Gnetophyte-sister hypothesis*) (Tableau 3D), MAGALLON & SANDERSON (2002) suggèrent une filiation directe des Gnetophytes avec tous les autres Spermatophytes (Gymnospermes et Angiospermes). Dans cette phylogénie paraphylétique³ des Spermatophytes ayant donné naissance aux Angiospermes, les différents groupes de Gymnospermes (notamment l'ordre des Gnétales) demeurent distincts les uns des autres. Pour BURLEIGH & MATHEWS (2004), il n'y aurait cependant pas d'exemples fossiles suffisants pour supporter les évidences morphologiques de cette hypothèse.

En conclusion de ce qui précède, le progrès des études morphologiques et ontogéniques des Gnétales, ainsi que l'émergence des théories phylogénétiques du 20^e siècle, ont abouti durant la première décennie du 21^e siècle à une réévaluation critique de leur position relative par rapport aux Gymnospermes et Angiospermes (MUNDRY & STÜTZEL, 2004).

L'information fournie par l'analyse des séquences moléculaires, indispensable pour valider la phylogénie (ARN ribosomal, génomes mitochondrial et chloroplastique, MADS-boxgènes)⁴, n'est cependant pas exempte de difficultés d'interprétation. Pour SANDERSON & al. (2000) et pour MATHEWS (2009), des limites de fiabilité et quelques éventuelles erreurs seraient liées au nombre réduit de caractères examinés ou ne seraient pas significatives de l'ensemble des taxons. Les preuves semblent cependant acquises pour

- éliminer des caractéristiques morpho-anatomiques homologues, mais douteuses, attribuées à la « fleur » des Gnétales, au sein du clade des Anthophytes
- formuler plus correctement la « double fécondation » divergente de celle des Angiospermes, en précisant l'union de chacun des deux noyaux du gamétophyte mâle des Gnétales avec un noyau femelle pour donner un embryon surnuméraire et un endosperme

² Ce cas n'est pas unique chez les Gymnospermes puisque les *Taxaceae* ont perdu la structure classique du cône en faveur d'un ovule simple et terminal, entouré d'un arille charnu (CHAW & al., 2000).

³ Un groupe paraphylétique rassemble, sur base de similitudes morphologiques, des taxons qui ne descendent pas tous d'un ancêtre commun.

⁴ Le génome ribosomal à fort taux de mutation est utilisé pour comparer les espèces. Le génome mitochondrial assez instable est peu utilisé en raison des différences pouvant exister entre les individus d'une même espèce. Le génome chloroplastique *rbcl* est assez stable chez une espèce et présente un grand nombre de copies. Le génome nucléaire MADS-box ne possède qu'une seule copie sur 2 chromosomes.

haploïde⁵. Dans une conception antérieure, MARTENS (1971), DOYLE (1996) et PRICE (1996) avaient déjà souligné l'importance fondamentale des structures morphologiques et morphogénétiques de cette « fleur » mâle et de l'anthérophore. Dans l'ordre des Gnétales, le genre *Ephedra* paraissait distinct du groupe *Welwitschia-Gnetum* (Tableau 1)

- définir l'existence d'un xylème secondaire hétéroxylé à véritables trachées et à trachéides aréolées, caractéristiques des Gymnospermes.

De plus, si les Gnétales ne peuvent être positionnées à la base de l'ensemble de Gymnospermes (SCHMIDT & al., 2002), il existe bien une relation étroite et valide avec les *Pinaceae* (CHAW & al., 2000).

ORIGINE ET ÉVOLUTION

Peu de temps après sa découverte, SCHIMPER (1866) proposait d'assimiler *Welwitschia mirabilis* à *Stigmara ficosides*, un fossile du Carbonifère (*Pennsylvanian Period*, 300 Ma), déterminé comme appartenant au genre *Lepidodendron* : un genre particulier de *Sigillaria* ayant un tronc présentant des similitudes avec celui de *Welwitschia*. Après lui, CORNET (1996) mentionnait également une origine ancienne de la plante en utilisant cette fois la ressemblance des « fleurs » microsporangiées d'*Archaeofructus cupulanthus*, un fossile du Texas, daté du Trias supérieur (*Carnian Period*, 228-235 Ma).

Des analyses palynologiques et l'examen d'autres fossiles n'ont pas validé ces observations et ont suggéré l'existence plus vraisemblable d'un pic de diversité des Gnétophytes, à 20° de latitude sud, dans l'ouest de l'Afrique et dans le sud-est de l'Amérique (Brésil) à l'époque du Crétacé inférieur (Aptien ancien, 114-112 Ma) (BORNMAN & al., 1972).

Cette hypothèse demeure toutefois assez énigmatique car les mégafossiles de proto-welwitschiales, présents à cette époque dans le Gondwana, n'étaient pas associés comme aujourd'hui à un climat désertique : ils ont dû s'adapter à l'aridification progressive qui s'est manifestée au cours du Tertiaire et du Quaternaire.

Le genre monotypique *Welwitschia*, actuellement isolé, aurait connu une paléodistribution beaucoup plus large et une diversité morphologique plus grande. L'espèce actuelle se trouve ainsi réduite aujourd'hui, à l'état d'endémique, aux derniers refuges connus d'Angola et de Namibie, correspondant aux sites ayant des ressources hydriques adéquates.

De nombreux auteurs, tels RODIN (1953), VON WILLERT & al. (1982), CRANE & HULT (1988), COOPER-DRIVER

(1994), DILCHER & al. (2005) et, tout récemment, DI SALVATORE & al. (2013) ou CHEN HOU (2014) ont dressé la liste des ancêtres fossiles probables des Welwitschiales, notamment ceux qui manifestent des similitudes morphologiques acceptables :

- des espèces brésiliennes (Crato Formation de la Chapada do Araripe Basin) : *Cratonia cotyledon* (plantule à 2 cotylédons), *Welwitschiella austroamericana* (plantule avec une paire de cotylédons), *Welwitschiophyllum brasiliense* (plante à feuilles isolées), *Welwitschiostrobus murili* (axe portant des strobiles mâles)
- une espèce américaine (Virginie) : *Drewia potomacensis* à feuilles et bractées de l'ovule opposées-décussées,
- une espèce chinoise : *Chaoyangia liangii* à structures reproductrices semblables aux Welwitschiales et à structures végétatives semblables aux Ephédrales
- une espèce sibérienne : *Heerala antiqua* à samare possédant une aile membraneuse et terminée par un tube micropylaire.

Quel est alors le statut définitif de *Welwitschia mirabilis* dans l'évolution des végétaux ?

Au même titre que *Ginkgo biloba* ou *Metasequoia glyptostroboides*, une littérature populaire, abusive et obsolète, qualifie de « fossile vivant » ce monstre du Namib, devenu endémique, suggérant par là l'arrêt de toute possibilité d'évolution ultérieure. La conception aujourd'hui acceptée de ces espèces relictuelles utilise l'appellation d'espèces panchroniques⁶, qui soutient plutôt la persistance d'une évolution particulièrement lente au cours des temps géologiques.

En ce qui concerne *W. mirabilis*, CHEN HOU (2014), s'est intéressé au contenu protéinique des gouttelettes de pollinisation⁷ produites par l'ovule de la plante. Il a précisé de la sorte la nature fortement isolée de *Welwitschia* au sein des Gnétales, dans une série évolutive aveugle du Crétacé (112 Ma) (Fig. 2). Par ailleurs, LEUENBERG (2001) a décrit l'existence de deux sous-espèces distinctes par l'examen des caractéristiques morphologiques des cônes mâles :

- cône mâle lisse (30-45 mm), brun pourpre, sans couverture cireuse, à pédoncule de 4-11 cm, écailles bractéales connées sur 3/4 de leur longueur et se chevauchant sur 2 mm, dont l'aire de distribution est l'Angola.....*Welwitschia mirabilis* subsp. *mirabilis*
- cône mâle rugueux (20-30 mm), vert glauque à saumon, sans couverture cireuse, à pédoncule de 7-15 cm, écailles

⁵ L'endosperme désigne uniquement le tissu de réserve haploïde (n) présent chez les Gymnospermes. Par contre, chez les Angiospermes, l'albumen est un tissu de réserve triploïde (3n) résultant de la fusion d'un noyau mâle avec deux noyaux femelles au centre du sac embryonnaire.

⁶ Une espèce panchronique est une espèce qui n'a pas évolué au cours des temps géologiques (aucun changement anatomique ou physiologique) ou qui présente des ressemblances morphologiques avec des espèces éteintes, connues à l'état de fossiles.

⁷ Chez de nombreux Spermatophytes non Angiospermes, l'ovule sécrète un liquide visqueux qui favorise la fixation du pollen et sa diffusion vers le nucelle, par réabsorption de ce liquide.

bractéales connées sur 1/3-2/3 de leur longueur et se chevauchant sur 1 mm, dont l'aire de distribution est la Namibie.....*Welwitschia mirabilis* subsp. *namibiana*

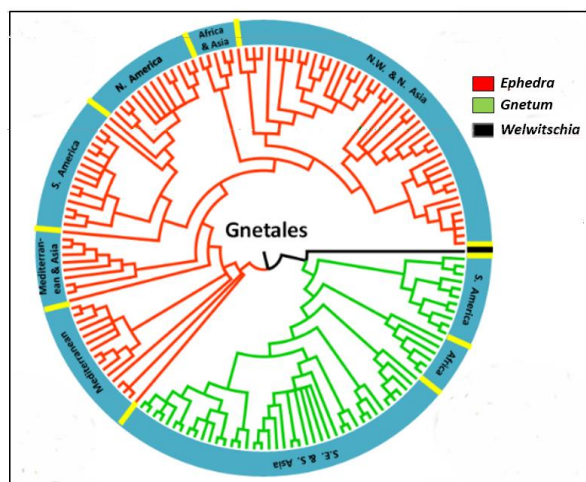


Fig. 2. – Arbre phylogénétique buissonnant des gnétales (d'après CHEN HOU, 2014, modifié)

DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE

Welwitschia mirabilis est un xérophYTE vivace et ligneux, à tronc caudiciforme, présent dans les déserts côtiers d'Afrique du Sud.

Cette plante endémique du Désert du Namib (voir Annexe 2) occupe la zone de transition d'une centaine de km de large entre le Namib externe (zone côtière à pluviosité moyenne annuelle inférieure à 5 mm) et le Namib interne, jusqu'au grand escarpement namibien (pluviosité moyenne annuelle, à régime estival, de l'ordre de 85 mm).

Du nord au sud, la répartition de *Welwitschia* s'étend sur un millier de km depuis la Nicolau River au Kaokoland (Kaokoveld Desert) en Angola (Mossamedes, à 14° de latitude sud) jusqu'au sud du Désert du Namib à la Rivière Orange (Fig. 3).

En Namibie, elle est surtout fréquente entre les Rivières Uniab-Ugab (Palmwag – Khorixas), une zone moins aride de savanes et de boisements de mopane (*Colophospermum mopane*), plutôt qu'un désert, et la Kuiseb River (au sud de Swakopmund et de Walvis Bay, à 24° de latitude sud), dans la partie centrale du Désert du Namib. Ces localités ont été abondamment décrites par RODIN (1953), KERS (1967), GIESS (1969), WALTER (1971), BORNMAN & al. (1972), WHITE (1986) et VAN DAMME (1991).

Classée parmi les plus vieilles plantes vivantes connues au monde (1 500-2 500 ans), elle a fait l'objet de comptages assez précis (5 000 à 6 000 individus) comprenant de petits exemplaires encore juvéniles (30-40 ans), des exemplaires moyens (quelques centaines d'années) et les plus grands exemplaires répertoriés (500 à 2 000 ans).

Compte tenu de ses abondantes populations, *W. mirabilis* n'est pas menacée de disparition actuellement, mais doit être néanmoins surveillée en raison de son faible taux de

reproduction et des interventions directes auxquelles elle est soumise (tourisme, maladies, surpâturage).

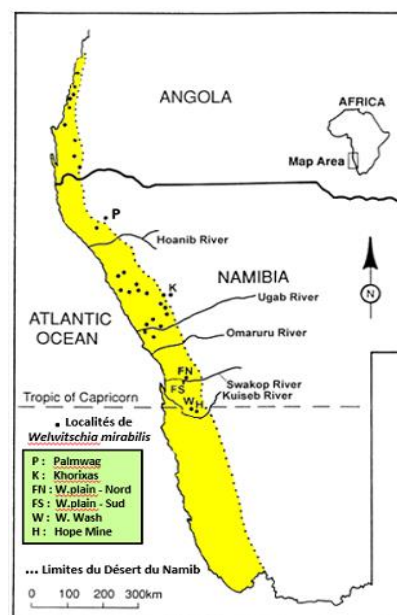


Fig. 3. – Distribution géographique de *Welwitschia mirabilis* dans le Désert du Namib (d'après KERS, 1967, in JACOBSON & LESTER, 2003, modifié)

La plante est notamment sensible aux infections fongiques des cônes femelles et au pâturage par les zèbres, rhinocéros et animaux domestiques. La récolte de plantes sauvages par des collectionneurs ou la circulation hors-pistes des véhicules touristiques lui sont également fatales.

Elle bénéficie d'une protection légale en Namibie et est classée (sauf les graines) dans les listes de la CITES, mais ne l'est pas dans la liste rouge de l'IUCN⁸.

ÉCOLOGIE

Welwitschia mirabilis est une plante arido-active⁹ utilisant quelques stratégies développées par adaptation pour limiter les pertes d'eau. Celles-ci seront détaillées ci-dessous dans la description du fonctionnement des différents organes.

Elle fréquente préférentiellement les sols graveleux compacts de la zone planitiaire et les endroits rocailleux, bruts et minéraux, du désert, souvent dans des chenaux peu profonds et presque imperceptibles.

⁸ CITES : Convention of International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora qui réglemente le commerce des espèces menacées. IUNC : International Union for Conservation of Nature qui est la liste rouge internationale des espèces menacées.

⁹ D'une manière générale, les plantes arido-actives limitent les pertes d'eau par une accumulation de celle-ci dans des tissus spécialisés (parenchyme aquifère des plantes succulentes) ou par une augmentation de l'absorption et une diminution de la transpiration (plantes xérophytiques).

La racine pivotante très développée de la plante peut atteindre une profondeur d'1,50 m, là où l'eau du sol est disponible. Mais d'autres explications ont été formulées, notamment celle qui consiste en une absorption d'eau par les surfaces foliaires, comportant une forte densité de stomates (150/mm²) (seul exemple chez les Gymnospermes). Il s'agirait là de l'apport d'eau par condensation du brouillard matinal journalier qui pénètre dans le Namib côtier.

Pour HENSCHEL & al. (2000), ce processus de condensation serait équivalent à une pluviosité moyenne annuelle de 40-50 mm (2 mm d'eau/jour), soit 2 à 100 fois plus que les précipitations actuelles de cette région hyperaride (moins de 50 mm d'eau/an), correspondant à l'aire de répartition de l'espèce. BORNMAN (1978) et VON WILLERT & al. (1985) n'ont cependant pas confirmé ces conceptions : selon ces auteurs, les feuilles scléromorphiques de *Welwitschia* possèdent une cuticule épaisse et des stomates recouverts de cutine. Elles seraient donc incapables d'absorber l'eau de cette manière directe.

Il est sans doute plus vraisemblable d'admettre que la condensation du brouillard au niveau du sol et des surfaces réceptives produit un mince film d'eau qui percole dans les premiers cm du sol graveleux ou s'écoule directement vers le sol le long du limbe foliaire. Cette disponibilité essentielle serait immédiatement exploitée par un réseau très dense de racines superficielles (plusieurs mètres rayonnant autour de la plante). Par ailleurs, l'évapotranspiration très intense des feuilles (1 l/jour) dans le milieu désertique (humidité relative de l'ordre de 30-40 %) est contrôlée par une fermeture totale des stomates durant les heures chaudes de l'héméropériode. Les pertes d'eau sont également limitées par une réflexion importante de la lumière incidente et par une perte de chaleur à la face inférieure située à l'ombre contre le sol.

Dans les sites où la plante est présente, les individus de *Welwitschia mirabilis* sont fort espacés les uns des autres (20 m, parfois 50-100 m) et ne sont accompagnés que par peu de plantes associées. Outre quelques éphémérophytes, on peut citer *Stipagrostis sabulicola* [Poacées] (absorption d'eau par l'appareil aérien) et *Trianthema hereroensis* [Aizoacées] (absorption d'eau par les racines) dans les zones dunaires, *Zygophyllum stapfii* (dollar bush) [Zygophyllacées] et *Arthroa leubnitziae* (pencil plant) [Amarantacées], deux compagnes fidèles de *Welwitschia* dans les plaines graveleuses.

DESCRIPTION MORPHOLOGIQUE

La synthèse magistrale des données acquises sur les Gnétophytes publiée par MARTENS (1971) fut suivie par de nombreux autres ouvrages et articles consacrés à la description morphologique de ces plantes. Parmi ceux-ci, on retiendra le volumineux traité de GIFFORD & FOSTER (1989) (Chap. 18 : Gnétophytes) ou celui de BHATNAGAR & MOITRA (1996) (Chap. 16 : Welwitschiales), ainsi que les importantes publications sur la croissance, la phylogénie, l'anatomie et les structures reproductrices de

W. mirabilis par HENSCHEL & SEELY (2000), MUNDY & STÜTZEL (2004), CARLQUIST (2012) et DI SALVATORE & al. (2013).

La racine

L'appareil racinaire de *Welwitschia mirabilis* est donc constitué d'une importante racine pivotante, simple et conique, relativement étroite.

Selon GIESS (1969) et ELLER & al. (1983), en atteignant le niveau des petits cours d'eau éphémères des dépressions du désert, ce serait l'organe essentiel d'absorption assurant l'alimentation en eau de la plante. Sa croissance continue (structure complexe de l'axe hypocotylédonaire) développerait ensuite, dans la zone apicale, des racines secondaires plus petites, pouvant atteindre une plus grande profondeur¹⁰ dans des conditions adéquates de sol (Fig. 4 et 6).



Fig. 4. – Racine de *W. mirabilis*.
(Photo Dirk EVERAERD, <http://magicchris4.voila.net/>)

Mais un large réseau de racines superficielles, probablement plus spongieuses, existe aussi autour de la plante (plusieurs mètres de diamètre) pour exploiter, à faible profondeur, les premières couches du sol journallement imprégnées par l'eau de condensation des brouillards matinaux. Ces surfaces, volontairement circonscrites d'un cercle de cailloux pour éviter leur piétinement, sont habituellement dépourvues de toute végétation concurrente.

¹⁰ D'autres observations peu fiables mentionnent en outre l'existence d'un réseau racinaire très profond (20 m) pénétrant jusqu'à la base de décomposition granitique du substrat où se situe normalement la nappe phréatique.



Fig. 5. – *Welwitschia mirabilis*, plante mâle (Welwitschia Plain, à l'Est de Swakopmund. Photo J. MARGOT, 18.07.2014

Ces observations ont été largement validées par BHATNAGAR & MOITRA (1996), HENSCHER & SEELY (2000) et CARLQUIST (2012). Par contre, celles de BORNMAN (1972) et BORNMAN & al. (1972), selon lesquelles *Welwitschia mirabilis* pourrait assurer une part importante de son alimentation en eau par une absorption stomatique de l'humidité relative de l'air sont controversées. Bien que régulièrement citées dans la littérature populaire, elles n'ont pas été confirmées par VON WILLERT & al. (1985) notamment et par de nombreux autres auteurs.

On pourrait enfin s'étonner de ne pas trouver chez *Welwitschia* un appareil racinaire plus développé et plus performant, tel que celui qui caractérise la plupart des plantes xérophytiques des habitats arides.

L'anatomie de la racine (MARTENS, 1977b ; BHATNAGAR & MOITRA, 1996) met en évidence une structure diarche¹¹ assez simple, formant rapidement deux massifs métaxylémiens importants. Ces derniers confirment la possibilité d'une efficace conduction des substances absorbées.

La tige

La tige adulte de *W. mirabilis* correspond à la structure classique d'un tronc court et massif, non ramifié et de type caudiciforme. Il est principalement souterrain et ne dépasse guère du sol que de quelques cm, parfois 1 m ou plus chez les très grands exemplaires (Fig. 5. et 6). Le sommet en forme de vasque concave, pouvant atteindre 1 m de diamètre, résulte d'une croissance obconique (en cône inversé) et se creuse habituellement d'une dépression cratériforme à marge ondulante, couverte d'écorce extérieurement.

¹¹ Le terme diarche désigne un organe (stèle ou racine) possédant deux faisceaux de bois et donc deux pôles ligneux.

Cette couronne se divise rapidement en deux lobes (couronne bilobée) qui s'écartent progressivement et produisent les feuilles ainsi que les structures reproductrices (strobiles) en périphérie. Pour MARTENS (1977), la croissance obconique de « cette plante plutôt handicapée » serait due à la disparition précoce du méristème terminal (après la production des deux feuilles). Elle formerait ainsi une tige typiquement acéphale (« lost its head ») où l'activité méristématique ultérieure serait prise en relais par l'apparition de méristèmes intercalaires marginaux et permanents (zone méristématique périphérique de la couronne).

Chez *W. mirabilis*, le système conducteur primaire, formé de vaisseaux libéro-ligneux, ne peut s'accroître continuellement en épaisseur, mais des faisceaux secondaires, produits par des cambiums successifs (non formés annuellement) apparaissent en dehors du cercle des faisceaux primaires.

Le xylème secondaire constituant le bois hétéroxylé caractéristique des Gnétophytes (seul exemple chez les Gymnospermes) comprend ici de larges vaisseaux (trachées) à perforations simples et des trachéides à section beaucoup plus étroite et à ponctuations aréolées réduites, ne comportant que des pores minuscules en forme de fente (CARLQUIST, 2012) (Fig. 7).

Pour cet auteur, la marge des pores serait minimale aussi bien dans les trachées que dans les trachéides qui, toutes deux, sont fort différentes de celles des Angiospermes et des Gymnospermes non Gnétales. Elles diffèrent également des structures conductrices observées chez *Ephedra* et *Gnetum*. Il s'agirait dès lors d'adaptations acquises indépendamment de tous les autres groupes, qui leur confèrent d'étranges similitudes avec le système conducteur des Angiospermes et leur apportent des avantages équivalents du point de vue de l'efficacité de la conduction.

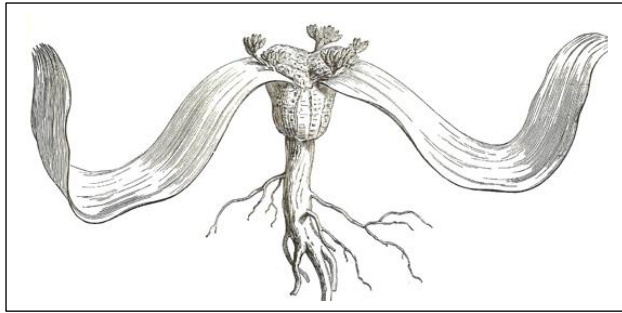


Fig. 6. – Schéma de la plante.
(d'après LE MAOUT & DECAISNE, 1868)

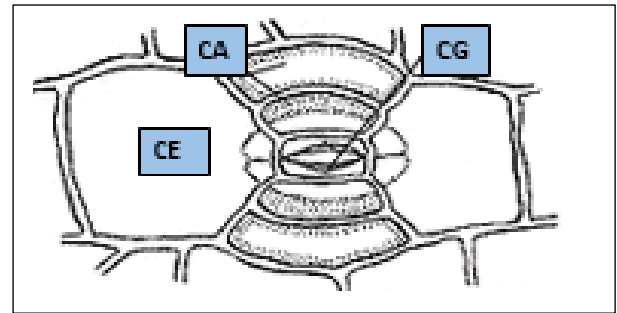


Fig. 8. – Schéma d'un stomate syndétocheilique (vue faciale)
(d'après LabX_Anthophytes, Glossopteris and others,
www.ucmp.berkeley.edu/IB181/VPL/Cup/Cup4.html)

CG : cellule de garde
CA : cellule annexe
CE : cellule épidermique

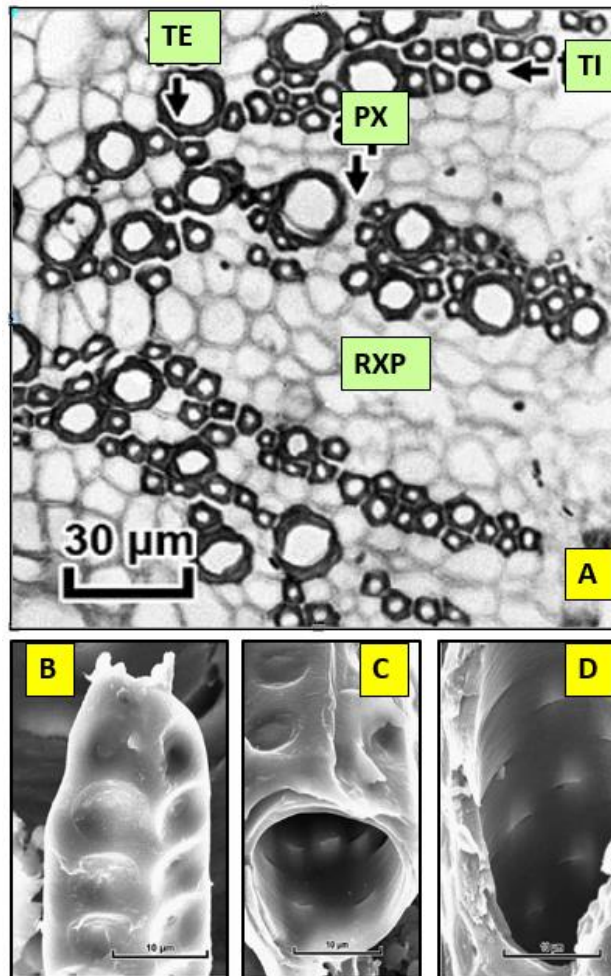


Fig. 7. – Le système conducteur de *Welwitschia mirabilis*
(d'après CARLQUIST, 2012, modifié)

A. Vue microscopique d'un secteur de bois hétéroxylé (xylème secondaire) mettant en évidence les différences de diamètre entre trachées (TE) et trachéides (TI), PX = parenchyme xylémien, RXP = rayon parenchymateux xylémien

B. Vue longitudinale (MEB) de l'extrémité d'une trachéide avec début de différenciation des ponctuations aréolées (en haut à droite)

C. Vue longitudinale (MEB) de l'extrémité d'une trachée (face externe) montrant la nature double de la paroi et une différenciation modérée des ponctuations (torus) arrondies et toujours munies d'une membrane centrale

D. Vue longitudinale (MEB) de l'extrémité d'une trachée (face interne) montrant les étroites perforations en forme de fentes sur la paroi interne

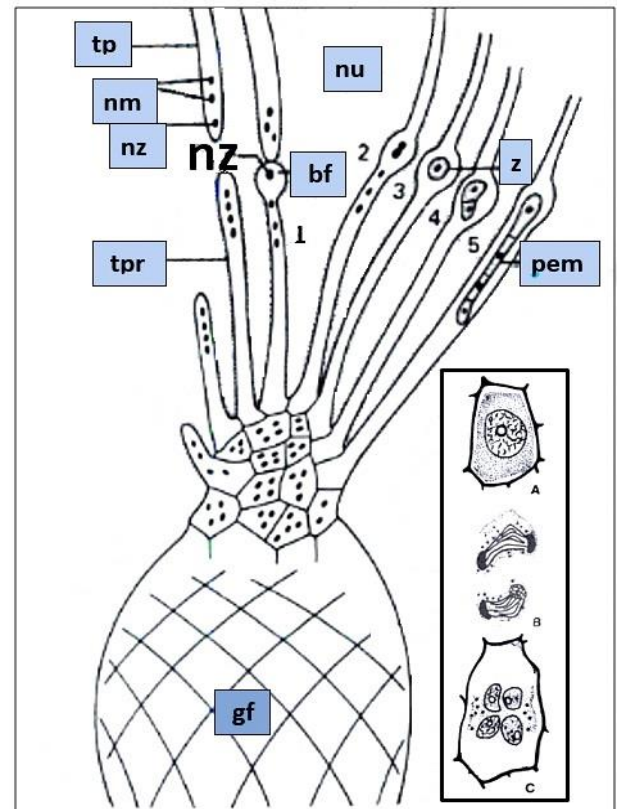


Fig. 9. – Stades de fertilisation et formation du proembryon de *W. mirabilis*
(d'après GIFFORD & FOSTER, 1989, modifié)

1 : Croissance des tubes prothalliques vers le haut au travers du nucelle et croissance des tubes polliniques vers le bas, contact dans les tissus du nucelle

2 : Union des noyaux dans le bulbe de fertilisation

3 : Formation du zygote

4 : Division du zygote et formation de paroi

5 : Croissance du proembryon dans le tube prothallique du gamétophyte femelle

gf = gamétophyte femelle, nu = nucelle, tpr = tube prothallique, tp = tube pollinique, nm = noyaux mâles, nt = noyau du tube pollinique, bf = bulbe de fertilisation, nz = noyau du zygote, z = zygote, pem = proembryon.

Encart : divisions du noyau de la mégaspore (d'après MARTENS, 1963, in BHATNAGAR & MOITRA, 1996)

A = cellule-mère de la mégaspore, B = idem en méiose, C = division réductionnelle et formation des parois.

Les feuilles

Les deux énormes feuilles opposées de *Welwitschia mirabilis* sont sans doute les caractéristiques les plus remarquables de cette plante extraordinaire (Fig. 5 et 6). Elles sont étalées sur le sol de part et d'autre de la couronne et sont constituées, à l'état adulte, d'un limbe isobilatéral, simple et persistant, entier et rubané, pouvant atteindre 2-6 (10) m de longueur et 1-2 m de largeur. Leur consistance coriace et cireuse, rappelant celle du cuir, en fait des feuilles typiquement scléromorphiques à cuticule épaisse, qui ne semblent pourtant pas parfaitement adaptées à l'habitat désertique. Elles ne possèdent en effet qu'une modeste capacité de stockage de l'eau (45 à 65 %) et leur très grande surface, soumise quotidiennement à l'échauffement par insolation directe, ne limite que très peu le processus d'évapotranspiration estimée à plus d'1 litre/jour.

Comparables aux feuilles de Monocotylédones, elles ont un réseau longitudinal de nervures parallèles (présentant des anastomoses) et sont amphistomatiques (à stomates sur les deux faces). Cette morphologie foliaire, aberrante au sein des Gymnospermes, distingue aussi *Welwitschia* des autres Gnétales.

Le méristème terminal de ces feuilles meurt rapidement (méristème perdu), causant ainsi l'arrêt de la croissance à l'apex : le limbe détruit se découpe alors en lanières longitudinales sous l'effet du vent, de la dessiccation ou d'autres interventions mécaniques. Mais l'activité continue d'un méristème basal intercalaire, situé sur la périphérie de la couronne du tronc, au point d'attache des feuilles, leur assure une croissance indéfinie qui se maintient durant toute la vie de la plante (HENSCHER & al., 2000). Celle-ci a été estimée à 0,35 (0,2 à 0,8) mm/jour, ce qui équivaldrait à 12,8 cm/an ou à une croissance cumulée d'environ 150 m en 1 000 ans.

L'anatomie foliaire met en évidence un épiderme uni-assisial (supérieur et inférieur) à cellules polygonales, dont la paroi péricleine externe est épaissie et cutinisée (RODIN, 1958). Selon GIFFORD & FOSTER (1989) et RUDALL & al. (2013), cette cuticule présenterait trois couches : une couche externe cutinisée non granulaire, une couche moyenne, épaissie, cutinisée et granulaire et une couche interne très épaisse, non granulaire et non cutinisée. Pour BECK (2010), la paroi péricleine externe contiendrait aussi des cristaux d'oxalate de calcium, qui minimiseraient le processus de transpiration cuticulaire.

Dans cette feuille, les stomates apparaissent fort nombreux. Leur densité est estimée à 150/mm², soit 22.000/cm². Ils sont relativement peu enfoncés dans des cryptes stomatiques, de type paracytiques à 1 ou 2 paires de cellules annexes¹² et comportent une grande chambre sous-stomatique. Comme chez la plupart des xérophytes

(ZIEGLER, 1987), on note une importante lignification des parois des cellules de garde et un amincissement de la cuticule, qui n'est pas présente au-dessus du pore central et ne pénètre donc pas dans la chambre aérifère.

Les stomates de *W. mirabilis* méritent une attention particulière car ils ont une portée significative dans la compréhension de l'évolution de la plante et dans l'établissement de sa position phylogénique au sein des Gnétales. Chez les Gymnospermes, les cellules de garde des stomates et les cellules annexes proviennent d'une cellule épidermique simple (FLORIN, 1931). Dans une catégorie primitive (*Ephedra*), cette formation du stomate résulte de la division d'une cellule épidermique et les cellules annexes sont considérées comme des cellules épidermiques non modifiées. D'un autre côté, *Welwitschia* et *Gnetum* formeraient une catégorie dérivée, séparée des *Ephedra*, où les cellules de garde et les cellules annexes proviendraient toutes d'une seule cellule épidermique simple. GIFFORD & FOSTER (1989), ainsi que RUDALL & al. (2013), y reconnaissent deux groupes distincts :

- les stomates haplocheiliques (monocycliques avec 2 cellules annexes et d'autres cellules issues de leurs divisions) provenant de la division d'une cellule-mère unique : on y range les Cycadales, les Ginkgoales et les Ephédrales
- les stomates syndétocheiliques¹³ (Fig. 8) où la cellule-mère se divise en trois de manière asymétrique ; la cellule médiane produit les 2 cellules de garde par division longitudinale et les 2 cellules latérales voisines produisent la couronne de cellules annexes, qui peuvent encore se diviser à leur tour (au moins l'une d'entre elles est une cellule mésogénique). Cette situation se rencontre chez *Welwitschia*, les Bennetitales et *Williamsoniella lignieri* (fossile) (FLORIN, 1934 ; RUDALL & al., 2013).

Les stomates sont habituellement considérés comme étant des ouvertures permettant des échanges gazeux chez les végétaux et non comme des pores permettant des échanges hydriques. Chez les xérophytes, ils sont fermés durant les heures chaudes de la journée pour éviter les pertes d'eau excessives et ouverts la nuit pour favoriser le déroulement des activités métaboliques. Bien qu'ils soient trop souvent cités comme responsables d'une part de l'alimentation en eau de *Welwitschia*, à partir de l'humidité relative des brouillards matinaux ou de la condensation sur les surfaces foliaires, HENSCHER & SEELY (2000), ainsi que BECK (2010), ne reconnaissent pas cette fonction stomatique ou la tempèrent fortement, en signalant qu'une diffusion passive demeure malgré tout très faible. Pour BORNMAN (1978) et VON WILLERT & al. (1982), leur présence et leur fonctionnement seraient bien plus importants que l'étroitesse du système conducteur pour confiner la transpiration de la plante à des niveaux très bas.

¹² Chez les Gnétales, les stomates sont de type anocytiques (entourés de cellules épidermiques sans morphologie particulière), et de type paracytiques (les cellules annexes sont parallèles aux cellules de garde).

¹³ Le terme syndétocheilique ne s'applique qu'aux stomates des Gnétales, et particulièrement, aux espèces fossiles.

L'histologie décrit aussi un mésophylle foliaire formé de deux types de tissus : le parenchyme palissadique, chlorophyllien et isolatéral, disposé en bandes longitudinales, et le parenchyme central lacuneux. Le parenchyme palissadique comprend habituellement 2 couches de cellules dans les jeunes feuilles, parfois 3-4 couches irrégulières dans les feuilles âgées (220 µm), leurs parois latérales sont épaissies. Le parenchyme central formé de cellules isodiamétriques à paroi mince est compact et non spongieux. Il diminue en importance et densité vers le centre de la feuille et peut comporter des sclérites ramifiés et cristallins (inclusions d'oxalate de calcium).

Enfin, on observe des faisceaux conducteurs bicollatéraux, parallèles et à fibres non lignifiées. Leur structure semble seulement primaire (RODIN, 1958) car la présence d'un cambium fasciculaire n'a pas été suffisamment démontrée. Ils sont entourés d'un tissu de transfusion qui peut se lignifier dans les feuilles adultes.

LES STROBILES ET LES « FLEURS »

Les strobiles de *W. mirabilis* sont des « inflorescences » unisexuées, groupées par 1-3 (5) sur les branches terminales d'un système dichasial ramifié¹⁴ (Fig. 6, Fig. 10A et B, Fig. 11A et E) en périphérie de la masse centrale du tronc de la plante. Petits et subquadrangulaires, ils comprennent de nombreuses structures reproductrices semblables à des « fleurs » (80 à 100 par strobile), sous-tendues par des bractées décussées et imbriquées. Quoique fort similaires, les strobiles mâles et les strobiles femelles présentent des différences de structure, qui seraient liées à des variations génétiques (DI SALVATORE & al., 2013) : les mâles petits (1-4 cm × 5-7 mm) et nombreux, rougeâtres ou verts, les femelles plus grands (3,5-8 cm × 2-4 cm), moins nombreux, rouge brique ou vert foncé.

À l'intérieur des strobiles, les « fleurs » sous-tendues par des bractées externes, comprennent deux bractées transversales carénées, libres et externes, de 1-3 (5) mm (souvent absentes chez la « fleur » femelle) et deux bractées internes (antérieure et postérieure), largement obovales, confluentes et connées dès leur formation. Ces deux paires de bractées opposées-décussées, enveloppant le centre de la « fleur » (Fig. 10E, Fig. 11C) ont été interprétées comme une sorte de « périanthe » ou de « pseudanthium » (GIFFORD & FOSTER, 1989).

La « fleur » mâle est particulièrement significative dans l'établissement de la phylogénie des Gnétales. Elle comprend un anthérophore cupuliforme qui se divise en 6 microsporangiophores soudés à la base, nourris par leur propre faisceau vasculaire (Fig. 10G) et disposés en un verticille : ce sont les synangiophores portant un

synangium¹⁵ (GIFFORD & FOSTER, 1989) en position terminale (Fig. 10C, D, F et G). Les ouvertures en forme de fente de ces synangia (Fig. 10F) permettent la libération d'un pollen ellipsoïde, polypliqué et monoaperturé (Fig. 10I) avec sulcus distal distinct, assurant le passage du gamétophyte mâle au stade germinatif¹⁶ (RYDIN & FRIIS, 2005).

Cette « fleur » mâle comporte encore en son centre un ovule avorté non fonctionnel, possédant un tégument simple (= rudiment d'une « fleur » femelle), qui s'allonge vers le haut en un tubule prenant à son extrémité la forme d'un disque en entonnoir (= tube micropylaire ressemblant à un stigmate) (Fig. 11C, D et F). Il semble donc que l'organe femelle ait quasi complètement régressé dans cette « fleur », la laissant unisexuée par avortement (GIFFORD & FOSTER, 1989).

Différentes interprétations ont été proposées pour expliquer la structure de la « fleur » mâle de *Welwitschia*. La plus largement acceptée (MARTENS, 1971 ; HUFFORD, 1996) est celle qui consiste à voir dans l'anthérophore (semblable à celui d'*Ephedra*) l'existence de deux sporangiophores pennés et fusionnés, portant chacun trois synangia pédonculés en position terminale. Ils sont effectivement issus de deux primordia distincts entourant l'apex terminal (Fig. 10H) et poursuivent la phyllotaxie décussée de la « fleur ». Cette situation paraît bien différente des conceptions anciennes évoquées par HOOKER (1863), LIGNIER & TISON (1911) et CHURCH (1914) et de celles qui se rencontrent chez les autres Gymnospermes.

Pour MARTENS (1971), DOYLE (1996) et PRICE (1996), la morphologie et la morphogenèse de l'anthérophore et des synangia terminaux (synangiophores simples) de cette « fleur » seraient sans doute l'élément le plus critique et le plus important à considérer dans la position phylogénétique des Gnétales. Ces structures originales de Gymnospermes distinguent en effet cet ordre de l'ensemble des Coniférophytes, qui n'ont jamais de synangia terminaux¹⁷, mais le rapprochent par contre des Angiospermes où l'anthère des étamines (sporangiophores simples également) a finalement adopté aussi une position vraiment terminale.

¹⁵ Synangium : groupe triloculaire de sporanges fusionnés produisant des spores. Cet organe présent chez les Gnétales, les Psilophytes et les Marattiaceae est une structure parfois assimilée erronément à une « anthère à trois loges, s'ouvrant par trois pores terminaux ». La moitié d'une anthère normale est morphologiquement très différente d'un vrai synangium.

¹⁶ Au sein des Gnétales, le pollen d'*Ephedra* n'est pas aperturé.

¹⁷ Les Cordaitales, conifères du Paléozoïque, semblent pourtant posséder des cônes mâles munis de sporangiophores à synangia terminaux, similaires à ceux des Gnétales.

¹⁴ Le terme dichasial désigne un système sympodial de ramification en cyme bipare, comportant des branches opposées.

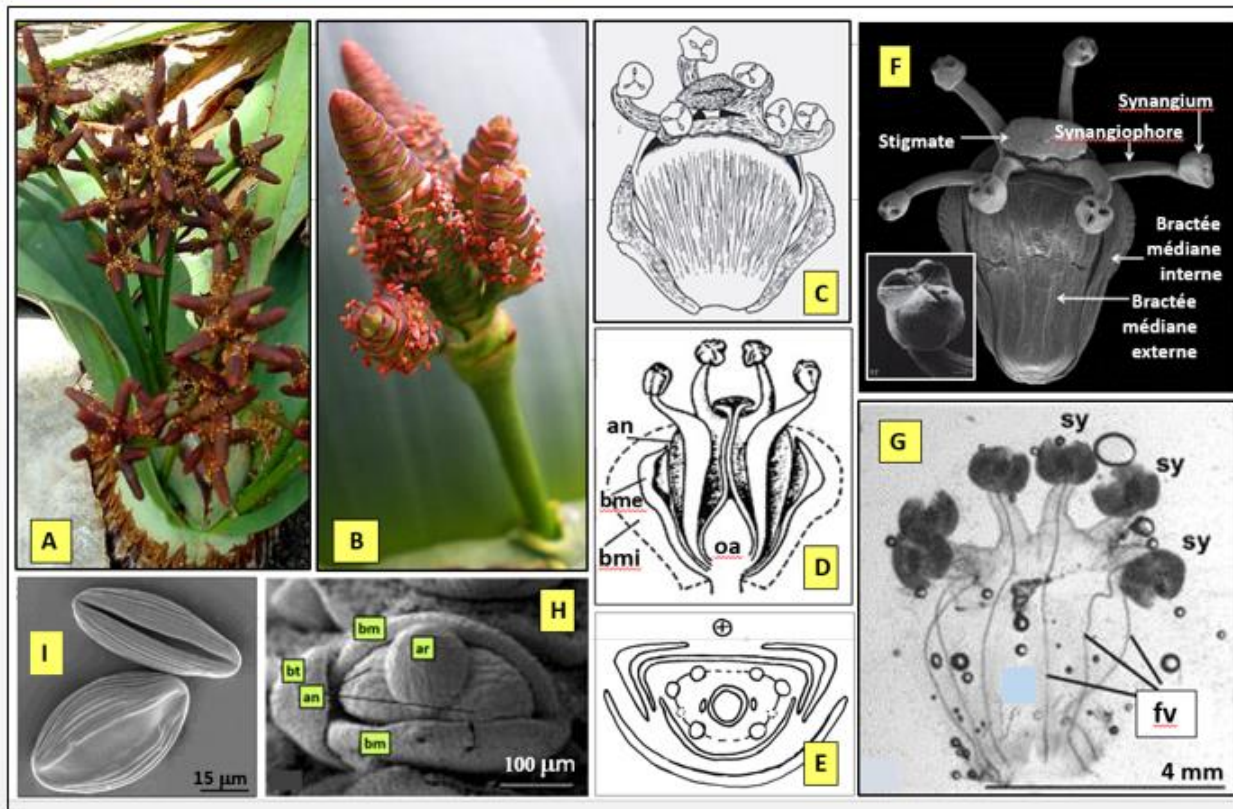


Fig.10. – Strobile et ‘fleur’ mâles de *Welwitschia mirabilis*.

- A. Groupe dichasial de strobiles mâles
(d’après LOHMUELLER, 2004 :
http://www.flohmueeller.de/botanic/Gymnospermae/Welwitschia/im_we012.htm)
- B. Détails de strobiles mâles (Photo : KLEIN, 2011 :
https://fr.wikipedia.org/wiki/Welwitschia_mirabilis#/media/File:Welwitschia_mirabilis_-_Fleur_mâle.JPG)
- C. Schéma général d’une « fleur » mâle
(d’après MARTENS, 1961b in BHATNAGAR & MOITRA, 1996)
- D. Schéma d’une « fleur » mâle en coupe longitudinale
an = anthérophore, oa = ovule avorté, bme = bractée médiane externe, bmi = bractée médiane interne
(d’après CHURCH, 1914, modifié)
- E. Diagramme floral de la « fleur » mâle
(d’après GRIENSTEILD, 2006 : unjardinblancoise.vraiforum.com/t4550-une-petite-piece.htm)
- F. Détails de la « fleur » mâle (MEB)
(d’après DÖRKEN & STEINECKE, 2013, in *Der Palmengarten* 77/1, Frankfurt am Main, p.68, Abb. 6, modifié)
- G. “Fleur” mâle éclaircie (MEB) avec synangia terminaux (sy) et faisceaux vasculaires (fv) (d’après MUNDY & STÜTZEL, 2004, modifié)
- H. Moitié d’un apex méristématique reproducteur (ar) de « fleur » mâle (MEB) avec bractée transversale (bt) et bractées médianes (bm)
(d’après MUNDY & STÜTZEL, 2004, modifié)
- I. Pollen monoaperturé de *Welwitschia mirabilis* (MEB) avec sulcus distal
(d’après RYDIN & FRIIS, 2005)

(MEB = microscopie électronique à balayage)

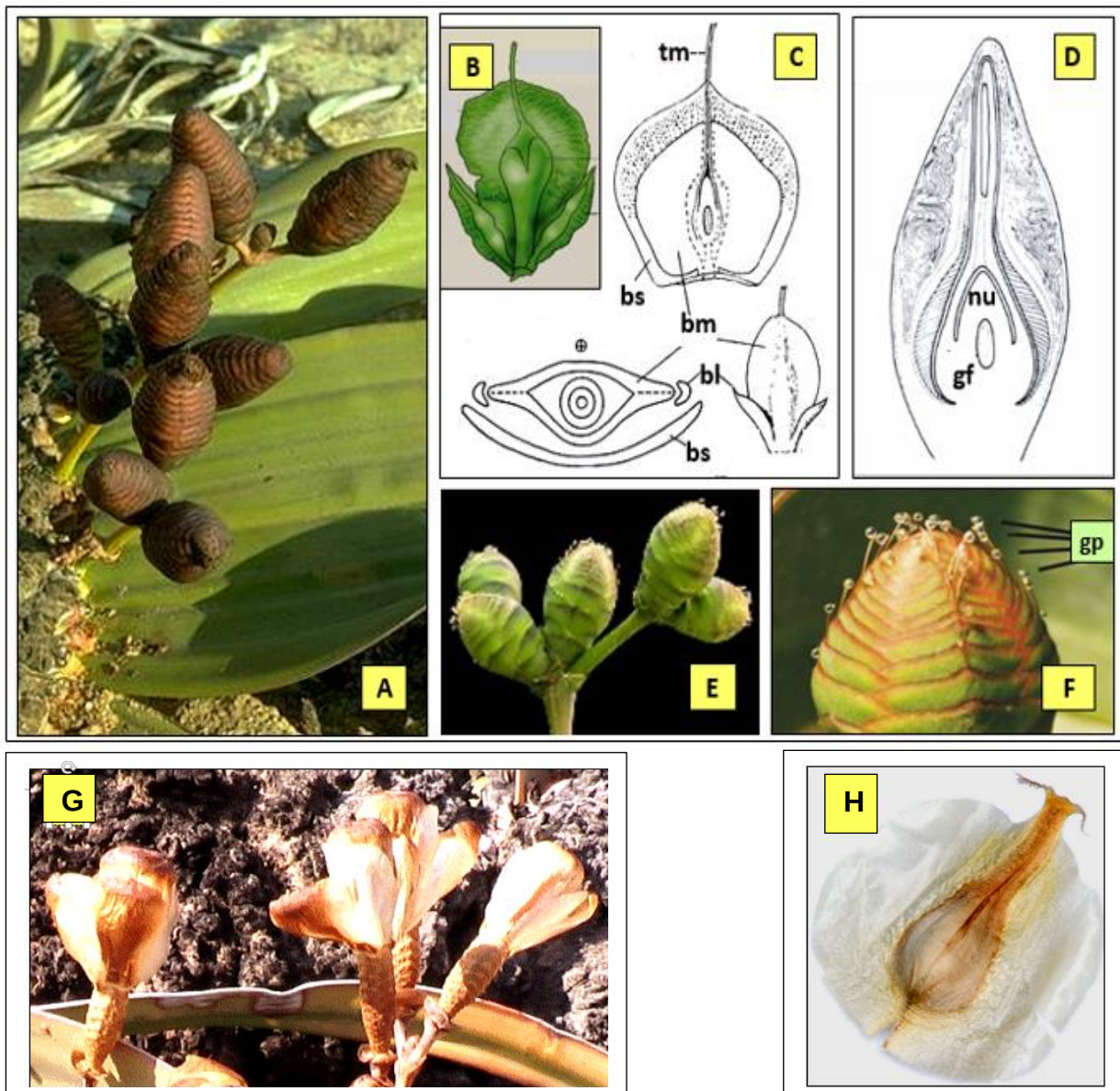


Fig. 11.- Strobile et « fleur » femelles de *Welwitschia mirabilis*

- A. Groupe dichasial de strobiles femelles
(d'après photo Cristina ESPADA MATEOS (2010), modifié, en.wikipedia.org/wiki/welwitschia)
- B. Schéma d'une « fleur » femelle avec bractées (d'après MARTENS (1961) in FAVRE-DUCHARTRE, Gnétophytes, Encyclopaedia Universalis)
- C. Diagramme floral d'une « fleur » femelle, jeune « fleur » femelle et « fleur » femelle adulte, (d'après MARTENS (1975) in WATSON & DALLWITZ (2008), delta-intkey.com/gymno/www/welwitsc.htm)
bs = bractée sous-tendante, bl = bractées latérales, bm = bractées médianes, tm = tube micropylaire
- D. Schéma d'une « fleur » femelle en coupe longitudinale avec nucelle (nu) et gamétophyte femelle (gf), (d'après MARTENS, 1975, in BHATNAGAR & MOITRA, 1996)
- E. Strobiles femelles avec tubes micropylaires, (d'après photo Barry RICE 2013, http://www.eoearth.org/files/192701_192800/192787/welwitschiafemaleconesbarryrice.jpg)
- F. Détail de strobile femelle avec tubes micropylaires et gouttelettes de pollinisation (d'après FROHLICH & CHASE, 2007)
- G. Strobiles femelles portant des graines ailées, (d'après WETSCHNIG & DEPISH, 1999, modifié, in Banque de photos SVT, Académie de Lyon)
- H. Graine de *Welwitschia mirabilis*, d'après fr.wikipedia.org/wiki/welwitschia mirabilis

MUNDRY & STÜTZEL (2004) ont poursuivi le raisonnement sur les structures divergentes des sporangiophores de l'ancêtre présumé des Gnétales et de ceux des autres Gymnospermes. Pour ces auteurs, l'anthérophore de la « fleur » mâle serait une probable condensation de cônes mâles composés, dont chacune des moitiés serait équivalente à un cône mâle latéral avec apex réduit. Ce dernier aurait perdu son pédoncule, une paire de bractées et sa bractée sous-tendante. La persistance au centre d'un ovule stérile en position terminale correspondrait à une « fleur » femelle réduite ou à une sorte de cône femelle entouré de deux massifs homologues aux bractées latérales d'un éventuel ovule fertile.

La « fleur » mâle ancestrale des Gnétales (*Welwitschia* et *Ephedra*) représenterait dès lors une inflorescence (cône composé) hermaphrodite profondément modifiée, comprenant des cônes mâles latéraux, formés de sporangiophores simples, et un cône femelle relictuel n'ayant plus qu'un ovule stérile. Cette version finale appelle incontestablement des compléments d'information.

La constitution de la « fleur » femelle paraît beaucoup plus simple (GIFFORD & FOSTER, 1989) : les deux bractées latérales carénées, très petites et non soudées, sont souvent absentes chez *Welwitschia*, les deux bractées médianes (8 mm), antérieure et postérieure, sont persistantes, allongées dans le plan de la bractée sous-tendante, et soudées dès leur formation (= « périanthe »). Ces dernières se développent ultérieurement en ailes fibreuses remarquables (voir structure de la graine) (Fig. 11B et C).

Le centre est occupé par un ovule fonctionnel, quoique rudimentaire (4 mm), comprenant un nucelle à sommet érodé et un tégument simple et mince (= crassinucelle). Il contient éventuellement les tubes du sac embryonnaire, avec les noyaux de l'œuf (archégones non formées) (Fig. 11C et D). Le tégument interne s'allonge vers le haut pour former un tube micropylaire produisant une gouttelette de pollinisation. À maturité, ces structures sortent de la « fleur » et sont visibles à l'extérieur du strobile (Fig. 11C, E et F).

LA FÉCONDATION

La « double fécondation » évoquée précédemment était un argument important de l'hypothèse des Anthophytes, qui tentait d'expliquer le rapprochement des caractéristiques de la « fleur » de *Welwitschia* et de celle des autres Gnétaphytes à la fleur des Angiospermes.

De nombreux auteurs, dont MARTENS (1963a), GIFFORD & FOSTER (1989) et BHATNAGAR & MOITRA (1996), n'ont pas validé cette proposition en précisant de manière beaucoup plus fiable le processus de fécondation. L'existence d'une réelle double fécondation par siphonogamie¹⁸ n'est effectivement connue que chez les

Angiospermes. Elle consiste en une double fusion nucléaire (caryogamie) entre :

- un noyau gamète mâle (anthérozoïde non mobile) (l'un des noyaux reproducteurs produit par la division méiotique de la cellule générative du tube pollinique) avec un noyau gamète femelle de l'oosphère (le noyau de base du sac embryonnaire, au sein du nucelle et de l'ovule). Cette union produit un zygote diploïde (zygote principal) qui, après division, donnera une cellule terminale initiant l'embryon et une cellule basale initiant le suspenseur.
- un autre noyau gamète mâle (anthérozoïde non mobile) (l'autre noyau reproducteur de la cellule générative du tube pollinique) avec les deux noyaux polaires de l'oosphère (les deux noyaux centraux du sac embryonnaire qui vont fusionner). Cette union produit un deuxième zygote triploïde (zygote accessoire), non fonctionnel, produisant l'albumen, avant la première fécondation, le tissu nourricier caractéristique de l'embryon et de la graine des Angiospermes. Ce second noyau du gamétophyte mâle disparaît chez les Gymnospermes, où il n'y a pas formation d'albumen.

Les Angiospermes constituent le groupe de plantes où le stade gamétophytique est le plus réduit. Le gamétophyte mâle (prothalle) ne comprend que deux cellules : la cellule générative spermatogène, avec ses deux noyaux reproducteurs, et la cellule végétative donnant naissance au tube pollinique. Le gamétophyte femelle (prothalle) est également fort réduit : le sac embryonnaire du nucelle, à sept cellules, comprend les deux polaires centrales, l'oosphère et les deux synergides basales (qui vont dégénérer), ainsi que les trois antipodes. On notera également l'absence totale d'archégones.

Chez les Gymnospermes, la fécondation par siphonogamie paraît quelque peu différente. Les stades gamétophytiques y sont nettement plus présents. Le gamétophyte mâle, composé de quatre cellules, comprend deux cellules prothalliennes éphémères qui dégèrent rapidement, une cellule végétative produisant le tube pollinique et une cellule reproductrice ou générative (cellule initiale de l'anthéridie) produisant par méiose deux noyaux gamètes mâles (les anthérozoïdes) et deux noyaux stériles qui dégèrent.

Dans le sac embryonnaire du nucelle, le gamète femelle multicellulaire produit par méiose quatre cellules, dont une seule, beaucoup plus grande, demeure fonctionnelle (la mégaspore haploïde). Elle germe en un prothalle interne non chlorophyllien, qui prolifère et se différencie en endosperme, le tissu nourricier haploïde caractéristique des gymnospermes. L'année suivante, cet endosperme formera deux ou trois archégones simplifiés, contenant chacune une oosphère. Comme précédemment, la fusion d'un noyau gamète mâle du pollen avec le gamète femelle

¹⁸ La siphonogamie est un mode de fécondation dans lequel les gamètes mâles immobiles (anthérozoïdes) sont conduits par un canal cytoplasmique (tube pollinique) jusqu'au voisinage des

gamètes femelles. Ce processus est acquis dans l'arbre phylogénétique depuis l'apparition des Coniférales.

de l'oosphère, au sein de l'archégone, produit un zygote diploïde, qui se cloisonne au sein de l'endosperme (prothalle femelle). La double fécondation intraarchégoniale (plasmogamie) entre tube pollinique et oosphère et double caryogamie entre noyaux spermiques et oosphère apparaît donc chez les Gymnospermes, notamment dans le groupe des Gnétales, mais aussi chez plusieurs conifères (*Thuja*, *Pseudotsuga*, *Abies*).

La fécondation de plusieurs oosphères est possible au niveau de l'endosperme. Plusieurs zygotes y sont donc formés et pourraient produire plusieurs embryons (polyembryonie), mais un seul persiste habituellement dans l'ovule.

Chez les Gnétophytes, les deux noyaux gamètes mâles sont actifs et peuvent féconder une oosphère par fusion avec les noyaux gamètes femelles les plus proches. Ils formeraient ainsi deux zygotes, mais un seul se développerait, l'autre avortant par manque de réserves disponibles.

MARTENS (1963a) définit une distinction supplémentaire dans ce groupe, puisque le sac embryonnaire de *Welwitschia* et *Gnetum* est tétrasporique et de structure coenocytique (sans formation de tétrade), avec absence d'archégones, alors que celui d'*Ephedra* est monosporique et présente des archégones.

La mégasporogénèse de la cellule-mère unique du nucelle dans le taxon apomorphique *W. mirabilis* produit, après méiose, quatre mégaspores non séparées (structure coenocytique) (Fig. 9 – Encart) qui subissent de nombreuses divisions synchrones, fournissant un grand nombre de noyaux (250 à 1000). GIFFORD & FOSTER (1989) décrivent ensuite chez *Welwitschia* et *Gnetum* un fait unique, sans précédent chez les Angiospermes et les autres Gymnospermes : la formation dans la zone micropylaire de tubes gamétophytiques (ou tubes prothalliques) qui s'accroissent vers le haut au travers du nucelle (Fig. 9 – Stade 1) et vont à la rencontre des tubes polliniques (Fig. 9 – Stade 2). La fécondation se produira dans le bulbe de fertilisation, ainsi que la formation du zygote (Fig. 9 – Stade 3). Les auteurs de cette précision, ainsi que FAVRE-DUCHARTRE (in Encyclopedia Universalis, consulté 25.02.2015) n'ont pu déterminer avec précision le moment exact de cette « double fécondation » différente de celle des Angiospermes. Elle apparaît donc perdue chez *Welwitschia*.

Tous les noyaux présents dans le bulbe de fertilisation peuvent être fécondés, de sorte que deux zygotes, et donc deux embryons peuvent se former (polyembryonie). L'un avortera et l'autre donnera par division les deux premières cellules du proembryon : la cellule embryonnaire du suspenseur et la cellule proembryonnaire réelle (Fig. 9 – Stade 4). La cellule proembryonnaire poursuit ensuite sa croissance vers le bas dans le tube gamétophytique femelle (Fig. 9 – Stade 5). Lorsqu'il est formé et viable, l'embryon de *Welwitschia* prolifère en de nombreux tubes ramifiés à cellules uninucléées produisant d'importants massifs cellulaires à l'extrémité. Suite à la persistance des

bractées soudées de la « fleur » femelle, cet embryon est enfermé dans un disque ailé papyriforme (Fig. 11 B et C).

Contrairement à la plupart des Gymnospermes possédant un pollen à ballonnets, la pollinisation anémophile ne semble pas être très efficace chez *Welwitschia*. Pour la plupart des auteurs, elle serait surtout de type entomophile en raison de l'attractivité pour les insectes du nectar produit par la « fleur » femelle et des gouttelettes micropylaires de pollinisation qui sont renouvelées chaque jour (Fig. 11 E et F).

L'intervenant le plus cité est *Probergrothius* (= *Odontopus*) *sexpunctatus* (Fig. 12), un Hétéroptère *Pyrrhocoridae* rouge-orangé, présent sur les strobiles femelles, durant la période de floraison. Mais l'action pollinisatrice de cet insecte a été mise en doute par WETSCHNIG & DEPISH (1999) qui signalent d'autres insectes dont le Diptère *Wohlfahrtia pachytyli*.



Fig. 12. – *Probergrothius sexpunctatus* [Hétéroptère].
(source : http://en.wikipedia.org/wiki/Probergrothius#/media/File:Odontopus_sexpunctatusII.jpg)

LA GRAINE, L'EMBRYON ET LA PLANTULE

Les graines de *Welwitschia* sont produites en grand nombre par les strobiles femelles de la plante qui connaît un cycle reproductif très long, étalé sur 9-10 mois (WETSCHNIG & DEPISH, 1999) (Fig. 11G). La plupart sont vides mais la vitalité des graines plaines peut se maintenir durant de nombreuses années, bien qu'elles soient fréquemment contaminées par *Aspergillus niger*, probablement propagé par les piqûres de *Probergrothius sexpunctatus*. Elles sont blanc-crème avec tubule (Fig. 11H) et entourées d'une aile fibreuse, papyriforme et hygroscopique (36 × 25 mm), résultant de la persistance des bractées soudées de la « fleur » femelle, autour de l'embryon (Fig. 11B et C). Elles sont normalement dispersées par le vent et se développent en 3 semaines.

L'embryon, petit et axile, comportant les deux apex terminaux (tige et racine) est enrobé d'un tissu nutritif, riche en protéines et en lipides, qui produit un long

suspenseur enroulé, assurant l'alimentation durant la germination.



Fig. 13. — Plantule de 6 mois. (d'après WETSCHNIG & DEPISH, 1999 <http://3bp.blogspot.com>)

Les deux cotylédons (25-35 mm), munis de bourgeons cotylédonaux à leur aisselle, apparaissent rapidement. Après 4 mois, les deux feuilles permanentes se forment perpendiculairement à ceux-ci (Fig. 13) (PEARSON, 1929 ; MARTENS, 1971 ; WETSCHNIG & DEPISH, 1999) et continuent à croître durant toute la vie de la plante. Ces cotylédons peuvent demeurer photosynthétisants durant un an et demi. Le méristème apical de la tige meurt après la production de ces deux premières feuilles, dont la croissance ultérieure est assurée par le fonctionnement du méristème basal intercalaire (HENSCHER & al., 2000).

MÉTABOLISME

Les questions relatives au métabolisme photosynthétique de *Welwitschia mirabilis* posent un problème d'interprétation car les propositions formulées sont le plus souvent contradictoires ou conjecturales (VON WILLERT & al., 1983, 1984, 1985). S'agit-il d'une plante à métabolisme CAM (Crassulacean Acid Metabolism)¹⁹, d'une plante en C3 (photosynthèse normale) ou d'une plante pratiquant les deux à la fois ?

Les tenants du métabolisme CAM (BORNMAN, 1978 ; GIFFORD & FOSTER, 1989 ; STERN, 1997) expliquent le phénomène par l'ouverture nocturne des stomates (air frais, durant les heures froides et obscures de la journée) et leur fermeture durant l'héméropériode. L'absorption de CO₂ se ferait donc la nuit pour se combiner au PEP (phosphoénol pyruvate) et former des acides organiques en C4 (acide malique, acide isocitrique), stockés dans les cellules photosynthétiques du mésophylle foliaire et

subissant ultérieurement des fluctuations diurnes de concentration.

Durant les heures chaudes de la journée, quand les stomates sont fermés, ces acides en C4 se brisent en libérant leur CO₂, qui intervient dans les réactions sombres du cycle de Calvin (dans le stroma des chloroplastes). Il est ensuite converti en glucose à travers une série de réactions complexes, utilisant l'ATP (adénosine triphosphate) et le NADPH₂ (nicotinamide adénine dinucléotide phosphate), deux composés qui sont synthétisés dans les grana des chloroplastes, durant les réactions claires de la journée. La plante serait ainsi capable de maintenir un métabolisme photosynthétique actif durant le jour, quand les stomates sont fermés, par l'apport inverse de CO₂ stocké durant les heures sombres.

Pour DITTRICH & HUBER (1975), ce serait le seul Gymnosperme à posséder le système enzymatique nécessaire pour effectuer une telle photosynthèse. Il lui faudrait cependant une capacité marquée de pouvoir stocker l'eau par succulence, comme le font la plupart des plantes CAM des régions arides. Pour les tenants d'une photosynthèse normale en C3 (ELLER & al., 1983 ; HENSCHER & SEELY, 2000), les critères utilisés pour la fixation du CO₂ sont l'existence d'échanges gazeux diurnes, d'un contenu élevé en malate et citrate qui ne subit pas de fluctuations journalières et d'une bonne irrigation qui n'altère pas le rejet constant durant la nuit. Le CO₂ fixé dans les chloroplastes est ensuite transformé en sucre.

Ceci ne semble exister pour *Welwitschia mirabilis* que dans la partie nord-est de son aire de répartition, où le climat désertique est plus modéré. En effet, lorsque ce métabolisme C3 se manifeste dans des conditions arides, les jeunes feuilles montrent deux pics d'absorption de CO₂, alors que les vieilles n'ont qu'un seul pic matinal. De plus, l'incorporation de ¹⁴CO₂ paraît bien meilleure la nuit que le jour et le contenu en proline de la plante met en évidence un stress hydrique sévère, qui se traduit par une forte transpiration, dissipant 12% de l'énergie absorbée (bilan énergétique). *Welwitschia mirabilis* apparaît en définitive comme une plante CAM typique lorsqu'elle pousse dans des conditions désertiques (fluctuations diurnes des acides en C4), mais aussi comme une plante CAM facultative, qui utilise un métabolisme en C3, lorsqu'elle est soumise à des conditions plus tempérées (températures journalières élevées et basses températures nocturnes), comme dans le désert du Namib.

NÉOTÉNIE

Selon quelques opinions anciennes (SYKES, 1910 ; PEARSON, 1929 ; TAKHTAJAN, 1954), *Welwitschia mirabilis* serait l'un des rares végétaux à caractère néoténique non provoqué²⁰ possédant des organes sexuels

¹⁹ L'avantage de la photosynthèse CAM observée chez les plantes succulentes des régions arides consiste à maintenir les stomates fermés durant les heures chaudes de la journée, réduisant ainsi les pertes d'eau par transpiration.

²⁰ La néoténie se définit comme étant la persistance de caractères juvéniles ou larvaires dans un état adulte reproducteur et sexuel. Le phénomène se rencontre surtout chez les insectes et les amphibiens. L'exemple le plus connu est celui de l'axolotl, un batracien parfois dépigmenté des lacs d'altitude du Mexique.

fonctionnels se développant sur une plante végétativement non adulte. Même si BOWER (1881) avait démontré que la plantule ne persistait pas dans un état embryonnaire et que les deux feuilles persistantes étaient produites après les cotylédons, les auteurs précédents ont confirmé leur interprétation (parfois peu convaincante) d'« une plantule arrêtée dans son développement ».

MARTENS (1977), après 20 ans d'études, n'a pas soutenu ces opinions, déclarant qu'elles étaient « tout à fait incorrectes ». Il avait en effet démontré auparavant que le méristème apical de la plante, après avoir produit la première paire de primordia foliaires (les cotylédons à croissance limitée), donne naissance à une seconde paire de « corps écailleux » à croissance durable, mais définie, qui ont été erronément interprétés comme bourgeons axillaires des cotylédons (MARTENS, 1964). Vient seulement ensuite le troisième verticille des deux feuilles persistantes, aberrantes par leur gigantisme, et certes modifiées, qui se développent en hauteur, largeur et épaisseur, durant une longue période. Ce développement résulte du fonctionnement ininterrompu du méristème basal intercalaire, qui assure également la croissance en diamètre de l'hypocotyle. Il faut donc admettre la production d'au moins trois verticilles foliaires par l'apex méristématique de l'axe primaire.

Un autre argument souvent négligé doit être pris en compte : la formation bien plus tardive (45 ans) des branches fertiles de *Welwitschia* qui proviennent de bourgeons axillaires (les bourgeons « adventifs », jamais axillaires, des feuilles persistantes, sensu BOWER). Leur sexualisation par déterminisme hormonal (production de

branches fertiles et strobiles) a pour conséquence une perte totale de l'activité végétative.

Elles ont aussi des verticilles de feuilles écailleuses en nombre égal à celui des entrenœuds et des branches secondaires du système dichasial. Il se produit dès lors dans la plante une succession de deux phases séparées par un long espace de temps : une croissance primaire axiale et la formation ultérieure de branches fertiles. La plante adulte et fertile produit en conséquence un nombre indéfini de feuilles qui sont additionnelles par rapport aux trois verticilles de l'axe primaire. Ceci s'oppose manifestement à la théorie néoténique.

L'opposition à la persistance de conditions juvéniles s'explique aussi par l'arrêt précoce de la croissance axiale végétative. Cet événement remarquable, qui n'est toutefois pas exceptionnel dans le règne végétal, provient de la destruction non expliquée du méristème apical de la tige, après la formation des trois verticilles de primordia. Il est compensé chez *Welwitschia mirabilis* par le développement des autres parties de la plante (racines, hypocotyle, épicotyle p.p., feuilles, bourgeons ultérieurs) et par une activité compensatoire de transfert dans un autre tissu : le méristème intercalaire de la base des feuilles. Où sont alors les caractères juvéniles attribués à l'adulte ?

On reconnaît bien ici la plante étonnante du désert du Namib, « la plante handicapée » de Martens, celle « qui a perdu sa tête », celle « qui ne peut rien faire comme les autres », celle, enfin, sur qui il y avait tant de choses à dire !

Bibliographie

- ARBER & PARKIN J., 1908. – Studies on the evolution of angiosperms. The relationship of the angiosperms to the gnetales. *Ann. Bot.*, 22 : 489-515.
- BECK C.B., 2010. – An introduction to plant structure and development. Plant anatomy for the Twenty-First Century, 2nd ed. Cambridge University Press <https://books.google.be/books?isbn=1139486365>, consulté le 8 mars 2015.
- BHATNAGAR S.P. & MOITRA A., 1996. – Ch. 16 *Welwitschiales*, p. 373-388. In *Gymnosperms*. New Age International Limited, Publishers. <https://books.google.be/books?isbn=8122407927>, consulté le 8 mars 2015.
- BORNMAN C.H., 1972. – *Welwitschia mirabilis* : Paradox of the Namib Desert. *Endeavour*, 31 (113) : 95-99
- BORNMAN C.H., 1978. – *Welwitschia* : Paradox of a parched paradise. Cape Town, South Africa : C. Struik-Timmins, 71 p.
- BORNMAN C.H., ELSWORTHY J.A., BUTLER V. & BOTHA C.E.J., 1972. – *Welwitschia mirabilis* : observations on general habit, seed, seedlings and leaf characteristics. *Madoqua*, ser. 2, 1 : 53-66..
- BOWE L.M., COAT G. & DE PAMPHILIS C.W., 2000. – Phylogeny of seed plants based on all three genomic compartments : Extant gymnosperms are monophyletic and gnetales' closest relatives are conifers. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 97 : 4092-4097.
- BOWER F.O., 1881. – On the further development of *Welwitschia mirabilis*. *Quarterly Journal of microscopical research*, 21 : 571-594.
- BURLEIGH J.G. & MATHEWS S., 2004. – Phylogenetic signal in nucleotide data from seed plants : Implications for resolving the seed plant tree of life. *Amer. Journ. Bot.*, 91 (10) : 1599-1613.
- CARLQUIST S., 2012. – Wood anatomy of gnetales in a functional, ecological and evolutionary context. *Aliso : a Journal of systematic and evolutionary botany*, 30 (1) : 33-47.
- CHAW S.-M., PARKINSON C.L., CHENG Y., VINCENT T.M. & PALMER J.D., 2000. – Seed plant phylogeny inferred from all three genomes : monophyly of extant gymnosperms and origin of gnetales from conifers. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 97 (8) : 4086-4091.
- CHEN HOU YOU, 2014. – Proteomics and phylogenetics of the gnetales. Licentiate thesis, Stockholm University, Dept. of ecology, environment and plant sciences, 22 p. www.diva-portal.org/smash/get.
- CHURCH A.H., 1914. – On the floral mechanism of *Welwitschia mirabilis* (Hooker). *Philos. Trans. R. Soc. London*, B205 : 115-151.
- COOPER-DRIVER G.A., 1994. – *Welwitschia mirabilis* – a dream come true. *Arnoldia*, 54 (2) : 2-10.
- CORNET B., 1996. – A new gnetophyte from the late Carnian (late Triassic) of Texas and its bearing on the origin of angiosperm carpel and stamen. In *Flowering plant origin*.

- Evolution and phylogeny. Talor D.H. & Hickey L.J. (eds) – Chapman & Hall, ch. 3 : 32-67.
- CRANE P.R. & HULT C.D., 1988. – Welwitschia the wonderful : life as a survivor in the desert of southwestern Africa. *Field Museum of Natural History Bulletin*, 59 : 22-29.
- DILCHER D.L., BERNARDES DE OLIVEIRA M.E., PONS D. & LOTT T.A., 2005. – Welwitschiaceae from the Lower Cretaceous of northeastern Brazil. *Amer. Journ. Bot.*, 92 (8) : 1294-1310.
- DI SALVATORE M., GARAFÀ A.M. & CARRATU G., 2013. – Growth and reproductive phenology of *Welwitschia mirabilis* Hook.f. *The open Plant Science Journal*, 7 : 39-46.
- DITTRICH P. & HUBER W., 1975. – Carbon dioxide metabolism in members of Chlamydospermae. In M. AVRON (ed.), *Proc. Third Intl. Congress of Photosynthesis*, 3rd, 1974, vol. 2 : 1573-1578. Elsevier, Amsterdam.
- DÖRKEN V.M. & STEINECKE H., 2013. – *Welwitschia mirabilis* in Palmengarten. *Palmengarten*, 77 (1) : 64-71. www.researchgate.net/.../54c394e30cf256ed5a91de2..., consulté le 8 mars 2015.
- DOYLE J.A., 1996. – Seed plant phylogeny and the relationships of Gnetales. *Int. J. Plant Sci.*, 157 : S3-S39.
- ELLER B.M., VON WILLERT D.J., BRINKMANN E. & BAASCH R., 1983. – Ecophysiological studies on *Welwitschia mirabilis* in the Namib Desert. *S. Afr. J. Bot.*, 2 : 209-223.
- FAVRE-DUCHARTRE M., Gnétophytes. *Encyclopaedia Universalis*. <http://www.universalis.fr/encyclopedia/gnétophytes>, consulté le 8 mars 2015.
- FLORIN R., 1931. – Untersuchungen zur Stammesgeschichte der Coniferales und Cordaitales. I. Morphologie und Epidermisstruktur der Assimilationsorgane bei den rezenten Koniferen. *Kongl. Svenska Vetenskapsk. Akad.*, Handl 10 : 1-588.
- FLORIN R., 1934. – Die Spaltöffnungsapparate von *Welwitschia mirabilis* Hook.f. *Sv.Bot. Tidskr.*, 28 : 264-289.
- FROHLICH M.W. & CHASE M.W., 2007. – After a dozen years of progress the origin of angiosperms is still a great mystery. *Nature*, 450 : 1184-1189.
- FROHLICH M.W. & PARKER D.S., 2000. – The mostly male theory of flower evolutionary origins : from genes to fossils. *Syst. Bot.*, 25 (2) : 155-170.
- GIESS W., 1969. – *Welwitschia mirabilis* Hook.f. *Dintera*, 3 : 3-55.
- GIFFORD E.M. & FOSTER A.S., 1989. – Morphological evolution of vascular plants (third edition). Ch. 18 : 455-483. Gnétophyta (Ephedra, Gnetum and *Welwitschia*). W.H. Freeman and Company, New York, 626 p. <http://trove.nla.gov.au/version/22182046>, consulté le 8 mars 2015.
- HENNIG W., 1966. – Phylogenetic systematics. Univ. of Illinois Press, Urbana, 263 p.
- HENSCHEL J.R. & SEELY M.K., 2000. – Long-term growth pattern of *Welwitschia mirabilis*, a long-lived plant of the Namib Desert. *Plant Ecology*, 150 : 7-26.
- HOOKE J.D., 1863. – On *Welwitschia mirabilis*, a new genus of Gnetales. *Trans. Linn. Soc. London*, 24 : 1-48.
- HUFFORD L., 1996. – The morphology and evolution of male reproductive structures of Gnetales. *Int. J. plant Sci.*, 157 : S95-S112.
- KERS L.E., 1967. – The distribution of *Welwitschia mirabilis* Hook.f. *Svensk. Bot. Tidskrift*, 61 : 97-125.
- LE MAOUT E. & DECAISNE J., 1868. – *Traité général de botanique descriptive et analytique*. Paris.
- LEUENBERGER B.E., 2001. – *Welwitschia mirabilis* (Welwitschiaceae), male cone characters and a new subspecies. *Willdenowia*, 31 : 357-381.
- LIGNIER O. & TISON A., 1911. – Les gnétales, leurs fleurs et leur position systématique. *Ann. Sci. Nat., Bot.*, Sér. 9, 15 : 55-185.
- MAGALLON S. & SANDERSON M.J., 2002. – Relationships among seed plants inferred from highly conserved genes : sorting conflicting phylogenetic signals among ancient lineages. *Amer. Journ. Bot.*, 89(12) : 1991-2006.
- MARTENS P., 1964. – Étude sur les gnétales. VII. Recherches sur *Welwitschia mirabilis*. IV. Germination et plantules : structure, fonctionnement et production du méristème caulinaire apical (en collaboration avec L.WATERKEYN). *La Cellule*, 65 : 5-68.
- MARTENS P., 1971. – Les gnétophytes. *Handbuch der Pflanzenanatomie. Spezieller Teil, Band XII, Teil 2*, 295 p.-Gebr. Borntraeger, Berlin-Stuttgart.
- MARTENS P., 1975. – Étude sur les gnétales. XVI. Recherches sur *Welwitschia mirabilis*. VIII. Histologie et histogenèse de la fleur mâle. *La Cellule*, 71 : 145-156..
- MARTENS P., 1977A. – *Welwitschia mirabilis* and neoteny. *Amer. J. Bot.*, 64 (7) : 916-920.
- MARTENS P., 1977B. – Étude sur les gnétales. XVII. Recherches sur *Welwitschia mirabilis*. IX. Vascularisation et histogenèse de la plantule. *La Cellule*, 72 : 129-194.
- MATHEWS S., 2009. – Phylogenetic relationships among seed plants : persistent questions and the limits of molecular data. *Amer. Journ. Bot.*, 96 (1) : 228-236.
- MUNDY M. & STÜTZEL T., 2004. – Morphogenesis of the reproductive shoots of *Welwitschia mirabilis* and *Ephedra distachya* (Gnetales) and its evolutionary implications. In *Organisms Diversity and Evolution Elsevier*, vol. 4, Issues 1-2 : 91-108. www.sciencedirect.com/Science/S143960920400000, consulté le 8 mars 2015.
- PEARSON H.H.W., 1929. – Gnetales. Cambridge University Press, 194 p.
- PRICE R.A., 1996. – Systematics of the Gnetales : a review of morphological and molecular evidence. *Int. J. Plant Sci.*, 157 : S40-S49.
- RODIN R.J., 1953. – Distribution of *Welwitschia mirabilis*. *Amer. J. Bot.*, 40 : 280-285.
- RODIN R.J., 1958. – Leaf anatomy of *Welwitschia*. II. A study of mature leaves. *Amer. J. Bot.*, 45 (2) : 90-95.
- RUDALL P.J., HILTON J. & BATEMAN R.M., 2013. – Several development and morphogenic factors govern the evolution of stomatal patterning in land plants. *New Phytologist*, 200 (3) : 598-614.
- RYDIN C. & FRIIS E.M., 2005. – Pollen germination in *Welwitschia mirabilis* Hook.f. : differences between the polyplicate pollen producing genera of the Gnetales. *Grana*, 44 : 137-141.
- SANDERSON M.J., WOJCIECHOWSKI M.F., HU J.M., SHER KHAN T. & BRADY S.G., 2000. – Error, bias, and long-branch attraction in data for two chloroplast phytochrome genes in seed plants. *Molecular Biology and Evolution*, 17 (5) : 782-797.
- SCHIMPER M., 1866. – Rapport sur un voyage scientifique en Angleterre et en Allemagne pendant les mois de juin, juillet et octobre 1865. *Archives des missions scientifiques et littéraires*, 2^e série, Tome 3, Paris, MDCCC LXVI, p. 131.
- SCHMIDT M. & SCHNEIDER-POETSCH H., 2002. – The evolution of gymnosperms redrawn by phytochrome genes : the Gnetales appear at the base of gymnosperms. *J. Mol. Evol.*, 54 : 715-724.
- STERN K.S., 1997. – *Introductory Plant Biology*. 7th ed., Dubuque, Iowa, W.C. Brown Publishers, 230 p.
- SYKES M.G., 1910. – The anatomy of *Welwitschia mirabilis*, in the seedling and adult stages. *Trans. of the Linnean Soc. of London*, Ser. 2, Bot., 7 : 327-354.
- SYKES M.G., 1911. – The anatomy and morphology of the leaves and inflorescences of *Welwitschia mirabilis*. *Philosophical Trans. of the Royal Soc. of London*, ser. B (containing papers of a biological character), Biological Sciences, vol. 201 : 179-226. <http://rspb.royalsocietypublishing.org/>

- publishing.org – consulté le 8 mars 2015. <https://tentativeplantscientist.wordpress.com/2013/08/gnetophyta.png> - consulté le 8 mars 2015.
- TAKHTAJAN A.L., 1954. – Essays on the evolutionary morphology of plants. Leningrad University, Translated by O.H. GANKIN (G.L. STEBBINGS ed.), The American Institute of Biological Sciences, Washington, D.C.
- VAN DAMME P., 1991. – Plant ecology of the Namib Desert. *Africa Focus*, 7 (4) : 355-400.
- VON WILLERT D.J., ELLER B.M., BRINCKMANN E. & BAASCH R., 1982. – CO₂-gas exchange and transpiration of *Welwitschia mirabilis* Hook.f. in the central Namib Desert. *Oecologia*, 55 : 21-29.
- VON WILLERT D.J., BRINCKMANN E., ELLER B.M. & SCHEITLER B., 1983. – CO₂ exchange of CAM exhibiting succulents in the southern Namib Desert in relation with microclimate and water stress. *Photosynthesis Research*, 4 : 289-298.
- VON WILLERT D.J., BRINCKMANN E., ELLER B.M. & SCHEITLER B., 1984. – Water loss and malate fluctuations during the day for plants in southern Namib Desert. *Oecologia*, 61 : 393-397.
- VON WILLERT D.J., BRINCKMANN E., SCHEITLER B. & ELLER B.M., 1985. – Availability of water controls crassulacean acid metabolism in succulents of the Richtersveld (Namib Desert, South Africa). *Planta*, 164 : 44-55.
- WALTER H., 1971. – The ecology of *Welwitschia mirabilis*. In Ecology of tropical and subtropical vegetation : 369-374. Oliver & Boyd, Edinburgh, 539 p.
- WETSCHNIG W. & DEPISCH B., 1999. – Pollination biology of *Welwitschia mirabilis* Hook.f. (Welwitschiaceae, Gnetales), *Phyton*, 39 (1) : 167-183.
- WHITE F., 1986. – La végétation de l'Afrique. Mémoire accompagnant la carte de végétation de l'Afrique. Unesco/AETFAT/UNSO. Orstom – Unesco, 391 p. (Traduit de l'anglais par P. BAMPs).
- WINTER K.U., BECKER A., MUNSTER T., KIM J.T., SAEDLER H. & THEISSEN G., 1999. – MADS-box genes reveal that gnetophytes are more closely related to conifers than the flowering plants. *PNAS (Proc. Natl. Acad. Sci. USA)*, 96 : 7342-7347.
- ZIEGLER H., 1987. – The evolution of stomata. In ZEIGER E., FARQUHAR G.D., COWAN I.R. (eds.) : Stomatal functions. Stanford University Press : 29-58.

LISTE DES PUBLICATIONS DE P. MARTENS SUR *WELWITSCHIA MIRABILIS*

- 1959 Structure et ontogenèse de la fleur femelle et du cône femelle de *Welwitschia mirabilis* Hooker. Note préliminaire. *C. R. Acad. Sci., Paris*, 248 : 2265-2268
- 1959b Étude sur les gnétales. III. Structure et ontogenèse du cône et de la fleur femelles de *Welwitschia mirabilis*. *La Cellule*, 60 : 169-286
- 1961a Sur l'ontogenèse de la fleur mâle de *Welwitschia mirabilis*. *Phytomorphology*, 11 : 37-40
- 1961b Étude sur les gnétales. V. Structure et ontogenèse du cône et de la fleur mâles de *Welwitschia mirabilis*. *La Cellule*, 62 : 6-91
- 1963a Étude sur les gnétales. VI. Recherches sur *Welwitschia mirabilis*. III. L'ovule et le sac embryonnaire. Les sacs embryonnaires extra-floraux. *La Cellule*, 63 : 307-329
- 1963b Les prétendus bourgeons cotylédonaire et les trois verticilles foliaires de *Welwitschia mirabilis*. (en collaboration avec L. Waterkeyn). *C. R. Acad. Sci., Paris*, 257 : 2048-2052
- 1963c The shoot apical meristem of *Welwitschia mirabilis* Hooker (en collaboration avec L. WATERKEYN). *Phytomorphology*, 13: 359-363
- 1964 Étude sur les gnétales. VII. Recherches sur *Welwitschia mirabilis*. IV. Germination et plantules : Structure, fonctionnement et productions du méristème caulinaire apical (en collaboration avec L. Waterkeyn). *La Cellule*, 65 : 5-68
- 1969 Sur l'embryogenèse de *Welwitschia mirabilis* (en collaboration avec L. Waterkeyn). *Rev. Cytol. Biol. Vég., Paris*, 32 : 331-333
- 1971 Les Gnétophytes. *Handb. Pflanzenanat.* (Encyclopaedia of Plant Anatomy), 2 Aufl. Spez. Teil., 12, T. 2, Borntraeger : Berlin & Stuttgart, 295 p.
- 1974a Étude sur les gnétales. XIII. Recherches sur *Welwitschia mirabilis*. V. Evolution ovulaire et embryogenèse (en collaboration avec L. Waterkeyn). *La Cellule*, 70 : 163-258
- 1974b Étude sur les Gnétales. XIV. Recherches sur *Welwitschia mirabilis*. VI. La cupule trachéidale et le problème de la vascularisation ovulaire chez les spermatophytes. *La Cellule*, 70 : 259-292
- 1975a Étude sur les Gnétales. XV. Recherches sur *Welwitschia mirabilis*. VII. Histologie et histogenèse de la fleur femelle. *La Cellule*, 71 : 101-144
- 1975b Étude sur les gnétales. XVI. Recherches sur *Welwitschia mirabilis*. VIII. Histologie et histogenèse de la fleur mâle. *La Cellule*, 71 : 145-156
- 1975c Some new facts of embryogeny of *Welwitschia mirabilis* Hooker (en collaboration avec L. Waterkeyn). In : Form, structure and Function in Plants Prof. B.M. Johri Commemoration Volume (H.Y. Moham Ram, J.J. Shah & C.K. Shah, eds.) Sarita Prakashan Meerut, India, pp. 195-198
- 1977a *Welwitschia mirabilis* and neoteny. *Amer. J. Bot.*, 64 (7) : 916-920
- 1977b Étude sur les gnétales. XVII. Recherches sur *Welwitschia mirabilis*. IX. Vascularisation et histogenèse de la plantule. *La Cellule*, 72 : 129-194
- 1978 Quelques particularités cytologiques et ontogénétiques d'un « monstre » végétal, le *Welwitschia mirabilis*. *Bull. Cl. Sci., Acad. r. Belgique* (5) 64 : 337-339.

Le désert du Namib

Ce désert de 80 000 km², considéré comme le plus vieux du monde, s'est formé durant le Crétacé (Ère secondaire : 145 – 65 Ma), bien avant la séparation des continents. A cette époque en Afrique du Sud, le climat froid du Jurassique se réchauffe considérablement et, lorsque les plaques tectoniques se séparent au Crétacé supérieur (80 Ma), il se produit une transformation radicale du paysage et du climat dans le sud-ouest africain.

Comme aujourd'hui, des courants froids commencent à dominer dans la région sud-atlantique et le climat, présumé chaud et pluvieux de la période d'érosion et de l'élévation du grand escarpement namibien, devient alors plus aride. On y ajoutera une intense activité volcanique produisant de massifs écoulements de lave au Brésil et dans le nord-ouest de la Namibie (l'actuelle région de localisation de *Welwitschia mirabilis*). Plus tard, au cours des conditions continues d'aridité du Tertiaire et du Quaternaire, seulement trois périodes de semi-aridité ont été enregistrées.

Cette zone désertique du sud-ouest de l'Afrique forme une écorégion typique de Namibie comprenant divers écosystèmes : des dunes de sables maritimes, des plaines graveleuses et des montagnes dispersées dans la partie orientale (escarpement namibien). Elle s'étend sur plus de 1 500 km le long du littoral atlantique, dont la partie centrale namibienne d'environ 400 km se situe entre l'Uniab River (région de Kunene, à la limite du Kaokoland) et la ville de Lüderitz (à la limite du Succulent Karoo).

D'ouest en est, la bande côtière étroite de 80 à 100 km de large est divisée en deux zones distinctes : le Namib externe (jusqu'à 50 km à l'intérieur des terres) ne connaissant que des pluies sporadiques très rares et imprévisibles de 2 à 20 mm/an et le Namib interne (prolongement du premier selon cet axe jusqu'au pied de l'escarpement namibien) connaissant une pluviosité moyenne annuelle de l'ordre de 50-100 mm. Le gradient d'évaporation potentielle de la région varie selon ce même axe de 1 700 à plus de 2 000 mm/an.

Des minéraux bruts (sables et parfois croûtes calcaires) avec absence de roche-mère en surface sont constitutifs de ce désert. Il s'agit essentiellement de métamorphites précambriens (micaschistes, quartzites et marbres) formant les massifs montagneux, alors qu'ailleurs, une croûte tertiaire de sables et micas (avec gypse et carbonate de calcium) recouvre toute la surface (= shining desert). On y observe une absence totale de vrais sols avec profils typiques en raison de la faible humidité de la région.

Sur tout le Namib externe, l'existence de brouillards côtiers, présents de 40 à 180 jours/an, est prépondérante pour l'alimentation en eau des organismes vivants. Ces brouillards se forment sous l'influence des vents océaniques refroidis par le courant antarctique du Benguela. Les masses d'air froid (épaisseur de 600 m) pénètrent sous la couverture continentale d'air chaud.

Cette inversion thermique permanente empêche la convection de l'air froid et humide, de sorte que les nuages porteurs de pluie ne se forment pas, la température de l'eau (10° C) étant aussi trop faible pour permettre une réelle évaporation. Une couche stable de brouillard à forte humidité relative est ainsi transportée vers l'intérieur des terres et se dépose journalièrement sous forme de rosée par condensation nocturne sur toutes les surfaces faisant obstacle (perte de température par radiation).

En ce qui concerne les vents d'est et les courants chauds provenant de l'Océan Indien, ils ne pénètrent pas dans le désert du Namib : ils sont bloqués et perdent leur humidité au contact du Drakensberg (Afrique du Sud) et de l'escarpement namibien.

Ce désert très pauvre en végétation est constitué de dunes de sable à *Stipagrostis sabulicola*, *S. gonostachys*, *Trianthema hereroensis* [Poacées] et *Monsonia ignorata* [Géraniacées]. Les monticules entre les dunes et la côte sont colonisés par *Acanthosicyos horridus* (melon nara) [Cucurbitacées], *Arthroa leubnitziae* (pencil plant) [Amarantacées] et *Zygophyllum stapfii* (dollar plant) [Zygophyllacées]. *Welwitschia mirabilis* se rencontre dans quelques sites majeurs des plaines graveleuses.

Sources :

- www.worldwildlife.org/ecoregions/at1315
- HOGAN C.M., 2013. – WWF The Encyclopedia of Earth – Namib Desert
- LAGEAT Y., 1994. – Le désert du Namib central. *Ann.Géo*, 578 : 339-360
- VAN DAMME P., 1991. – Plant ecology of the Namib Desert. *Afrika Focus*, 7 (4) : 355-400.

Le rooibos (*Aspalathus linearis*, Fabaceae), le “thé rouge” sud-africain qui a séduit l’Europe

Philippe MARTIN*

* Département de Biologie, Université de Namur, BE-5000 Namur, Belgique, philippe.martin@unamur.be

INTRODUCTION

Aspalathus linearis (Burm. f.) Dahlgren est une plante endémique du massif du Cederberg, situé au nord de la province du Cap-Occidental. Haut lieu de l’endémisme végétal, cette région est emblématique par la présence de *Widdringtonia cedarbergensis* J.A. Marsh, un cyprès en voie d’extinction qui a donné son nom à la région. La végétation y est principalement dominée par le fynbos, formation où les espèces buissonnantes sclérophylles prévalent, au même titre que dans les chaparrals californiens ou le maquis méditerranéen. On y rencontre les quelque 270 espèces du genre *Aspalathus*, toutes endémiques, ainsi que d’autres Fabacées affines, comme les *Lebeckia* ou *Cyclopia* (Fig. 1).

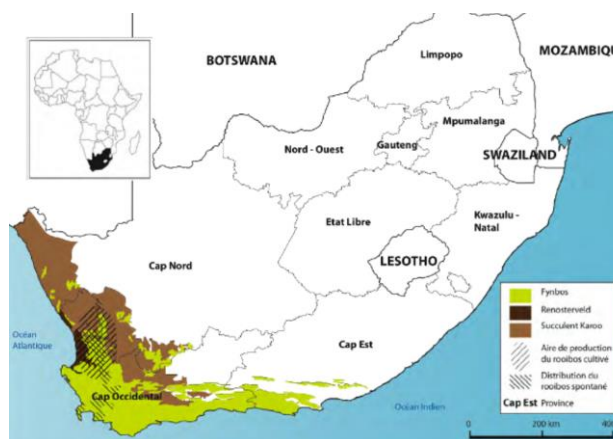


Fig. 1. – Aire de répartition d’*Aspalathus linearis*.
(d’après LECLERCQ, 2010)

L’espèce a été décrite dès 1691 par le botaniste anglais PLUKENET, qui en a défini le genre. Au cours du temps, elle sera rattachée aux genres *Psoralea*, *Lebeckia* et *Borbonia*, pour être finalement classée comme *Aspalathus linearis* par DAHLGREN lors de sa révision du genre en 1963.

La plante se présente comme un buisson frêle, pouvant atteindre 2 mètres, à port plus ou moins élané ou prostré.

Les feuilles sont linéaires et les fleurs évoquent celles des genêts (Fig. 2).

Son écologie est remarquable, notamment par son amplitude thermique (de 0° à 40°C) et sa tolérance au déficit hydrique, que lui autorise un système racinaire très profond. C’est une pionnière colonisant rapidement les surfaces dégagées par les feux courants, et donc une pyrophyte, comme beaucoup d’espèces du fynbos. En l’absence de feu, qui induit la germination de la graine, la reproduction est généralement végétative. Sa longévité peut atteindre une vingtaine d’années. Mais l’espèce est très inféodée à son milieu et toutes les tentatives d’acclimatation dans d’autres régions ont été vaines. On distingue plusieurs écotypes, présentant de grandes variations morphologiques et écologiques, de même que des variations dans la composition des métabolites qui en font l’intérêt comme boisson.

Le terme « rooibos » signifie ‘buisson rouge’ en afrikaans, par allusion à la couleur que prennent les feuilles lorsqu’elles sèchent.

LA BOISSON

L’appellation « thé rouge » s’est propagée certainement en raison de la ressemblance de la couleur de la boisson avec celle du thé, et aussi par ses caractéristiques organoleptiques qui l’en rapprochent plus que des infusions, ce qui en fait une des rares infusions auxquelles on ajoute du lait (du moins dans son pays d’origine).

On rappellera toutefois que le terme « thé », d’origine probablement chinoise, est ici abusif, et s’applique exclusivement aux infusions de feuilles de *Camellia sinensis* ayant subi des traitements divers. C’est donc par erreur qu’on assimile ce mot à toutes sortes d’infusions, dont le rooibos.

La tradition attribue l’usage initial de cette plante aux ethnies locales, les Khoekhoen (Hottentots) et les Bushmen. Mais les témoignages sont assez imprécis et entretiennent la confusion avec d’autres plantes utilisées

comme boisson ou dans les pharmacopées traditionnelles¹.

Ce n'est d'ailleurs qu'au début du 20^e s. que se développe l'usage de cette plante comme boisson, avec une production industrielle qui démarre en 1904, probablement comme ersatz du thé, que l'économie du moment rendait peu accessible en Afrique du sud.



Fig. 2. – *Aspalathus linearis*. (Photo W. BRUENKEN, Amrum, <http://commons.wikimedia.org/wiki>).

À cette époque, la demande est strictement locale, mais elle s'intensifie au point de mettre en péril les populations sauvages de la plante. Pour équilibrer la demande qui s'ouvre au-delà des frontières, amplifiée par un marketing bien mené, les premières cultures sont lancées avec la sélection d'un cultivar moins capricieux : il n'est pas pyrophyte, même si la germination des graines reste délicate et nécessite leur scarification. Sa durée de vie est aussi plus courte, n'excédant pas 6-7 ans.

La récolte s'effectue après la floraison, en coupant chaque année les rameaux aux deux tiers de la plante. Ceux-ci sont hachés finement et étalés pour permettre une oxydation enzymatique qui transforme les polyphénols et divers métabolites secondaires, avec une modification de couleurs et d'arômes. Le séchage et généralement une pasteurisation, permettent de stabiliser le produit final (Fig. 3). On produit aussi un rooibos 'vert', dont les feuilles ne sont pas 'fermentées'² mais séchées très rapidement.

PROPRIÉTÉS

L'arôme du rooibos est lié à la présence de plus de 200 molécules, dont des lactones caractéristiques, qui en font un breuvage tout à fait original. Il y a peu de tanins et pas

de caféine, contrairement au thé, et donc sans inhibition du sommeil, ce qui ne limite pas sa consommation vespérale, grignotant les parts de marché européen du thé.

C'est la présence de deux composés originaux, une dihydrochalcone, l'aspalathine, qui lui est spécifique, et un composé voisin, la nothofagine (découverte initialement chez le genre *Nothofagus*, le vicariant austral des hêtres de l'hémisphère nord) qui donnent au rooibos un autre intérêt que celui d'une boisson agréable.

Proche de la quercétine, ces deux substances ont une forte activité anti-oxydante, qui s'oppose donc au stress oxydatif lié à l'activité préjudiciable des radicaux libres sur le métabolisme cellulaire, et qui est incriminé dans de nombreuses pathologies dégénératives (notamment cérébrales et cardiovasculaires) et divers processus de cancérisation.

On voit donc l'intérêt de cette boisson qui deviendrait vite, comme d'autres, une panacée, si on ne gardait à l'esprit que la concentration de ces molécules varie d'un écotype à l'autre, et que l'oxydation opérée durant le conditionnement de la plante réduit considérablement la proportion de celles-ci, et qui sont plus importantes dans le rooibos vert. Sans oublier qu'il existe une différence notable entre la présence objective des composés actifs dans le végétal, leur mode d'extraction et finalement leur biodisponibilité chez l'être humain.



Fig. 3. – Le rooibos, dans sa forme finale. (Photo Ph. MARTIN)

Il n'en reste pas moins que la culture du rooibos, avec une production qui oscille entre 10 000 et 18 000 tonnes par an, dont plus de la moitié est exportée, est devenue non seulement une réalité économique importante, mais aussi un concept ethnobotanique unique, par sa localisation spécifique et ses propriétés particulières, et qui ont fini par donner à cette plante sud-africaine une dimension identitaire.

Références bibliographiques

La bibliographie sur le sujet est évidemment pléthorique. Deux articles importants ont étayé cette note :

JOUBERT E., GELDERBLOM W.C.A., LOUWD A., DE BEER D., 2008. – South African herbal teas: *Aspalathus linearis*, *Cyclopia* spp. and *Athrixia phylicoides* - A review. *J. Ethnopharmacol.* 119 : 376–412.

LECLERCQ M., 2010. - Le rooibos : dynamiques locales autour d'un produit marchand à succès, révélatrices d'une société sud-africaine plurielle. *Thèse doct. Muséum nat. Paris*. 203 p. consulté sur <https://tel.archives-ouvertes.fr>, le 21 mars 2015.

¹ On utilise aussi en infusion en Afrique du sud une plante proche, le Honeybush (*Cyclopia genistoides* e.a.) qui donne une boisson au goût de miel. Une Astéracée, *Athrixia phylicoides*, le Bush Tea ou thé des Zoulous dont l'aire est plus orientale, est aussi consommée, mais très localement.

² Comme dans le cas du thé, le terme de fermentation, généralement utilisé, est abusif dans la mesure où il n'y a pas de mécanisme anaérobie avec intervention d'un micro-organisme. C'est le matériel enzymatique tissulaire de la plante qui est responsable de transformations chimiques en présence d'oxygène, et par là, des modifications organoleptiques recherchées.

Raymond Bouillenne, personnalité attachante et créative des sciences naturelles en Belgique et en Afrique tropicale

Cyrille SIRONVAL et Maurice STREEL *

RÉSUMÉ

La vie et la carrière de Raymond BOUILLENNE, physiologiste et écologiste, est retracée ici, avec une présentation particulière de ses travaux en physiologie végétale.

ABSTRACT

The life and career of Raymond Bouillenne, physiologist and environmentalist redrawn, with a special presentation of his work in plant physiology.

* Académie royale de Belgique, rue Ducale 1, BE-1000 Bruxelles, www.academieroyale.be

BREF HISTORIQUE

Raymond, Eugène, Léon BOUILLENNE est né à Liège le 28 février 1897. Après avoir fait ses études primaires dans une école communale de la ville de Liège, Raymond Bouillenne entre à l'Athénée Royal de cette ville, dans la section des Humanités gréco-latines.

Terminant en 1915, il subit, comme tous les jeunes en âge d'université et se trouvant en Belgique pendant l'occupation allemande de 1914 à 1918, une pénible période d'immobilisation. Afin de compléter sa formation, il suit pendant la première guerre mondiale les cours, en élève libre, des rhétoriques des autres sections, scientifique et commerciale à l'Athénée, mais s'attache peu à peu au laboratoire de chimie, qu'il finit par fréquenter de manière exclusive.

Cette période de travail est interrompue à plusieurs reprises par d'infructueuses tentatives de franchir la frontière belgo-hollandaise pour rejoindre les armées combattant sur l'Yser.

Il entre à l'Université de Liège en 1919 pour aborder la Candidature en sciences naturelles. Il présente son doctorat en 1924 et devient aussitôt l'assistant du professeur Auguste Gravis.

Physiologiste et écologiste, R. BOUILLENNE fut nommé chargé de cours à l'Université de Liège en 1927 puis accéda au titre de professeur ordinaire en 1932. En 1948, il est nommé membre correspondant de l'Académie royale de Belgique, puis membre (1952) et ensuite directeur (1958) de la Classe des Sciences.

Époux de Marie WALRAND, pharmacienne, il eut deux enfants, Jean-Claude, médecin et Claire, biologiste. Il décéda à Dolembreux-Sprimont (Bois-le-Comte), le 19 mars 1972 (GASPAR et al., 2005).

ÉCOLOGIE, PHYTOGÉOGRAPHIE, ET PROTECTION DE LA NATURE

BOUILLENNE fut un des premiers à s'intéresser activement aux problèmes posés par la destruction des équilibres naturels dans plusieurs parties du monde. En 1929, il prend part à la fondation du Parc National Albert au Kivu. Il a fait partie, pendant 17 ans, du Comité de direction de l'Institut des Parcs nationaux du Congo belge.

Membre fondateur de l'I.R.S.A.C. (Institut de recherches scientifiques en Afrique centrale), il obtient la création d'un centre de biologie végétale à Mabali (au bord du Lac Tumba), dans la forêt équatoriale congolaise, érigé et dirigé jusqu'en 1960 par son élève Jules MOUREAU. Toujours actif, ce centre est aujourd'hui soutenu par le Programme des Nations Unies pour le Développement [UNEP]. Il participe aussi à la fondation, en 1957, à l'initiative du Recteur Marcel DUBUISSON, de la F.U.L.R.E.A.C. (Fondation de l'Université de Liège pour les recherches en Afrique centrale). Cette fondation est chargée d'organiser des missions interdisciplinaires au Katanga, où plusieurs chercheurs parmi ses élèves ont travaillé dans le domaine de la phytogéographie (STREEL, 1962 ; 1963). En même temps, et après l'indépendance du Congo, il soutient de ses efforts la permanence d'un centre scientifique à Butare (ex Astrida, Rwanda) confié à un autre élève, Paul DEUSE.

Dès le début des années trente, après la phase d'installation de la première Station scientifique au Mont Rigi (Hautes Fagnes, prov. de Liège, Belgique), BOUILLENNE et ses collaborateurs entreprennent les premières recherches suivies sur la phytosociologie des tourbières et l'origine des viviers du haut plateau, qu'il cherche à dater par l'analyse pollinique. Il s'intéresse ensuite aux phénomènes d'accumulation et d'évaporation de l'eau des tourbières, ce qui l'amène à défendre l'hypothèse de la tourbière-éponge, réservoir providentiel des nappes d'eau alimentant les rivières de la région. Il publie ensuite, en 1938, son premier ouvrage de synthèse sur la région : « Le futur Parc National des Hautes-Fagnes » suivi, en 1947, d'un réquisitoire (« Ne compromettons pas les équilibres naturels ») contre l'enrésinement croissant du haut plateau.

Après l'interruption de la deuxième guerre mondiale et la reconstruction de la Station scientifique au Mont Rigi, et sous son impulsion, commenceront les inventaires systématiques de la flore, de la faune et des autres composantes du milieu naturel (cartographie de la végétation, étude de la dynamique des groupements végétaux sur la tourbière et analyse de la tourbe elle-même, c'est à dire sa composition physico-chimique, sa capacité de rétention en eau, son contenu en microfossiles, dont les pollens qui permettent de reconstituer les végétations du passé et de les dater).

Dans les années soixante, il soutient activement l'édification au Mont Rigi d'une station de recherche moderne pourvue d'un équipement tout à fait adéquat, une station dont il ne verra malheureusement pas l'achèvement, en 1975. Il ne verra pas non plus l'achèvement du nouvel Institut de Botanique construit au Sart Tilman et à la conception duquel il avait contribué.

PHYSIOLOGIE VÉGÉTALE

Sans doute parce qu'il avait une expérience de naturaliste, BOUILLENNE avait le don d'orienter ses élèves en posant des questions précises auxquelles seules l'observation et l'expérience pouvaient répondre. Trois thèmes principaux de recherche ont été abordés : la morphogénèse/organogénèse ; le développement en tant que processus distinct de la croissance ; le contrôle de la croissance et du développement par l'environnement.

Morphogénèse /organogénèse

Dès 1922-1923, lors d'une mission au Brésil réalisée pendant son doctorat, Bouillenne est frappé par la disposition des racines échasses de *Pandanus* ; comment interpréter leur formation sur la tige ? En 1931, il entreprend à Java la mise au point d'un test capable de détecter les facteurs qui pourraient intervenir. Ce test utilise des hypocotyles de balsamine et conduit BOUILLENNE à postuler en 1933 l'existence d'un complexe moléculaire mobile – hormonal – suscitant spécifiquement la formation de novo de méristèmes de racines dans les tissus des plantes supérieures. Il le désigne sous le nom de « rhizocaline ».

BOUILLENNE sait alors qu'en France, GAUTHERET cultive des racines isolées de la plante – *in vitro* –. En 1935, il charge DELARGE d'initier des cultures semblables à Liège. DELARGE choisit de cultiver des méristèmes de racines (de maïs et de blé) dans des flacons contenant un liquide nutritif stérile, dont il fait varier la composition, sous la lumière de lampes incandescentes et à une température constante (DELARGE, 1941). Il conclut de son travail qu'il existe dans les bouts de racines cultivés *in vitro* « des facteurs cellulaires internes qui régissent la croissance et la ramification des racines ». On peut les appeler « rhizocaline », mais ceci ne résout pas le problème de leur nature : le contenu en ces facteurs varie fortement d'une racine à une autre, il faudra entreprendre l'étude du métabolisme racinaire pour interpréter ces variations.

Dans le même temps, BOUILLENNE suggère à PRÉVOT d'examiner la formation de bourgeons de tige à certains endroits des feuilles de *Begonia rex* coupées transversalement : ne faudrait-il pas postuler l'existence d'une « caulocaline » ? La réponse de PRÉVOT rejoint celle de DELARGE : « Nous pensons que l'hypothèse de substances formatrices (de méristèmes de tige) peut constituer une base fructueuse, mais à condition qu'on ne veuille pas l'utiliser comme un passe-partout permettant de tout expliquer... ». PRÉVOT ajoute que : « à un certain état de maturité, les cellules épidermiques de *Begonia rex* possèdent héréditairement les potentialités de donner naissance à des méristèmes de tige ». Ces potentialités sont « bloquées » dans la feuille intacte, mais lorsqu'on coupe la feuille, certaines cellules de l'épiderme « entrent en voie de mitoses rapides ; elles manifestent une respiration intense et donnent naissance à un méristème de tige » (PRÉVOT, 1939). Les travaux de DELARGE et ceux de PRÉVOT venaient d'être publiés lorsque, le 10 mai 1940, l'Allemagne nazie envahit la Belgique : DELARGE meurt au combat, PRÉVOT entre dans la clandestinité. Lorsqu'en 1945, les nazis capitulent, le cercle des élèves de Bouillenne s'est modifié, les idées aussi.

Croissance et développement

En octobre 1941, BOUILLENNE propose à SIRONVAL de se tourner vers une mousse (*Funaria hygrometrica* HEDW.) pour rechercher si, dans ce cas également, il ne conviendrait pas d'invoquer l'action d'une hormone lorsque le protonéma se transforme en tiges feuillées. Dans la foulée, SIRONVAL entreprend la culture en serre des fraisiers (*Fragaria vesca* L.) à partir des semis de la graine.

Juxtaposés, les résultats de ses observations, qui se poursuivent jusque dans l'immédiat après-guerre, arrivent à la même conclusion générale : s'agissant d'un végétal, il convient de distinguer sa croissance de son développement (SIRONVAL, 1951). Un fraisier passe, à partir de la graine, (ou une mousse à partir de la spore), par une série de stades successifs, ou « états », et ceci décrit le développement. Mais se trouvant à un certain « état », il peut croître indéfiniment sans changer d'« état », et ceci définit la croissance comme une augmentation de taille ou

de poids, mesurée par exemple, par sa vitesse en unités par jour (g ou cm / jour). À chaque « état » du développement sont attachés divers caractères – une morphologie, des conditions précises d'environnement (éclairage, température,...) et un métabolisme – et lorsque la plante a acquis les caractères de l'« état B » en se développant de A en B, il est impossible qu'elle les perde ensuite en parcourant en sens inverse le chemin qui l'a conduite en B.

Ceci fait voir la morphogénèse avec d'autres lunettes : comme la création d'une forme associée à un changement d'« état » du végétal, et plus seulement comme la formation *de novo* d'un méristème de racine ou de tige à partir d'un tissu différencié, d'une feuille, d'un hypocotyle, d'une racine ou d'une tige. C'est une avancée théorique faite pendant la guerre, mais à partir de 1945, la Belgique libérée exige qu'elle soit appliquée à la pratique de la culture des végétaux.

Dès 1937, BOUILLENNE a côtoyé cette pratique à Tirlemont ; il y a créé un laboratoire d'étude de la photosynthèse chez la betterave sucrière, et son élève LAZAR a réussi à cultiver la plante dans un milieu conditionné sous lumière artificielle. BOUILLENNE est ainsi préparé à piloter des recherches appliquées. En 1946, il fonde à Liège le Centre des Hormones végétales. En 1947, il introduit auprès de l'Institut de Recherches Scientifiques appliquées à l'Industrie et l'Agriculture (I.R.S.I.A) une demande de subsides au profit du Centre, et il l'obtient. Profitant de l'esprit novateur qui anime la Belgique au sortir de la guerre, il fait ériger dans les locaux de l'Institut de Botanique un « phytotron » qui permet de cultiver des végétaux dans un environnement contrôlé. Cette installation, conçue par l'Ingénieur HOBIN, unique en Europe, est inaugurée le 4 novembre 1950 par le Ministre de l'Instruction publique, les autorités académiques, provinciales et communales, et les représentants de l'I.R.S.I.A qui en a subsidié la construction.

Le contrôle de la croissance et du développement par l'environnement.

Les décennies 50 et 60 sont sans doute les plus fructueuses. Les recherches fondamentales s'y déploient en même temps que les recherches appliquées. À la fondation du Centre des Hormones, les effets sur les végétaux de l'application de substances les plus variées sont testés : le 2-4D, l'auxine, la gibérelline, etc ... Mais avec la construction du phytotron, les chercheurs s'orientent vers l'étude du contrôle de la croissance et du développement des plantes par leur environnement. BOUILLENNE charge VERLINDEN et FOUARGE de la conduite de la machinerie du nouvel outil. Il sert à mettre au point, en collaboration avec la Société ACEC de Charleroi, un tube fluorescent « Phytor » spécialement adapté à la culture en milieu contrôlé. Les tubes Phytor sont aussitôt utilisés par des horticulteurs, pour la culture d'hiver, le forçage, etc... L'obtention de fraises l'hiver, chez nous, est un objectif raisonnable et qui est bientôt atteint. Il en va de même des semis de *Begonia*

semperflorens qui, faits en serre en janvier sous la lumière des tubes Phytor, croissent jusqu'à porter sans encombre les plantes à l'état « en fleurs » pour le repiquage du printemps dans les parcs de Liège...

À partir de 1951, avec le phytotron, l'étude fondamentale du contrôle de la floraison des plantes par leur environnement, en particulier par la durée des jours, passe au premier plan. Elle conduit à rassembler en un seul schéma les concepts d'environnement, de développement, de croissance et d'hormone végétale.

Lorsqu'en 1947, SIRONVAL reprend les expériences de HARTMAN, il le fait en pleine terre, en serre, avec des moyens de fortune. Il démontre que le contact du bourgeon d'un stolon avec la plante-mère en fleurs dans un environnement de jours longs détermine la formation d'une hampe florale normale, tandis que l'isolement du bourgeon par section du stolon fait avorter la floraison sans empêcher la croissance d'une tige feuillée, végétative. Il faut donc qu'un « stimulus », une hormone, fourni par la plante-mère en fleurs et en jours longs parvienne au bourgeon du stolon en contact. Il suffit d'une seule feuille adulte de la plante-mère pour que l'hormone soit fournie.

La traque de cette hormone commence en 1955 avec le travail que BOUILLENNE confie à CRAWFORD. Ce dernier cultive *Salvia splendens* en phytotron. Il se consacre à l'étude des changements du contenu des bourgeons qui, ayant jusque là produit des feuilles, commencent à faire des fleurs. Il constate des changements importants du métabolisme de base, respiration et photosynthèse, mais n'obtient aucune indication directe qui identifierait une hormone. Il observe cependant que le méristème apical des *Salvia* cultivés en jours longs s'arrondit à l'apex au cinquième nœud et « s'active » peu avant la formation des primordia floraux. Si une hormone intervient, c'est en parvenant au méristème de la tige – au méristème caulinaire – qu'elle agit (CRAWFORD, 1959).

Partant de là, en 1959, SIRONVAL, avec l'accord de BOUILLENNE, oriente un doctorant, BERNIER, vers l'étude approfondie du méristème apical de la tige chez *Sinapis alba*, et des changements qui y sont observés à la mise à fleurs en phytotron. BERNIER introduit au laboratoire des techniques histochimiques et décrit, avec minutie et précision, l'activité mitotique dans le méristème apical. Il conclut que, lorsque les *Sinapis* sont cultivés en jours longs, le méristème est le siège d'une évolution par phases ordonnées successives qui le fait passer d'un état végétatif à un état « inflorescentiel » final capable d'initier périodiquement des fleurs dans les flancs apicaux (BERNIER, 1964). Quand BERNIER publie sa thèse, BOUILLENNE est près de la retraite. Il la prend en 1967, mais continue à fréquenter sporadiquement l'Institut de Botanique jusqu'en 1969. Il s'éteint 3 ans plus tard.

BERNIER n'interprète pas ses résultats en écrivant en 1964 que, dans un environnement de jours longs, le méristème caulinaire de *Sinapis* en croissance se développe de phase en phase jusqu'à un « état » réceptif au message d'une

hormone qui le stimule à produire des fleurs. Comme DELARGE et PRÉVOT l'étaient dans les années 30, il reste réticent à l'égard d'une explication facile.

Dans les années 2004-2007 pourtant, une équipe de chercheurs du Max Planck Institut de Cologne, sous la direction de COUPLAND, démontre qu'une protéine synthétisée dans le phloème des feuilles d'*Arabidopsis*,

exposées à des jours longs, est transportée avec la sève jusqu'au méristème apical et y provoque la production de fleurs par un mécanisme dont les rouages sont très compliqués (CORBESIER & COUPLAND, 2005).

On ne peut pas rendre un hommage plus grand à la sagacité de BOUILLENNE qu'en reconnaissant à cette protéine les propriétés d'une hormone florigène.

Références bibliographies

- BERNIER G., 1964. – Étude histophysiologique et histochimique sur l'évolution du méristème apical de *Sinapis alba* L. cultivé en milieu conditionné et en diverses durées de jours favorables ou défavorables à la mise à fleur. *Mém. Acad. r. Belg., Cl. Sc.*, 26: 1-150.
- CORBESIER L. and G. COUPLAND, 2005. – Photoperiodic flowering of *Arabidopsis* ; integrating genetic and physiological approaches to characterization of the floral stimulus. *Plant Cell Environm.* 28 : 54 p.
- CRAWFORD R.M.M., 1959. – Changements morphologiques et métaboliques dans le bourgeon apical en relation avec le photopériodisme chez *Salvia splendens*. Thèse manuscrite déposée pour l'obtention du titre de Docteur en Sciences Naturelles de l'Université de Liège : 191 p.
- DELARGE L., 1941. – Étude de la croissance et de la ramification des racines in vitro. *Mém. Soc. r. Sc. Liège* 5 : 3-221.
- GASPAR Th., STREEL M., BERNIER G. et SIRONVAL C., 2005. – Raymond Bouillenne, Acad. Roy. Belg. Ann. 2005, *Notices* : 3 - 23.
- PREVOT P., 1939. – La néoformation des bourgeons chez les végétaux. *Mém. Soc. r. Sc. Liège*, 3 : 173-342.
- SIRONVAL C., 1951. – Recherches organographiques et physiologiques sur le développement du fraisier des quatre-saisons à fruits rouges. *Mém. Acad. r. Belg., Cl. Sc.*, 26 : 3-184.
- STREEL M., 1962. – Les savanes boisées à *Acacia* et *Combretum* de la Lufira Moyenne dans l'évolution de la végétation Katangaise. *Bull. Séances Acad. r. Sci. O-M.* 8(2) : 229-255.
- STREEL M., 1963. – La végétation tropophylle des plaines alluviales de la Lufira Moyenne (Relation du complexe végétation-sol avec la géomorphologie). F.U.L.R.E.A.C. Université de Liège. 242 p.

Publications de Raymond BOUILLENNE relatives à l' « écologie, la phytogéographie et la protection de la nature »

- 1925 Note sur des savanes équatoriales du Bas-Amazone. *Assoc. Franç. Avancement Sci.*, C. R. Congrès Liège, 1924 : 957-964.
- 1926 (avec BOUILLENNE-WALRAND M.) Évolution récente de la végétation des Hautes-Fagnes du plateau de la Baraque Michel, en Belgique. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique*, 58(2) : 187-201.
- 1934 Les eaux des tourbières du plateau de la Baraque Michel. *Ann. Soc. Géol. Belgique* 57 : 79-88.
- 1937 (avec BOUILLENNE-WALRAND M., DEFOSSEZ S., DUBOIS Ch., DAMBLON J. et WILLIAM A.) Les viviers du plateau de la Baraque Michel. *Bull. Soc. Roy. Sci. Liège* 6 : 404-427.
- 1937 (avec VAN BENEDEN A.) Le futur parc national des Hautes-Fagnes. Editions J. Plumhans, Verviers, 177 p.
- 1943 Ne compromettons pas l'équilibre des forces naturelles. Le sol, les réserves d'eau et la végétation. *Trav. Centre Étud. Eaux* 2:31-68.
- 1954 Le rôle des « Sphagnetalia » dans la vie des tourbières des Hautes-Fagnes. *Vegetatio* 5 - 6 : 66-71.
- 1955 (avec MOUREAU J. et DEUSE P.) *Esquisse écologique des facies forestiers et marécageux des bords du Lac Tumba.* Acad. Roy. Sci. Colon., Cl. Sci. Natur. et Médic., *Mém. In 8°*, N.S. 3 : 1-44.
- 1957 (avec STREEL M.) Évolution de la végétation dans une tourbière haute du plateau des Hautes-Fagnes après 20 ans (Fagne Wallonne). *Bull. Jard. Bot. Etat Bruxelles* 27 : 703-708.
- 1966 La réserve naturelle domaniale des Hautes-Fagnes de Belgique. *Minist. Agricult., Administr. Eaux et Forêts, Service Réserves Naturelles Domaniales et Conservation de la Nature, Trav.* 2 : 42 p.

Publications de Raymond BOUILLENNE et collaborateurs relatives à la « physiologie végétale »

- 1933 Substances formatrices de racines chez les plantes supérieures. *Bull. Soc. r. Bot. Belgique* 66 : 55-57.
- 1939 (avec BOUILLENNE-WALRAND M.) Teneur en auxines des plantules et hypocotyles inanitiés de *Impatiens balsamina* L. en rapport avec l'organogenèse des racines. *Acad. Roy. Belg., Cl. Sci.*, sér. 5, 25 : 473-490.
- 1951 (avec BOUILLENNE-WALRAND M.) Le phytotron de l'Institut Botanique de l'Université de Liège. *Bull. Soc. r. Sci. Liège, Mém. in 8°*, 20 : 1-61.
- 1952 (avec BOUILLENNE-WALRAND M.) Recherches sur la rhizogenèse. Transport non polaire de la rhizocaline dans les épicotyles de *Impatiens balsamina* L. et de *Phaseolus vulgaris* L. *C. R. Recherches, I.R.S.I.A.* 6 : 95-111.
- 1953 (avec FOUARGE M.) Étude d'un nouveau type d'éclairage fluorescent pour la culture en serre. *Bull. Soc. Hortic. Liège* 8:72-80.
- 1966 (avec BRONCHART R., GASPAR Th. et TROUPIN G.) Les phytohormones et l'organogenèse. *Congrès et Colloques Univ. Liège*, 38, 430 p.

Observations concernant la présence de deux taxons appartenant au genre *Abietinella* en Picardie et à ses abords

J.R. WATTEZ *

RÉSUMÉ

Abietinella abietina et *A.hystrix* sont deux Bryophytes taxonomiquement voisins qui ont été longtemps confondus. Leur répartition dans un territoire se situant dans la partie occidentale du nord de la France a été précisée et cartographiée. *A.hystrix* y prédomine largement ; son comportement au sein des bryocénoses terricoles et calcicoles régionales a été envisagé.

ABSTRACT

Among the bryophytes, *Abietinella abietina* and *A.hystrix* are two neighbouring taxa which have long been mixed up. Their geographical breakdown in a territory located in the western part of the North of France has been defined and mapped. *A. hystrix* widely predominates; its behaviour within the regional terrestrial and calcareous bryocenoses has been considered.

* 14 rue François Villon, F-80 000 Amiens, France

INTRODUCTION

La richesse floristique et la diversité phytocénotique des grandes dénivellations crayeuses (habituellement désignées sous le nom de «larris»), caractéristiques des paysages de la Picardie occidentale sont désormais bien connues. Bon nombre d'études et de mémoires ont souligné ces particularités qui n'avaient pas échappé aux botanistes herborisant dans la seconde moitié du 19^e siècle.

Vraisemblablement marqués par les destructions de la première guerre mondiale, les botanistes locaux prêtèrent moins d'attention aux larris dans l'entre-deux-guerres ; ce fut un botaniste britannique, F. ROSE (1921-2006) qui les redécouvrit et fit connaître leur valeur biocénotique.

L'un des mérites de ROSE fut d'attirer l'attention sur les Bryophytes que les botanistes n'avaient que trop négligées ; l'auteur de ce mémoire eut la chance de le connaître et d'être incité par lui à s'intéresser aux Bryophytes et à les récolter.

Plusieurs publications successives ont permis de compléter les connaissances sur la bryoflore régionale (WATTEZ 1999, 2000 entre autres); de surcroît, depuis une

dizaine d'années, J.C. HAUGUEL (Conservatoire des sites naturels de Picardie) a notablement enrichi la liste régionale des mousses et des hépatiques.

L'une des mousses les plus remarquables que l'on observe sur les larris de la Picardie est *Rhytidium rugosum* dont la belle couleur d'un brun mordoré retient l'attention. BOULLET et WATTEZ (1988) se sont intéressés à sa répartition et à ses affinités sociologiques.

Or, les taxons appartenant au genre *Abietinella* accompagnent souvent *R. rugosum* mais leur répartition était connue de manière imprécise dans la France septentrionale. Là encore, ce furent F. ROSE et son élève P.A. STOTT qui soulignèrent l'importance de bien distinguer *A. abietina* antérieurement signalée et *A. hystrix* qui n'était pas citée dans les catalogues de Bryophytes régionaux.

Depuis près de quarante ans, des récoltes personnelles et méthodiques de mousses appartenant au genre *Abietinella* lors des prospections botaniques effectuées dans la partie occidentale du nord de la France (Pas-de-Calais, Somme et Oise), occasionnellement ailleurs, ont permis de rassembler des échantillons suffisamment nombreux pour réaliser une cartographie fiable de la présence de ces deux taxons proches mais méconnus.

CARACTÉRISTIQUES DU GENRE *ABIETINELLA* ET DES TAXONS CONCERNÉS

Le genre *Abietinella* C. Müll. fait partie de la famille des Thuidiacées, laquelle est scindée en quatre sous-familles. Celle des Euthuidioïdées comporte deux genres :

- *Thuidium* B. S. et G., riche d'une centaine d'espèces, réparties en deux sous-genres *Euthuidium* et *Thuidiella* ; dans le genre *Thuidium*, la tige primaire est rampante ou disposée à l'horizontale
- *Abietinella* C. Müller comprenant, selon les auteurs, une ou deux espèces chez lesquelles la tige primaire est dressée ; elle n'est qu'une fois pennée.

Les opinions des auteurs divergent quant au genre auquel on doit rattacher ces deux taxons ; SMITH (1978), CORLEY et al. (1981) leur conservent une place dans le genre *Thuidium* et il en est de même pour I. DUELL-HERMANN (1981). Pour des raisons de commodité, la dénomination suivante a été conservée : *Abietinella abietina* et *A. hystricosa*.



Fig. 1. – *A. abietina* (gauche) et *A. hystricosa* (droite)
(Photo : G. SULMONT)

SMITH (1978) indique quels sont les caractères discriminants permettant de séparer ces deux taxons longtemps confondus. Ils concernent tout d'abord le port ; les feuilles d'*A. hystricosa* sont moins appliquées sur la tige que celles d'*A. abietina* ; dans l'ensemble, *A. hystricosa* présente un aspect plus « ébouriffé » (Fig. 1). Mais, les caractères portent essentiellement sur :

- la forme des feuilles : celles d'*A. hystricosa* sont plus grandes, allongées et elles se prolongent par un apex caractéristique (Fig. 2), alors que celles d'*A. abietina*

sont plus petites et de forme arrondie ; seul un petit acumen les surmonte généralement.



Fig. 2. – *A. hystricosa* (feuilles)
(Photo : G. SULMONT)

- la forme des cellules : elle s'accorde logiquement avec la forme des feuilles ; aux cellules allongées observées chez *A. hystricosa*, s'opposent les cellules arrondies notées chez *A. abietina* (Fig. 3).

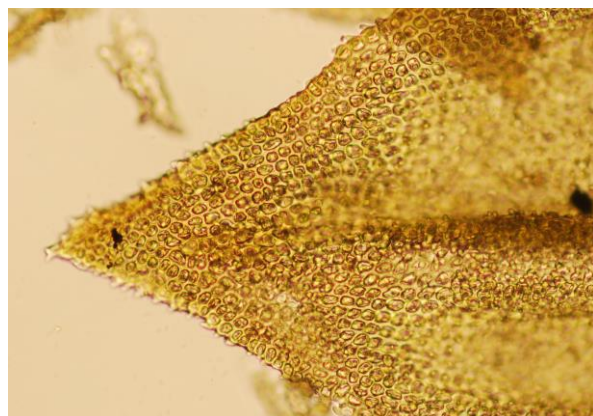


Fig. 3. – *A. abietina*
(Photo : G. SULMONT)

Toutefois, les choses se compliquent : ainsi que l'envisage SMITH (1978) « des formes intermédiaires peuvent se rencontrer occasionnellement » ; sans doute est-ce pour cette raison que cet auteur considère *A. hystricosa* comme une sous-espèce d'*A. abietina*. Ces formes intermédiaires se sont révélées fréquentes dans la région parcourue.

En tenant compte d'une méthodologie « de taxonomie moderne », I. DUELL-HERMANN (1981) a réalisé une étude approfondie concernant *A. abietina* et *A. hystricosa*, mesurant et évaluant les proportions des cellules et des feuilles selon des méthodes statistiques et en tenant compte de neuf paramètres différents. A l'issue de ce travail, l'auteur concluait que *A. hystricosa* devait être considéré comme « une variété d'*A. abietina* ». Dans la présente note, une étude biométrique similaire n'a pas été réalisée sur les échantillons récoltés en Picardie.

DONNÉES BIBLIOGRAPHIQUES RÉGIONALES

Les indications figurant dans les Catalogues de Bryophytes régionaux (datant de la fin du 19^e s.) ne mentionnent que la présence d' *A. abietina*. On doit distinguer par conséquent les références antérieures à la parution du Catalogue de ROSE (1964) avant de rapporter celles qui figurent dans celui-ci.

Références anciennes citant *A. abietina* :

- Département du Nord : BOULAY (1878-79) Vimy, Cousolre (sur schistes), BOULY DE LESDAIN (1910) « A.C. Dunes fixées, pannes sèches, dunes internes de Ghivelde », CARPENTIER (1912 cité par LACHMANN 1951) « schistes famenniens de Saint-Hilaire », LACHMANN (1951) coteau de Baives, BOREL et LACHMANN (1951) monts de Baives.
- Département du Pas-de-Calais : GASILIEN (1894) Saint-Omer, GENEAU DE LAMARLIÈRE (1895) a fait la synthèse des observations antérieures effectuées çà et là par plusieurs auteurs et il ajoutait « cette espèce est rare ou a passé inaperçue dans le Nord et le Pas-de-Calais ; elle est très commune dans la Somme », LERICQ (1964) note la présence d' *A. abietina* dans la pelouse rase à fétuques à Teneur et à Hericourt (dans le Ternois).
- Département de la Somme : BOUCHER DE CRÉVECOEUR (cité par GONSE 1907) bois d'Espagne, près d'Abbeville, ELOY DE VICQ et WIGNIER (1877) plusieurs localités dans la région d'Abbeville (où résidait DE VICQ) ; « bois du cap Hornu, abondant sur les monts Caubert », GONSE (1885) « très commun et non fructifié ».
- La note de P. ALLORGE (1930), intitulée : « Une mousse nouvelle pour la flore parisienne : le *Thuidium hystricosum* ». En révisant les collections de l'herbier de Cryptogamie du Muséum de Paris il identifia *T. hystricosum* à partir d'une récolte effectuée par PRÉAUBERT en 1882, à Agnetz (Oise), « sur calcaire grossier ». ALLORGE mentionne les caractères permettant de distinguer cette espèce « rarement signalée, à aire encore mal connue ». Il indiquait également les sites où *T. hystricosum* avait été observé en France et en Espagne. Il semble toutefois que la parution de cette note n'ait eu que peu d'impact puisque il fallut attendre une trentaine d'années avant que ROSE ne signale sa présence en Picardie et dans l'Artois.
- Les observations de F. Rose : cet auteur mentionne quatre pointages d' *A. abietina* : Caubert (1958), Berny-sur-Noye (1959), Corbie (1966) ainsi que Boffles (1961), dans le sud du Pas-de-Calais, mais il a surtout noté la présence d' *A. hystricosa* en une dizaine de localités situées dans la région amiénoise. Il indique avoir également observé cette mousse dans une dizaine de sites du Pas-de-Calais, en reprenant pro parte les observations (apparemment demeurées inédites) de P.A. Stott ; elles étaient situées dans le Montreuillois et la région d'Hesdin.

Dans l'Aisne, STOTT et ROSE (1971) avaient noté la présence d' *A. abietina* et d' *A. hystricosa* sur les pelouses calcicoles (sur calcaire lutétien) à Mons-en-Laonnois et près de Parfondru.

LOCALISATION DES OBSERVATIONS

Dans la plupart des cas, les indications de localités ont été rapportées au village le plus proche ; les échantillons ont été récoltés entre 1972 et 2012.

A. hystricosa (Fig. 4)

- Pas-de-Calais : Estréelles et Marant près de Montreuil, Contes près d'Hesdin, Linzeux et Boffles, Noeux-les-Auxi, Bouret-sur-Canche, Rebreuve-sur-Canche.
- Somme : au littoral : Le Crotoy et au nord du fleuve : Miraumont, bois de Frohen, Grouches, Vadencourt, Fréchencourt, Contay, entre Saint-Gratien et Molliens-au-Bois, Vauchelles-les-Domart, Lanches, Brucamps, Beauval, Canaples, lisière du bois de Vignacourt, Frémont, entre Flixecourt et Picquigny, parc du château de Flixecourt.
- À proximité de la vallée de la Somme : L'Étoile, Cockerel, Longuet, Villers-sous-Ailly, Yzeux, Tirancourt, falaise de Daours, Heilly, Vaux-sur-Somme, Sailly-le-Sec, Sailly-Laurette, La Tinquette près de Bray, Fontaine-les-Cappy.

Les autres pointages sont tous situés au sud du fleuve ; il est possible de les répartir comme suit :

- au sud-ouest du département : Montmarquet, Neslette, Blangiel, Gauville, Le Quesne, Bouttencourt, La Chapelle-sous-Poix, bois du Quesnoy, proche de Poix, Gouy-l'hôpital, Bezencourt, Coucelles-sous-Moyencourt, Étréjust, Saint-Aubin-Montenoy, Molliens-Vidame, Fluy, Le Mesge, Saisseval, Fourdrinoy, Méricourt-en-Vimeu, larris de Tenfol à Picquigny, Bois de Cavillon, entre Ferrières et Saveuse, Clairly-Saulchoy, Taisnil, Namps-au-val, Méreaucourt, Thoix.
- dans le Santerre : Framerville, Foucaucourt, Cayeux, Fay, L'Echelle-Saint-Aurin, Aubercourt, Demuin, Caix, lisière du bois d'Hangest.
- dans le sud-Amiénois : Saint-Fuscien, le Culmont à Vers sur Selle, Bacouel-sur-Selle, Plachy-Buyon, entre Hébecourt et Vers, lisière du bois de Boves, Sains-en-Amiénois, Grattepanche, bois de Guyencourt, Saint-Sauflieu, Fransures, Rogy, Le Bosquel, bois des Ramées près d'Ores-maux, Remiencourt (vallée Notre-Dame), Conty, Fleury-les-Conty, Loeuilly-Outre-l'eau, Braches, Chirmont, Morisel, Mailly-Raineval, Epagny, Berny-sur-Noye, Hallivillers.
- à proximité de Montdidier : bois du Hamel près de Pierrepont, Plessier-Rozainvillers, Contoire-Hamel, Montdidier, Villers-Tournelle, Cantigny, Gratibus, Mesnil-Saint-Georges, Courtemanche, Fontaine-

sous-Montdidier, Bois de la Folie à Malpart, Quiry-le-Sec.

- Oise (partie occidentale du département) : Bonneuil-les-eaux, Vendeuil-Caply, Troussencourt, Beaudéduit, Les Plantis à Hardivilliers, Gouy-les-Groseillers, Laverrière, Lavacquerie, Fontaine-Bonneleau, Croissy-sur-Celle, Beaudéduit, Offoy, Blancfossé, Le Gallet, Le Saulchoy, Bacouel, Montcrux, Vésigneux près de Paillart, Rouvroy-les-Merles, Welles, bois Vidame près de Choqueuse-les-Bénards, Saint-Maur, Fontaine-Lavaganne, Gaudechart, Thérines, Bois-Bailly à Marseille-en-Beauvaisis, le Petit-Blicourt, Saint-Valéry-sur-Bresle, le Mont-Sainte-Hélène.
- Oise (partie sud du département) : Saint-Vaast-les-Mello, Thury-sous-Clermont, Silly-Tillard, Hadancourt, Lardières, Bornel, Montchavert, Lortel près de Bulles, Vaumont près de Maignelay, Saint-Martin-au-bois.
- Oise (est du département) : Dreslincourt, en forêt de Carlepont, Saint-Sauveur-les-Verberie, Thiescourt.
- Autres récoltes : Seine-Maritime : Freusleville (vallée de la Varenne), Mauquenchy près de Forges-les-eaux ; Eure : au dessus des Andelys ; Aisne : Faucouzy, Thenelles, Camp de Sissonne, coteau de Chartèves ; Bourgogne : Bussy-le-Grand ; Berry (dépt. du Cher) : Saint-Ambroix ; Franche-Comté : Bulles près de Pontarlier, Les Planches près d'Arbois ; Provence : Malaucène (Vaucluse) ; Belgique : Vierves-sur-Viroin (Calestienne).

A. abietina (Fig. 5)

- Somme : Septoutre près d'Ainval, Fluy (la vallée aux cailloux), Bois de Lozières près d'Ailly-sur-Noye, près de Le Bosquel.
- Oise : Lardières près de Méru, bois Defon à Rubescourt, Béthizy (sur sables calcarifères).
- Aisne : compte tenu des caractéristiques bioclimatiques du Laonnais et du Soissonnais, la présence d'*A. abietina* y est plus que probable ; HAUGUEL (2010) l'a observé à Oeuilly.
- Ardennes : La Roche à Wagnes entre Chooz et Rancennes.
- Essonne : Valpussieux.
- Berry (Dépt. Cher) : Effes, près de Corquoy.
- Loire : chapelle de Saint-Bonnet-le-Coureau.
- Franche-Comté : Le désert près de Cayron.
- Provence : sous-bois à mi-chemin de la montée au Ventoux.
- Hautes-Alpes : près du fort des Têtes dominant Briançon.

Échantillons présentant des caractères intermédiaires

- Somme : au nord du fleuve : bois entre Picquigny et Flixecourt ; à proximité de la vallée de la Somme,

Long, Longuet, Hangest-sur-Somme ; au sud ouest du département : larris de Tenfol près de Picquigny, entre Breilly et Fourdrinoy, Mont Rétaux près de Namps-au-val, Taisnil, Plachy-Buyon, Courcelles sous Moyencourt.

- dans le Santerre : L'Échelle-Saint-Aurin (carrière).
- dans le sud-Amiénois : entre Estrées-sur-Noye et Jumel, Le Bosquel, Remiencourt (vallée Notre-Dame) ; à proximité de Montdidier : Pierrepont-sur-Avre, Contoire-Hamel, Courtemanche, Ayencourt-le-Monchel.
- Oise : partie nord et ouest du département, Bacouel, Hardivilliers, Troussencourt ; sud du département : bois Defon près de Rubescourt, Lortel près de Bulles, Thury-sous-Clermont, Mont-César près de Bresles ; est du département : Dreslincourt, Béthizy (près du stade), Suzoy, Autrèches, Attichy, Saint-Pierre-les-Bitry.

L'ensemble de ces récoltes est conservé par l'auteur de l'article.

COMMENTAIRES DES CARTES DE RÉPARTITION

Dans l'ensemble, *A. hystricosa* est régulièrement présent dans les départements de la Somme et de l'Oise mais il se raréfie dans le Ponthieu et dans l'Oise dite «normande» ; il est moins fréquent par contre dans le département voisin du Pas-de-Calais (Artois et surtout Boulonnais).

Inversement et contrairement à ce qu'indiquaient les anciens catalogues, *A. abietina* est rare dans la région prospectée ; sa présence, généralement discrète n'est attestée qu'en une dizaine de localités, bien souvent sous forme de petites populations, voire de brins s'insinuant dans des plages plus importantes de Muscinées calcicoles, xérophiles. Mais, il importe de reconnaître l'existence d'échantillons offrant des caractères intermédiaires entre ces deux taxons ; ils concernent la taille et la forme des feuilles, la forme des cellules du limbe ainsi que la diversité foliaire observée sur une même tigelle. Après avoir effectué des comparaisons avec des échantillons provenant des Alpes et du Massif central, le caractère «intermédiaire» d'un bon nombre de récoltes faites en Picardie a été confirmé.

La cartographie de celles-ci (Fig. 6) a révélé que ces «occasional forms intermediate» (en reprenant les termes de Smith 1978) étaient principalement concentrées dans un îlot localisé à l'ouest et surtout au sud d'Amiens. Cette localisation préférentielle confirme les caractéristiques bioclimatiques du sud-Amiénois, antérieurement envisagées par WATTEZ (1980-1982).

CARACTÉRISTIQUES ÉCOLOGIQUES

L'un comme l'autre de ces deux taxons sont des espèces basiphiles (calcicoles en ce qui concerne la Picardie), également héliophiles ; elles régressent lorsque les ligneux colonisent les sites dans lesquels elles étaient implantées.

I. DUELL-HERMANN (1981) a souligné le caractère plus mésophile d'*A. hystricosa* par rapport à *A. abietina*, confirmant les observations antérieures d'Allorge (1930) : « le *T.hystricosum* se rencontre dans des stations moins sèches et moins éclairées ».

Compte tenu des caractéristiques bioclimatiques de la Picardie occidentale, GEHU et BOURNIQUE (1984, cités par WATTEZ 2012) estimaient que la Picardie occidentale (c'est à dire la plus grande partie du département de la Somme) appartenait à l'étage collinéen sub-humide ; dans ces conditions, il est logique qu'*A.hystricosa* prédomine dans cette région (élargie à l'ouest du département de l'Oise) au détriment d'*A.abietina* qui préfère des conditions climatiques davantage xéro-thermophiles.

En ce qui concerne la localisation stationnelle des populations d'*A.hystricosa*, elle est la suivante :

pelouses des larris	45
corniches des carrières de craie	41
talus routiers ou ferroviaires	30
lisières ensoleillées des bois	18
bermes et chemins herbeux	12
divers (friches, parcs...)	5
sables calcaires (dans le Valois)	1
sables dunaires	1

REMARQUES CONCERNANT LES ASSOCIATIONS BRYOPHYTIQUES

La place occupée par les deux taxons considérés a fait l'objet de l'attention des botanistes et des bryologues qui se sont intéressés aux bryocénoses :

- I. DUELL-HERMANS (1981) note la cohabitation fréquente d'*A.abietina* avec *Entodon concinnus*, *Rhytidium rugosum* et *Homalothecium lutescens*.
- WOLKINGER et PLANK (1981) estiment que «les pelouses sèches jouent...un rôle comme refuge pour de nombreux cryptogames xéro-thermophiles» ; en ce qui concerne les Bryophytes, ils citent comme caractéristiques *A. abietina*, *R. rugosum* et *H. lutescens*
- VON HÜBSCHMANN (1986) estime qu'*A. abietina* fait partie des caractéristiques du *Rhytidio-Entodontetum orthocarpi* décrit par STODIEK en 1937 ; l'auteur précise soigneusement la localisation stationnelle de cette association calcicole, xérophile et thermophile ; il mentionne plusieurs bryocénoses antérieurement décrites qu'il pense pouvoir rapporter au *Rhytidio-Entodontetum*.
- BARDAT et HAUGUEL (2002) mentionnent à la fois le *Rhytidio-Entodontetum* de STODIEK et l'*Abietinellum abietinae*, également décrit par STODIEK ; ces deux associations prennent place dans l'alliance de l'*Abietinellion abietinae* GIACOMINI et NEUMAYR 1971.

Récemment PUGLISI et PRIVITERA (2012) ont repris l'*Abietinellum abietinae* de STODIEK et l'alliance de l'*Abietinellion* de GIACOMINI et ils les situent dans la classe des *Pleurochaeto squarrosae-Abietinelletea abietinae* Marstaller 2002.

À deux reprises, l'auteur de cette étude a signalé la présence d'un représentant du genre *Abietinella*,

- d'une part, dans les banquettes chaméphytiques dominées par *Helianthemum nummularium* (FOCQUET et WATTEZ 1979),
- d'autre part, au sein des plages de *Rhytidium rugosum* qui colonisent la pierraille crayeuse dans les secteurs les plus xériques des grands larris de la Picardie occidentale (BOULLET et WATTEZ 1988).

Mais il était prudemment indiqué *Abietinella* cf. *hystricosa*. Tous les échantillons antérieurement récoltés ont été étudiés et dans la quasi-totalité des cas, il s'agit d'*A. hystricosa*, susceptible toutefois de se trouver en mélange avec des «formes intermédiaires».

La présence d'*A. hystricosa* dans les bryocénoses à *R. rugosum* sur les banquettes à *Helianthemum nummularium* est reprise dans le tableau 1.

	bryocénoses à <i>R. rugosum</i>	banquettes à <i>H. nummularium</i>
<i>Rhytidium rugosum</i>	32	6
<i>Abietinella hystricosa</i>	6	6
<i>Entodon concinnus</i>	2	-

TABLEAU 1. – Exemple de distribution de *A. hystricosa*

La question se pose de savoir si les Bryophytes doivent être intégrées dans les phytocénoses regroupant les plantes vasculaires ou bien si elles peuvent à elles seules constituer des bryocénoses distinctes. BARDAT et al. ont envisagé ce problème de méthodologie lors du colloque organisé en octobre 2012 à l'initiative de la Société française de Phytosociologie.

Selon eux et dans le cas des Bryophytes «les communautés les plus autonomes (terricoles, corticoles, épilithiques, saprolignicoles) sont à même de constituer des unités phytosociologiques en soi et donc à être intégrées à un synsystème qui leur est propre».

Il semble que ce soit le cas des bryocénoses auxquelles participent les *Abietinella* ; le relevé de végétation ci-joint permet de se faire une idée sur ce problème de méthodologie (Tableau 2).

Talus crayeux ensoleillé, été 2011, surface : 6m ² ,	
strate bryophytique : 60%	strate phanérogamique : 70 %
<i>Abietinella hystricosa</i> 3 <i>Homalothecium lutescens</i> 1 <i>Entodon concinnus</i> +	<i>Thymus praecox</i> 4 <i>Helianthemum nummularium</i> 1 <i>Galium verum</i> 2 <i>Scabiosa columbaria</i> +, <i>Pimpinella saxifraga</i> + <i>Ononis repens</i> + <i>Eryngium campestre</i> 1 <i>Origanum vulgare</i> 1 <i>Agrimonia eupatoria</i> + <i>Viola hirta</i> + <i>Centaurea sp.</i> + <i>Brachypodium pinnatum</i> 2 <i>Koeleria pyramidata</i> 1 <i>Trisetum flavescens</i> + <i>Festuca sp.</i> + <i>Viburnum lantana pl.</i> + <i>Craetagus monogyna pl.</i> +

Tableau 2. – Relevé de végétation en lisière du bois de Neuilly, non loin de Fourdrinoy (80)

CONCLUSION

La récolte patiemment poursuivie de nombreux échantillons des deux taxons se rapportant au genre *Abietinella* a permis de rendre compte de leur répartition en Picardie occidentale. La variété *hystricosa* prédomine largement mais des formes intermédiaires avec la variété *abietina* ne sont pas rares. Mais, peut-être, doit-on parler plutôt d'écomorphoses? Comme toutes deux sont implantées sur les larris et à leurs abords, cette mise au point apporte des précisions sur les communautés de bryophytes inféodées à ces grandes dénivellations si caractéristiques du paysage des pays de la craie.

REMERCIEMENTS

Ce travail est le résultat, bien tardif mais reconnaissant, des conseils provenant de trois botanistes et bryologues britanniques, E.C WALLACE†, F. ROSE† et P.A. STOTT. Je tiens aussi à remercier J.C. HAUGUEL qui a relu le texte de cet article et dont j'ai pris en compte les remarques pertinentes et G. SULMONT qui a réalisé les photographies.

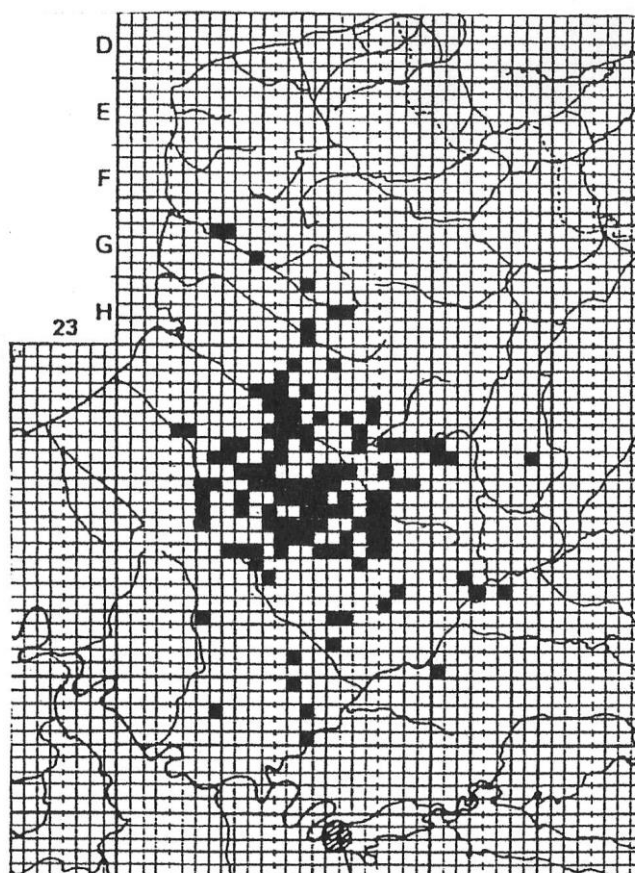


Fig. 4. – Distribution de *Abietinella hystricosa* dans la dition. (maillage IFFB 4×4 km)

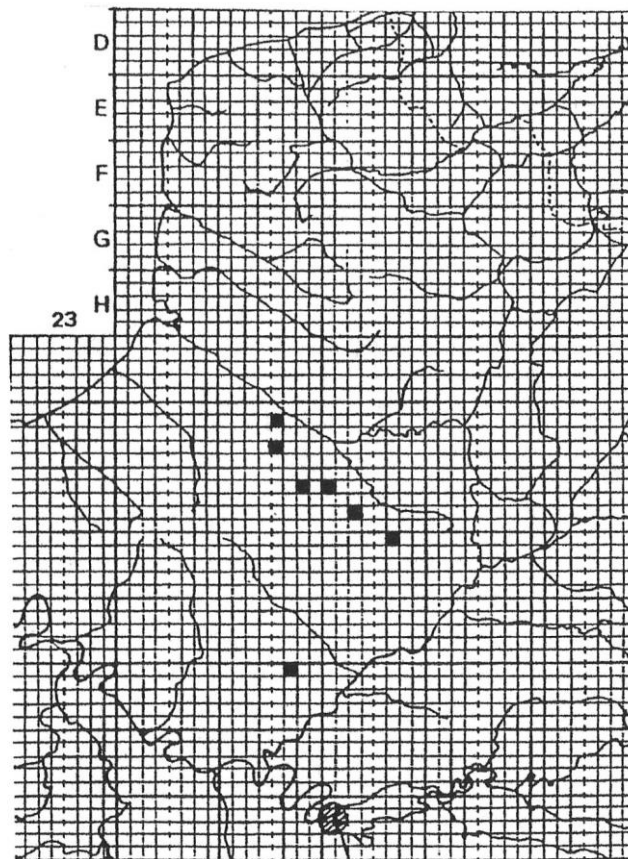


Fig. 5. – Distribution de *Abietinella abietina* dans la dition.
(maillage IFFB 4×4 km)

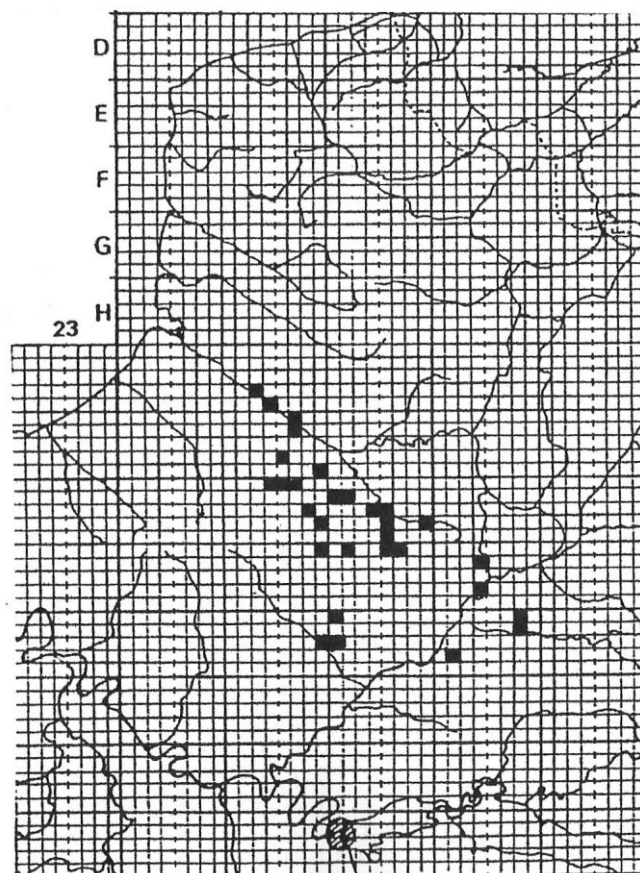


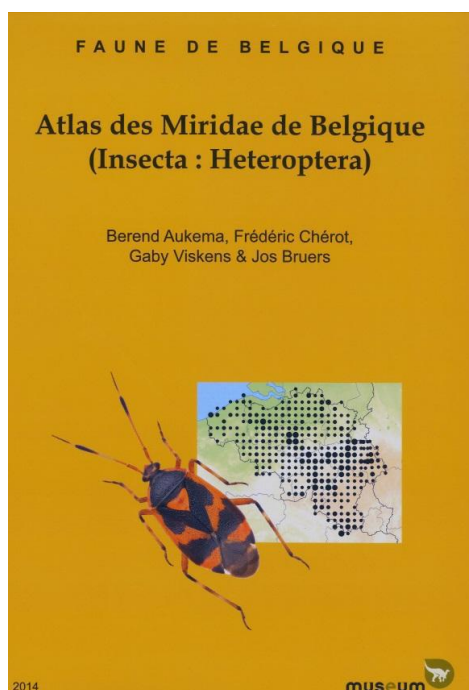
Fig. 6. – Distribution des formes intermédiaires de *Abietinella*
dans la dition. (maillage IFFB 4×4 km)

Références bibliographiques

- ALLORGE P., 1930. – Une mousse nouvelle pour la flore parisienne : le *Thuidium hystricosum*. *Revue Bryologique-Lichénologique*, III (3) : 141-142
- BARDAT J. et HAUGUEL J.C., 2002. – Synopsis bryosociologique pour la France. *Cryptogamie-Bryologie*, 23(4) : 279-343 (p. 294).
- BARDAT J., HUGONNOT V. et BOULLET V., 2012. – La place des Bryophytes dans la synsystème des végétaux vasculaires. *Colloque «Les prodromes des végétations d'Europe»*. Octobre 2012. Résumé. 2 p.
- BOREL A. et LACHMANN A., 1951. – Lichens et mousses des monts de Baives. *Bull. Soc. Bot. Nord France*, 4 : 74-80.
- BOULAY N. (abbé), 1878-1879. Révision de la flore des départements du nord de la France. Savy. Paris. Fasc. 2. 43 p.
- BOULAY N. (abbé), 1878-1879. Révision de la flore des départements du nord de la France. Savy. Paris. Fasc. 3. 58 p.
- BOULLET V. et WATTEZ J.R., 1988. – Les peuplements de *Rhytidium rugosum* de la Picardie. Leur intérêt biogéographique et leurs caractères socioécologiques. *Doc. Phytosoc.* XI : 221-234.
- BOULY DE LESDAIN N., 1910. – Muscinées des environs de Dunkerque. *Mémoires Soc. Sc. Nat. Math. Cherbourg* 37 : 277-320.
- CORLEY M., CRUNDWELL A., DÜLL R., HILL M. and SMITH. A., 1981. – Mosses of Europe and the Azores. An annotated list of species with synonyms of the recent literature. *Journal of Bryology* 11 : 609-689.
- DUELL-HERMANN L., 1981. – Spezielle Untersuchungen zur modernen Taxonomie von *T. abietinum* und der Varietät *hystricosum*. *Journal of Bryology* 11(3) : 467-488.
- ELOY DE VICQ L.B. et WIGNIER C., 1877. – Catalogue raisonné des mousses de l'arrondissement d'Abbeville. Savy. Paris. 42 p.
- FOCQUET P. et WATTEZ J.R., 1979. – Le groupement à *Helianthemum nummularium* subsp. *nummularium* des lisières forestières ensoleillées en Picardie occidentale et à ses abords. *Coll. Phytosoc.* VIII. *Lisières forestières* : 431-444 + 1 tableau.
- GASILIEN (Frère), 1894. – Promenades bryologiques aux environs de Saint-Omer. *Revue Bryologique* 21 : 71-75.
- GENEAU DE LAMARLIÈRE L., 1895. – Catalogue des Cryptogames vasculaires et des Muscinées du nord de la France. *Journal de Botanique* 9/10 : 78 p.
- GONSE E., 1885. – Catalogue des Muscinées du département de la Somme. *Mémoires Soc. Linn. Nord France* VI : 67 p.
- GONSE E., 1908. – Les Muscinées de la Somme de l'herbier Boucher de Crèvecœur. *Bull. Soc. Linn. Nord France* 341/342 : 258-265.
- HAUGUEL J.C., 2010. – Compte-rendu de la session Bryophytes dans l'Aisne (5-2010). *Bull. Soc. Linn. Nord Picard.* 28 : 63-102.
- LACHMANN A., 1951. – Quelques mousses nouvelles pour le département du Nord. *Bull. Soc. Bot. Nord France*, 4 : 25-27.
- LACHMANN A., 1951. – Nouveau complément au catalogue des Muscinées du Nord. *Bull. Soc. Bot. Nord France*, 4 : 62-64.
- LERICQ R., 1964. – Les pelouses du Ternois. *Bull. Soc. Bot. Nord France*, 17 : 269-275.
- PUGLISI M. et PRIVITERA M., 2012. – A synopsis of the italian Bryophytes vegetation. *Cryptogamie-Bryology*, 33(4) : 357-382.
- ROSE F., 1964. – Contribution pour une flore des Bryophytes du nord de la France. *Bull. Soc. Bot. France. C.R. 90ème session extraordinaire*, 111 : 209-238.
- SMITH A.J., 1978. – The moss flora of Britain and Ireland. Cambridge Un. Press, 706 p. (p.531-533).
- STOTT P.A. et ROSE F., 1971. – Contribution à la flore des Bryophytes et des Lichens du Laonnois. *Bull. Soc. Bot. Nord France*, 24 : 155-159.
- VON HÜBSCHMANN A., 1986. – Prodrum der Moosgesellschaften Zentraleuropas. Cramer éd. 413 p.
- WATTEZ J.R., 1980. – Le chêne pubescent (*Q. lanuginosa* Thuill.) dans le département de la Somme. Un îlot de végétation thermophile continentale dans le sud-Amiénois. *Bull. Soc. Linn. Nord France*, N.S. 2 : 15-29.
- WATTEZ J.R., 1982. – Le chêne pubescent (*Q. lanuginosa* Thuill.) dans le sud-Amiénois (suite et fin). *Bull. Soc. Linn. Nord France*, N.S. 3 : 35-52.
- WATTEZ J.R., 1999. – Troisième note sur la répartition des Bryophytes dans le nord de la France. *Bull. Soc. Linn. Nord France*, 17 : 44-59.
- WATTEZ J.R., 2000. – Quatrième note sur la répartition des Bryophytes dans le nord de la France. *Bull. Soc. Linn. Nord France*, 18 : 45-56.
- WATTEZ J.R., 2012. – La flore calcicole de la Picardie occidentale et celle de régions voisines ; similitudes et différences. *Adoxa*, 72 : 1-19.
- WOKINGER F. et PLANK. S., 1981. – Les pelouses sèches en Europe. Conseil de l'Europe. *Collection Sauvegarde de la Nature*, 21. 57 p. + 11 cartes.

LIVRES RÉCENTS

AUKEMA B., CHÉROT F., VISKENS G & BRUERS J., 2014 – Atlas des Miridae de Belgique (Insecta : Heteroptera). Faune de Belgique. Institut royal des Sciences naturelles de Belgique. Bruxelles. 311 p. ISBN : 9789073242333. Prix : 60 € (frais d'envoi non compris) Commande : Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, rue Vautier 29, B-1000 Bruxelles, Belgique. ou commandes@sciencesnaturelles.be



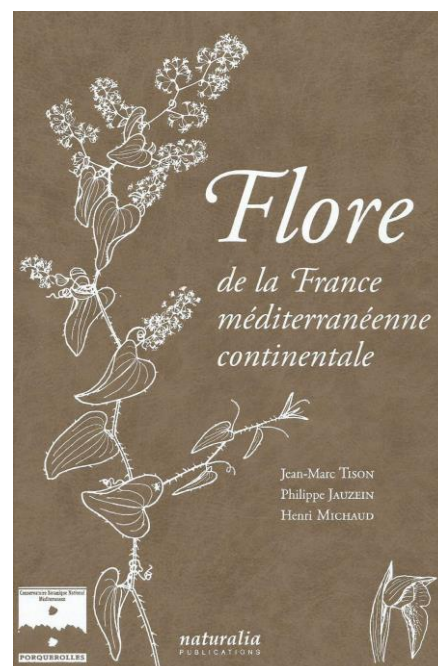
La Belgique compte plus de 600 espèces de punaises. Malgré leur grande diversité de formes et de modes de vie, peu de recherches sont consacrées à l'étude de ces insectes. C'est pourquoi ce nouveau livre répond au manque de données en tout cas en ce qui concerne les *Miridae*. Cette famille, représentée par 231 espèces en Belgique, est la plus riche famille de punaises de notre pays. Outre les données de répartition, cet atlas fournit des informations sommaires sur l'écologie, l'habitat et le statut des espèces, réfère aux travaux d'identification et aux photos publiées, et enfin, procure une liste exhaustive de la littérature belge concernant les Miridés. Ce livre étant en premier lieu un atlas de distribution, il met l'accent sur les occurrences et la distribution des espèces de *Miridae* en Belgique. Il fournit, pour chacune d'entre elles, une carte de distribution à l'échelle nationale avant 1980, une carte à l'échelle nationale depuis 1980, une carte à l'échelle européenne et un phénogramme. C'est la première fois que ces informations concernant les *Miridae* belges sont compilées et c'est également une bonne base pour les recherches futures sur cette famille. Ce livre compte 311 pages et est entièrement en couleur. C'est un ouvrage de référence pour les naturalistes passionnés et les chercheurs, notamment dans le domaine de l'agriculture, sachant que certaines espèces de *Miridae* peuvent être nuisibles aux cultures, alors que des espèces prédatrices peuvent être utilisées dans la lutte biologique.

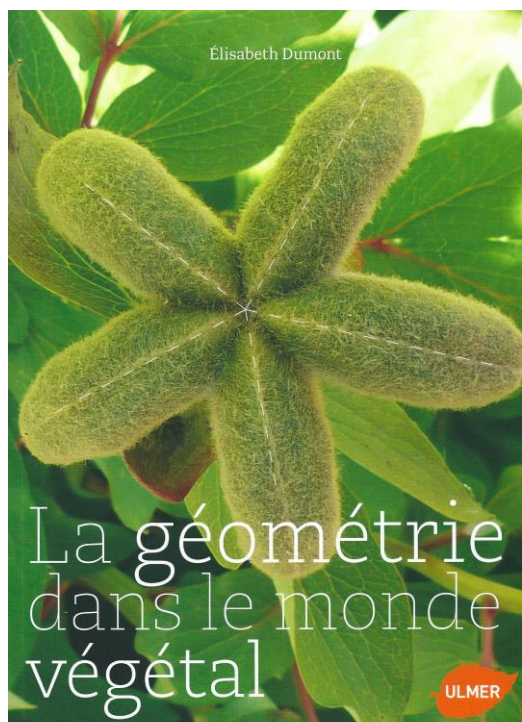
Th. BACKELJAU

TISON J.M., JAUZEIN Ph. & MICHAUD H., 2014. – Flore de la France méditerranéenne continentale. Naturalia Publications et Conservatoire botanique national méditerranéen (Porquerolles). 2078 p. ISBN 978-2-909717-90-6. Prix : 96 €. Commande : www.floremed.com/flore-de-la-france-mediterraneene-continental

La flore de la région Provence-Alpes-Côte d'Azur, la 'PACA' compte parmi les plus riches d'Europe, avec plus de 4 000 espèces, dont de nombreuses endémiques qui rendent parfois complexe son traitement taxonomique. Un outil d'identification actuel pour cette région était donc attendu depuis longtemps, et cet ouvrage y répond non seulement par l'étendue du propos mais aussi par son traitement. C'est certainement le plus bel ouvrage réalisé dans ce domaine en France depuis longtemps : la précision des clés d'identification, une documentation qui donne aux notes et aux remarques une valeur référentielle absolue, l'iconographie tout à fait adéquate (6 000 dessins au trait), sans compter une mise en page et une qualité typographique remarquable. On ajoutera, et l'argument est loin d'être négligeable, une honnêteté des auteurs qui admettent et argumentent les nombreuses limites taxonomiques et nomenclaturales de certains groupes, loin des avis péremptaires et figés. Ce livre est majeur et incontournable pour tout botaniste qui s'intéresse à la flore méditerranéenne.

Ph. MARTIN





Cet ouvrage récent est une heureuse compilation d'ouvrages concernant ce que l'on appelle l'architecture végétale. Elisabeth Dumont est biochimiste de formation mais, passionnée de botanique, elle s'est intéressée aux phénomènes qui déterminent la forme des plantes, sujet qui fait actuellement l'objet d'un regain d'intérêt, eu égard au développement de la génétique et de la meilleure compréhension des mécanismes physico-chimiques qui régissent la morphogenèse des plantes. Francis Hallé, évidemment cité dans la bibliographie, fut un pionnier en la matière et nous révéla, dans ses intéressants ouvrages, la clé de bien des secrets d'architecture botanique.

L'ouvrage commence par une description basique de la biologie et de la physiologie végétale impliquées dans les phénomènes de croissance et de développement (méristèmes, hormones végétales et mécanismes de régulation, génome).

Les chapitres s'organisent de façon à aborder les différents aspects de la géométrie et de la symétrie présentes dans le règne végétal : la forme d'une plante ; parallèles et verticalité ; symétrie radiale et axiale ; phyllotaxie ; suite de Fibonacci ; nombre d'or ; de la spirale à l'ondulation ; étoile, arborescence ou réseau ; le pli et la feuille ; le tube et le poil ; les fractales et la réitération ; l'ordre et le chaos. La bibliographie est présentée par chapitre, ce qui facilite la recherche d'informations par rapport à un sujet.

On mettra aussi en évidence la nécessaire allusion à la fameuse suite de Fibonacci et au nombre d'or, ainsi qu'aux fractales, notions mathématiques dont l'application au monde vivant frôle parfois le mysticisme, tant il est vrai qu'il a été démontré que la position des organes végétaux dépend essentiellement de la position des organes qui le précèdent (elle-même liée aux conditions environnementales) et de la disponibilité conséquente en nourriture, avant de répondre à une loi mathématique primordiale, ce qui est heureusement rappelé dans cet ouvrage.

On peut regretter dans certains chapitres la surabondance de photos, et surtout de photos de grand format, au détriment d'un texte qui aurait pu être plus étoffé. Par contre, on relève l'intérêt d'un chapitre sur les plis foliaires, notion peu souvent envisagée dans les ouvrages de botanique, et qui met en avant l'importance des nervures dans l'architecture de la feuille.

Voilà donc un ouvrage de bonne vulgarisation regroupant de manière intéressante les différentes formes d'organisations géométriques et de symétries pouvant exister chez le végétal, et se terminant par un chapitre qui fait justement et heureusement allusion à cette « imprévisibilité » des destinées du vivant de manière générale, puisque celui-ci est le résultat d'une interaction entre génétique, conditions environnementales et auto-adaptation, phénomène que l'on qualifie à l'heure actuelle d'« épigénétique ». On ne peut donc qu'en recommander sa lecture à tout naturaliste curieux d'en savoir plus sur ce sujet passionnant.

Marie-Thérèse ROMAIN

In memoriam

Jacques LAMBINON 1936 – 2015

Jacques Lambinon s'est éteint le 14 novembre 2015, à l'âge de 79 ans. Professeur ordinaire à l'Université de Liège, où il avait maintenu le prestige de l'enseignement et la recherche en botanique dans la lignée des Morren, Bouillenne et autres illustres prédécesseurs, membre de l'Académie royale de Belgique, témoignant d'un rayonnement international, membre référent dans diverses institutions botaniques étrangères, Jacques Lambinon avait apposé une empreinte majeure dans la sphère botanique belge.

La participation prépondérante de Jacques Lambinon dans l'élaboration des six éditions de la Flore de la Belgique en avait fait une autorité incontestable en floristique et en taxonomie végétale.

Les collections botaniques de l'Université de Liège furent aussi l'objet de toute son attention, de tous ses soins, portant cet herbier au niveau des plus beaux ensembles d'Europe, notamment par un important apport personnel, mais dont le devenir incertain l'avait profondément inquiété au crépuscule de sa vie.

Toutefois, les Spermatophytes et Ptéridophytes n'étaient pas son seul domaine d'excellence, car il avait également apporté une contribution importante à la mycologie et la

lichénologie, et tout spécialement à la cécidologie, science qu'il avait portée à un niveau jamais atteint en Belgique. Dans tous ces domaines, son avis était souvent requis au niveau européen et il était cité dans tous les ouvrages majeurs sur ces thèmes.



Jacques Lambinon était aussi un homme de terrain, partageant son expérience floristique lors des multiples excursions dont il a assuré, seul ou avec d'autres botanistes, la guidance et les comptes rendus souvent publiés dans Natura Mosana.

Tous les lecteurs de Natura Mosana se souviendront d'un esprit hors norme qui avait mis son savoir au service de la revue depuis quasiment sa création. Ses articles étaient brillants et décisifs, et son travail, dans l'ombre, de relecture et de vérification, rigoureux et d'une précision redoutable, a permis à Natura Mosana d'accéder à un niveau scientifique considérable.

Le comité de rédaction de Natura Mosana tient à apporter toute sa sympathie à son épouse Clémence et ses enfants, et souligner la perte d'un homme de sciences auquel la revue est largement redevable.

Natura Mosana rendra prochainement hommage à Jacques Lambinon dans un numéro spécial qui lui sera consacré.

Les collections botaniques de l'Université de Namur (NAM)

Il y a bientôt dix ans, débutait la restauration de l'herbier de l'Université de Namur, référencé internationalement sous l'acronyme NAM.

Le projet était ambitieux, les moyens plus que limités, mais l'opiniâtreté d'une petite équipe est venue à bout d'un travail qui place ces collections à un niveau supérieur. Mais l'opération ne s'est pas limitée à la seule restauration, par le remontage de la plupart des échantillons anciens et la mise en place de nouvelles étiquettes. Les données liées aux collections botaniques de Namur (NAM) ont été saisies dans une base de données. En tout, c'est 60 000 entrées dans cette base de données qui comptabilise près d'un million de champs.

Par ailleurs, un herbier historique de François Crépin (1830-1903), premier directeur du Jardin botanique national, datant de 1856, rassemblant près de 600 parts, a été scanné et est consultable en ligne sur le site Neptun de la Bibliothèque Moretus Plantin de l'Université de Namur (<http://neptun.unamur.be>). Il sera prochainement suivi de l'herbier Rosine M. Parmentier (1829-1908), herbier unique (Fig. 1) de cette new-yorkaise qui a été en contact avec le Père Bellynck, premier titulaire de la chaire de botanique au Collège Notre-Dame de la Paix à Namur.

La redynamisation de cet ensemble de grande valeur scientifique et patrimoniale exige aussi le développement d'une mise en ligne de la base de données sur Internet, avec un moteur de recherche efficace pour permettre un accès virtuel à tous les botanistes. C'est un projet qu'il faut développer à court terme.

Enfin, les collections botaniques de l'Université de Namur, en tant que structure institutionnelle, ont également pour mission d'accueillir les collections privées que des particuliers voudraient léguer. Tout renseignement



FIG. 1. – Herbier Parmentier : *Gilia coronopifolia* [Polémoniacées], Caroline du Sud, États-Unis, v. 1860, NAM 55261

peut être pris par courriel à l'adresse philippe.martin@unamur.be

Les Hétéroptères de trois terrils charbonniers de la région liégeoise et intérêt des milieux d'origine anthropique pour la faune entomologique

Michel DETHIER*, Jacques POUMAY** et Daniel QUOILIN***

RÉSUMÉ

Les terrils constituent des éléments paysagers caractéristiques de notre région. Leur abandon a permis l'installation progressive d'une flore et d'une faune particulières, comprenant notamment de nombreuses espèces pionnières et xérophiles. Cet article présente les résultats des récoltes et observations d'Hétéroptères sur trois terrils de la région liégeoise et la discussion sur leur répartition au niveau des stades de recolonisation végétale. Les travaux consacrés à l'entomofaune de divers milieux anthropiques de Wallonie sont ensuite passés en revue. Il ressort de cette étude que les stades herbacés (végétation pionnière, friches,...) présentent une richesse spécifique plus grande et abritent des espèces plus intéressantes que les zones boisées.

ABSTRACT

Spoil tips are a prominent landscape feature of our region. Their relinquishment has made the appearance of a particular flora and fauna possible, including numerous pioneer and xero-thermophilous species. This article presents the results of a Heteroptera harvest and observation survey performed on three spoil tips in the region of Liège, discussing their distribution based on the stages of plant recolonization. Works related to the entomofauna of various anthropogenic environments are then highlighted. This study shows that the herbaceous stages (pioneer vegetation, wasteland, etc.) present a greater specific wealth and shelter more interesting species than forested areas.

*Université de Liège, Gembloux Agro Bio Tech, Unité d'Entomologie fonctionnelle et évolutive (Prof. F. Francis), B-5030 Gembloux. Courriel : michel.dethier@adesa.be

**rue des Longues Pièces, 17A, B-4970 Francorchamps. Courriel : jacquespoumay@skynet.be

***rue P. Fluche, 29, B-4800 Verviers. Courriel : daniel.quoilin@skynet.be

INTRODUCTION

Les terrils résultent de l'accumulation, à proximité des puits d'extraction du charbon, d'un important volume de déchets, principalement des schistes et des grès carbonifères. En région liégeoise, on en a compté jusqu'à 115, mais beaucoup ont disparu, engloutis dans les puits abandonnés, réutilisés pour les fondations d'autoroutes, arasés pour être transformés en terrains à bâtir ou exploités pour la récupération de la fraction combustible. Aujourd'hui, il n'en reste que 58, mais 25 à peine n'ont subi aucune transformation notable (arasement, déménagement partiel,...).

Longtemps considérés comme des sources de nuisance, les terrils sont devenus progressivement des éléments familiers de notre paysage et des témoins de notre histoire industrielle. Mais, à l'heure actuelle, la perception de plus en plus aiguë des problèmes environnementaux a permis de considérer que ces sites, par leurs caractéristiques écologiques variées et particulières, sont des milieux riches et intéressants sur le plan de la biodiversité.

Au début des années 2000, le projet Interreg IIIa « Pays des Terrils » leur a consacré une attention toute particulière, visant à valoriser et à concilier tourisme et conservation de la nature sur les terrils et les haldes calaminaires.

Les terrils offrent à l'origine de vastes surfaces libres de toute végétation mais leur colonisation dépend de conditions édaphiques et microclimatiques particulières et souvent très différentes par rapport au milieu environnant. FRANKARD (2000) et FRANKARD & HAUTECLAIR (2009) proposent une revue détaillée de la situation. Seules les principales caractéristiques écologiques de ces « montagnes » artificielles seront abordées ici :

- Le sol est absent, le substrat étant primitivement constitué d'éléments grossiers, très pauvres en particules fines et en matières organiques. Puis, progressivement, en surface, les blocs de schistes et de grès se décomposent sous l'action des facteurs climatiques et cette évolution granulométrique rend possible l'installation d'une végétation pionnière.

- Des pentes généralement fortes (de 30° à 45°), rendent le substrat grossier fort instable et maintenant une situation d'éboulis permanents, ce qui limite par endroits l'implantation de nombreuses espèces végétales.
- Le substrat, très perméable, est généralement riche en éléments minéraux mais présente des carences en azote et en phosphore. Le pH est très variable (de 3 à 8) mais augmente généralement au cours du temps, ce qui favorise la colonisation végétale.
- La sécheresse superficielle du substrat est encore accentuée par l'effet de versant et on observe sur les terrils (du moins sur ceux de forme conique ou présentant une crête) des microclimats très contrastés selon les versants, déterminés par les durées d'ensoleillement, l'exposition aux pluies et aux vents dominants, ... Les pentes sud peuvent être très sèches, avec des écarts de température importants (les maxima peuvent atteindre 45°C sur un sol nu), tandis que les pentes nord sont plus fraîches, plus humides et mieux tamponnées au point de vue thermique, et par conséquent plus favorables à la végétation.
- Le phénomène de combustion (le plus souvent spontanée) qui affecte certains terrils ou parties de terrils est dû essentiellement à la présence, dans les déchets houillers, de matériaux combustibles (charbons, hydrocarbures, pyrite). La réaction initiale est l'oxydation de la pyrite, très exothermique, qui va permettre le départ d'autres réactions (combustion de résidus charbonneux, ...). Les températures peuvent atteindre, à l'intérieur de la masse, jusqu'à 1300°C. En surface, le phénomène est moins spectaculaire (25 à 60°C dans les premiers centimètres de profondeur) mais entraîne néanmoins l'apparition (parfois temporaire) de zones caractérisées par une température élevée du sol et un dégagement important de vapeurs sulfureuses et humides, où se développent des espèces spécialisées ou en état de stress (FRANKARD, 2000 ; GHIO, 1975). En région liégeoise, seuls trois terrils brûlent encore, en particulier celui du Horloz (ou Malgarny), qui a été étudié ici.

En raison des caractéristiques écologiques brièvement évoquées plus haut, la flore des terrils est bien entendu remarquable. Sur les 33 sites qu'ils ont parcourus, FRANKARD & HAUTECLAIR (2009) ont recensé la présence de 450 espèces de ptéridophytes et de spermatophytes.

Si beaucoup d'espèces rencontrées sont communes dans la région liégeoise, une bonne vingtaine peuvent y être considérées comme rares à très rares (FRANKARD, 2000) et 18 font même partie de la liste rouge wallonne (SAINTENOY-SIMON & coll., 2006). On a également relevé dans ces milieux la présence d'assez nombreuses espèces « exotiques » d'introduction récente dans notre pays (FRANKARD ; FRANKARD & HAUTECLAIR, op. cit.).

L'analyse du spectre biologique montre la prédominance des hémicryptophytes (43%), des phanérophytes (26%) et des thérophytes (20%). Les héliophytes sont beaucoup

moins nombreuses et confinées dans les rares zones de suintement ou dans les mardelles des replats. Les spectres écologiques varient sensiblement selon les caractéristiques des stations : plantes pionnières, espèces des pelouses sèches (*Sedum acre*, *Galeopsis angustifolia*, *Clematis vitalba*, ...), espèces forestières ou de lisière (*Betula pendula*, *Salix caprea*, *Crataegus monogyna*, ...), espèces acidiphiles (*Cytisus scoparius*, *Holcus mollis*, *Vulpia myuros*, ...) ou calciphiles (*Carlina vulgaris*, *Echium vulgare*, ...).

La combinaison des facteurs écologiques mentionnés plus haut a engendré la formation, toujours en pleine évolution, de groupements végétaux propres aux terrils, répartis en deux séries, l'une à stade initial herbacé, l'autre à stade initial ligneux (FRANKARD, 2000) :

- des groupements herbacés, parmi lesquels on distingue des groupements pionniers des pentes mobiles, tels le groupement à oseille ronde (*Rumex scutatus*), le groupement à tussilage (*Tussilago farfara*) et le groupement à bouleau verruqueux (*Betula pendula*) (développement arbustif dès le départ), qui sont plus fréquents en pente nord, et le groupement à séneçon sud-africain (*Senecio inaequidens*) en versant sud ; des groupements de pelouses sèches, qui s'observent dans les conditions les plus ensoleillées, les plus sèches et les plus contrastées sur le plan thermique, surtout sur les versants sud, les replats et le sommet des terrils, la plus fréquente étant la pelouse sèche à épervières (*Hieracium* div. sp.), qui évolue lentement vers la prairie-friche à fromental (*Arrhenatherum elatius*). À son tour, cette dernière évolue peu à peu vers des groupements forestiers, avec l'apparition de fourrés de genêts à balais (*Cytisus scoparius*) ou d'aubépines à un style (*Crataegus monogyna*), puis de bouleaux verruqueux (*Betula pendula*) et de saules marsault (*Salix caprea*).
- des groupements ligneux, essentiellement représentés par des bois de bouleaux verruqueux à pâturin des bois (*Poa nemoralis*) qui montrent une vitalité optimale sur les versants les plus frais et sur sols acides. La strate arborescente est dominée par le bouleau verruqueux (*Betula pendula*) mais s'enrichit avec le temps en hêtres (*Fagus sylvatica*), chênes pédonculés (*Quercus robur*) et autres essences. La strate arbustive comprend le sorbier des oiseleurs (*Sorbus aucuparia*), le sureau noir (*Sambucus nigra*), ... tandis que la strate herbacée est envahie par des espèces sylvatiques. Outre le pâturin des bois (*Poa nemoralis*), on y rencontre de plus en plus l'eupatoire chanvrine (*Eupatorium cannabinum*), la fougère aigle (*Pteridium aquilinum*), la canche flexueuse (*Deschampsia flexuosa*), ...

On rencontre aussi des plantations, souvent anciennes, de robiniers faux-acacia (*Robinia pseudoacacia*), parfois accompagnés d'autres essences et dont les sous-bois sont colonisés par le pâturin des bois ou le sureau noir, selon la nature du sol. Il faut encore citer les groupements particuliers des zones en combustion, comme celui à vulpie queue-de-rat (*Vulpia myuros*), présent en de très petites surfaces sur le terroir de Malgarny.



Fig. 1. – Gosson : groupements pionniers sur pentes mobiles (53A) surmontés par des pelouses sèches à hautes herbes (53B). (Photo M. DETHIER)

(n° 55), et les groupements des zones humides alimentées par les eaux de percolation qui apparaissent localement à la base des terrils, comme celui du Gosson (n° 53). Il n'a pas été précisément tenu compte de ces groupements dans cette étude.

DESCRIPTION SOMMAIRE DES STATIONS

Trois terrils ont été échantillonnés, tous situés en rive gauche de la Meuse (carte IGN 34/5-6) : le Gosson (comprenant en fait deux terrils), le Horloz (ou Malgarny) et le Piron.

Sur chacun d'eux, ont été distinguées, selon les cas, deux ou trois stations, en fonction de la végétation : rase et/ou pionnière, herbacée (pelouses sèches) et boisements.

Gosson 1 : situé sur l'actuelle commune de Saint-Nicolas (UTM ED 50 ; coord. Lambert 230.9-147.4), il porte le n° des Mines 53. Il a été en activité dès avant 1900 (?) et son exploitation a cessé en 1966. Il s'étend sur une superficie de 14,34 ha pour un volume de 4280.10³ m³. Le pH du sol varie de 4.6 à 6.5. Des sources chaudes y sont signalées.

Gosson 2 : situé sur l'actuelle commune de Seraing (UTM ED 50 ; coord. Lambert 230.8-146.8), il porte également le n° des Mines 53. Il a connu la même période d'activité que le Gosson 1 mais les schistes rouges y ont été exploités à nouveau temporairement au début des années

2000. Il s'étend sur une superficie de 17,09 ha pour un volume de 5400.10³ m³. Le pH du sol varie de 4.6 à 6.5.

Trois stations ont été distinguées sur ces deux terrils :

- 53A : groupements pionniers sur pentes (relativement) mobiles (Fig. 1), en particulier dans la zone d'exploitation récente du Gosson 2 avec *Achillea millefolium*, *Artemisia vulgaris*, *Carlina vulgaris*, *Cirsium vulgare*, *Clematis vitalba*, *Conyza canadensis*, *Echium vulgare*, *Eupatorium cannabinum*, *Inula conyzae*, *Linaria vulgaris*, *Lotus corniculatus*, *Matricaria maritima*, *Petrorhagia prolifera*, *Rumex scutatus*, *Senecio inaequidens*, ... et, à proximité, dans le fond de la cuvette d'exploitation du Gosson 2, des bosquets à *Betula pendula*, *Salix caprea*, *Sorbus aucuparia*, *Buddleja davidii*, *Corylus avellana*,...
- 53B : pelouses sèches à hautes herbes sur le sommet du Gosson 2 (Fig. 2) et à mi-pente du Gosson 1 (plus humide) avec *Artemisia vulgaris*, *Campanula rapunculus*, *Carlina vulgaris*, *Daucus carota*, *Dipsacus fullonum*, *Echium vulgare*, *Eupatorium cannabinum*, *Heracleum sphondylium*, *Senecio inaequidens*, *Arrhenatherum elatius*, *Hieracium pilosella*, *Poa compressa*, *Verbascum thapsus*, *Plantago lanceolata*, *Vulpia myuros*,... et, à proximité, des genêts à balais (*Cytisus scoparius*).



Fig. 2. – Gosson : détail d'une friche au sommet du terril (53B). (Photo M. Dethier)

- 53C : boisements le long des chemins d'accès (Fig. 3) avec *Betula pendula*, *Salix caprea*, *Prunus avium*, *Rubus* sp., *Buddleja davidii*. Mais aussi, surtout sur le Gosson 1, avec *Robinia pseudoacacia* et, en sous-bois et en lisière, *Sambucus nigra*, *Urtica dioica*, *Daucus carota*, *Tussilago farfara*, *Tanacetum vulgare*, *Cytisus scoparius*,...



Fig. 3 – Gosson : boisement en bas du terril, le long d'un chemin d'accès (53C). (Photo M. Dethier)

Horloz ou Malgarny : situé sur l'actuelle commune de Saint-Nicolas (UTM ED50 ; coordonnées Lambert 231.6-146.6), il porte le n° des Mines 55. Son activité a duré de 1873 (?) à 1958 (ou 1968 ?). Il s'étend sur une superficie de 5,5 ha pour un volume de 850.10^3 m^3 . Le pH du sol est de 3,5. Par endroits, il est toujours en combustion et, à 10 cm de profondeur, la température peut atteindre 60°C .

Trois stations ont été distinguées :

- 55A : zone en combustion et pelouse rase à *Vulpia myuros*, *Setaria viridis*, *Digitaria sanguinalis*, envahie par des espèces introduites : *Senecio inaequidens*, *Conyza canadensis*, *Berteroa incana*,...
- 55B : pelouse thermophile à hautes herbes, en partie installée sur les fondations de bâtiments disparus (Fig. 4). *Sedum* sp., *Hieracium piloselloides*, *H. maculatum*, *H. pilosella*, *Petrorhagia prolifera*, *Inula conyzae*, *Verbascum thapsus*, *V. densiflorum*, *Ranunculus bulbosus*, *Centaurea jacea*, *Allium vineale*, *Echium vulgare*, *Hypericum perforatum*..., bordée de fourrés à *Rosa canina*, *Crataegus monogyna*, *Parthenocissus inserta*, pruniers et pommiers.
- 55C : friche à *Arrhenatherum elatius*, *Artemisia vulgaris*, *Dipsacus fullonum*, *Eupatorium cannabinum*, *Mentha spicata*, *Leucanthemum vulgare*, *Foeniculum vulgare*, *Rumex scutatus*,... et boisement à *Robinia pseudoacacia* (Fig. 5) avec, en sous-bois, *Hedera helix*, *Malva sylvestris*, *Glechoma hederacea*, *Geranium robertianum*, *Ribes uva-crispa*, *Arum maculatum*, *Pteridium aquilinum*,...

Piron : situé sur l'actuelle commune de Saint Nicolas (UTM ED50 ; coord. Lambert 233.2-146.3), il porte le n° des Mines 57. Son activité a duré de 1900 à 1930. Il s'étend sur une superficie de 7 ha pour un volume de 2058.10^3 m^3 . Le pH du sol se situe entre 5.7 et 7.4. Les pentes sont inclinées jusqu'à 45° et ce terril n'est pratiquement pas boisé.

Seules deux stations ont été considérées :

- 57A : pentes très fortes, éboulis permanents et végétation clairsemée à *Clematis vitalba*, *Rumex scutatus*, *Galeopsis angustifolia*,... bordée par quelques espèces ligneuses : *Crataegus monogyna*, *Rosa canina*, *Cytisus scoparius*, *Rubus* sp.
- 57B : pelouses sèches à *Vulpia myuros*, *Hieracium pilosella* et *Potentilla argentea* puis, plus bas, à *Echium vulgare*, *Berteroa incana*, *Arenaria serpyllifolia*, *Sedum acre*, *Artemisia absinthium*, *Inula conyzae*, *Petrorhagia prolifera*,... Là où la pente est la plus forte, on rencontre une pelouse à *Melica ciliata*.

Sept visites ont été effectuées (4 juin 2006, 10 avril 2007, 4 et 7 juin 2007, 27 août 2007, 24 juin 2009 et 16 septembre 2014). À l'occasion des visites de juin 2007, quelques bacs jaunes et pièges-trappes ont été placés dans chaque station et des échantillons de sol ont été tamisés. Les autres fois, les récoltes ont été réalisées uniquement au filet fauchoir et à vue.



FIG. 4. – Horloz : au premier plan, pelouse thermophile à hautes herbes (55B). (Photo M. Dethier)

RÉSULTATS

Le tableau en annexe reprend les 81 espèces et les 675 individus d'Hétéroptères terrestres recensés sur les trois terroirs au cours de cette étude. Il faut encore y ajouter trois espèces aquatiques récoltées dans les mares temporaires du Gosson en 2007. La plupart sont communes à très communes dans le pays et aucune n'est nouvelle pour notre faune. Certaines espèces méritent néanmoins quelques commentaires.

Remarques concernant quelques espèces

Anthocoris sarothamni vit sur *Cytisus scoparius* mais aussi sur d'autres genêts. C'est une espèce surtout atlantique, signalée en seulement sept occurrences en Belgique par BOSMANS & PÉRICART (1989) mais retrouvée dans les carrières de Chokier (DETHIER, VISSENS & BRUERS, 2005).

Asciodema obsoleta a été rarement signalée en Belgique (AUKEMA & al., 2014). Elle vit sur *Cytisus scoparius* et *Ulex europaeus*.

Berytinus minor semble en régression, les citations d'avant 1950 étant plus nombreuses que de nos jours (BOSMANS & PÉRICART, 1982). Elle a néanmoins été trouvée à deux reprises à la Montagne Saint-Pierre en 1994 (DETHIER & CHÉROT, 1997).

Chlamydatus evanescens est très rare en Flandre, plus commune en Wallonie (AUKEMA et al., 2014)). On la trouve dans les endroits chauds et secs, sous les *Sedum*.

Coriomeris denticulatus est seulement présente dans le sud du pays.

Deraeocoris flavilinea a été probablement importée d'Italie et a été trouvée pour la première fois en Belgique en 1994. Depuis, l'espèce est devenue commune (CHÉROT, 1998 ; DETHIER & CHÉROT, 2014).

Deraeocoris cordiger est commune (sauf en Flandre) sur *Cytisus scoparius* et *Europiella artemisiae* est abondante sur les armoises.



FIG. 5. – Horloz : boisement à *Robinia pseudoacacia* (55C). (Photo M. Dethier)

Geotomus elongatus est une espèce méditerranéenne xérophile trouvée une première fois en Belgique en 1870 et retrouvée en 2007 dans le cadre de ce travail. AUKEMA, BRUERS & VISSENS (2014) signalent aussi la présence en Flandre orientale de l'espèce sabulicole *Geotomus petiti* Wagner 1954.

Graphosoma lineatum est une espèce méridionale vivant sur les Apiacées. Après une expansion remarquable durant les années '80, souvent attribuée au réchauffement climatique (WERNER, 1997), elle semble cependant moins fréquente ces dernières années.

Holcostethus vernalis atteindrait sa limite nord en Belgique à la Montagne Saint-Pierre (AUKEMA, 1989 ; DETHIER & CHÉROT, 1997) et serait rare en Flandre. Mais on la trouve aussi en Grande Bretagne et dans le sud de la Scandinavie.

Hoplomachus thunbergii est commune en Wallonie (sur *Hieracium pilosella*) mais absente en Flandre.



FIG. 6. – *Kalama tricornis*. (Photo J.Y. Baugnée)

Kalama tricornis est une espèce vivant dans les endroits secs, sur *Echium*, *Artemisia*, *Senecio*, *Verbascum*, *Hieracium*,... Bien que cette espèce soit présente dans presque toute l'Europe (PÉRICART, 1983), elle n'est pas citée par BOSMANS (1980) et n'a été signalée de manière formelle pour la première fois en Belgique qu'à la Montagne Saint-Pierre par DETHIER & CHÉROT (1997).

Leptopterna dolabrata est beaucoup plus commune que *L. ferrugata*, qui fréquente des milieux plus xériques et plus pauvres), mais pourrait être en régression.

Lygus gemellatus est en expansion en Belgique (plus de 20 occurrences signalées depuis 2000 : AUKEMA & al., 2014). Elle vit surtout sur les armoises et la végétation rudérale.

Miris striatus est en expansion dans le sud du pays (DETHIER & GALLAND, 1999 ; AUKEMA & al., 2014).

Orthops basal a été souvent confondue avec *O. kalmii*, cette dernière espèce étant probablement moins fréquente.

Nysius ericae est rare en Belgique (BOSMANS, 1978). DETHIER (2001) cite six occurrences plus récentes en région liégeoise.

Orthotylus flavinervis vit sur les aulnes et les érables sycomores. C'est une espèce d'Europe centrale et septentrionale, assez rare en Belgique, surtout en Flandre ; en 2002, AUKEMA & al. n'en signalaient qu'une demi-douzaine d'occurrences. Depuis, elle semble en expansion en Wallonie.

Plagiognathus chrysanthemi est moins fréquente que *P. arbustorum*. Elle vit dans des endroits plus secs et semble en régression.

Prostemma guttula vit dans les endroits chauds, secs et pierreux. L'espèce atteint sa limite nord en Belgique et BOSMANS (1978) la considérait comme en voie de disparition (à l'époque, 25 occurrences seulement, dont une seule après 1950). Elle a cependant été retrouvée à Angleur, dans une pelouse calaminaire, ainsi que dans cinq autres sites xérophiles (DETHIER, 2006).

Pterotmetus staphyliniformis et *Plinthisus brevipennis* sont des espèces très xérophiles, assez peu fréquentes en Belgique.

Tinicephalus hortulanus vit dans les pelouses sèches. Rare en Wallonie, l'espèce est absente de Flandre. Elle a été trouvée pour la première fois en Belgique près de la Montagne Saint-Pierre (DETHIER & CHÉROT, 1997), puis a été retrouvée à Barchon et à Chaudfontaine (DETHIER, 2001).

La détermination de *Nabicula limbata* est douteuse (larve !) : c'est une espèce qui fréquente plutôt les milieux humides.

Répartition des espèces entre les stations

À vol d'oiseau, les terrils étudiés (53, 55, 57) ne sont distants que de quelques centaines de mètres et les stations retenues sur chacun d'eux (A, B, C) sont étroitement contiguës et souvent imbriquées les unes dans les autres. Il ne faut donc pas s'attendre à des différences faunistiques très tranchées, d'autant moins que ces milieux abritent un certain nombre d'espèces ubiquistes, même si certaines ne sont pas particulièrement abondantes dans nos stations. De

plus, il n'y a pas eu de piégeages réguliers et systématiques et seule une demi-douzaine de campagnes ont été effectuées. Les analyses mathématiques qui suivent ne reposent donc que sur 700 individus à peine. Les trois espèces aquatiques n'ont pas été prises en compte ici.

Pour mettre en évidence le regroupement de nos stations, le quotient de similitude de Sørensen a été utilisé : il est qualitatif et il se calcule par la formule $2c/a+b$, où a est le nombre d'espèces dans la station A, b le nombre d'espèces dans la station B et c le nombre d'espèces communes aux deux stations. Ce quotient mesure donc le degré de similitude spécifique (présence ou absence des espèces) entre les stations.

La distance de Sokal, cette fois quantitative, tient compte du nombre d'individus dans chaque espèce et se calcule par la formule $\sum_{i=1}^n (p_{ij} - p_{ih})^2$ où p_{ij} est la proportion de l'espèce i dans la station j et p_{ih} la proportion de l'espèce i dans la station h . En raison de notre échantillonnage restreint, cette mesure est moins appropriée.

La figure 7 visualise les résultats fournis par le calcul du quotient de similitude de Sørensen. On remarque deux ensembles de stations très distincts. À droite du dendrogramme, on trouve la pelouse sèche du Piron (57B), avec quelques espèces ligneuses à proximité et les milieux en voie de boisement du Gosson (53C) et du Horloz (55C). À gauche, la zone toujours en combustion garnie d'une pelouse rase du Horloz (55A), nettement séparée des autres groupements pionniers du Gosson et du Piron (53A, 57A) d'une part et des friches à hautes herbes du Gosson (53B) et du Horloz (55B).

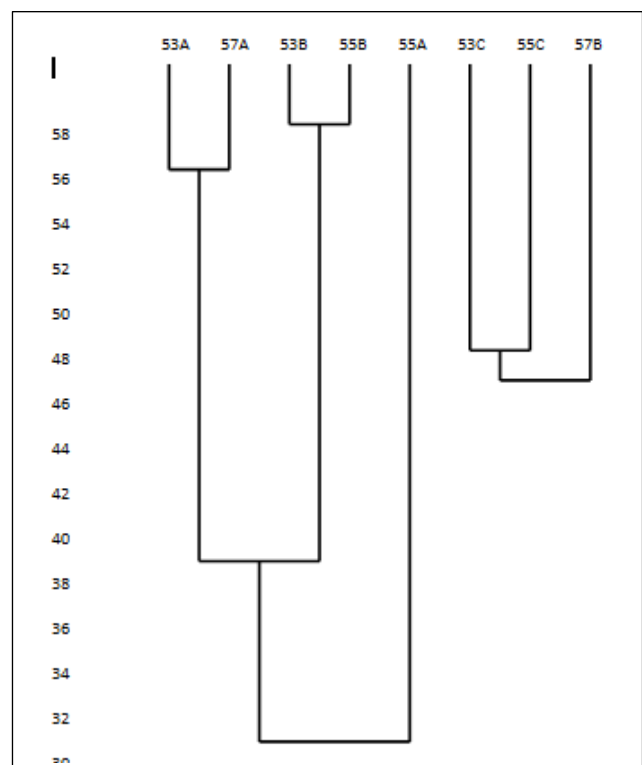


Fig. 7. – Quotient de similitude de Sørensen calculé pour les stations étudiées.

L'indice de Sokal débouche sur un regroupement semblable. Compte tenu des précautions imposées par l'échantillonnage, on voit donc assez clairement que les stations se regroupent grosso modo de la manière suivante : groupements pionniers sur éboulis – friches à hautes herbes – zones en voie de boisement.

Quelques espèces caractérisent plus ou moins nettement ces groupes de stations, sans qu'elles y soient pour autant particulièrement abondantes :

Amblytylus nasutus, *Asciodema obsoleta*, *Deraeocoris cordiger*, *Hoplomachus thunbergii*, *Tinicephalus hortulanus*, *Prostemma guttula*, *Kalama tricornis*, *Berytinus minor*, *Pterotmetus staphyliniformis*, *Alydus calcaratus*... peuvent être considérées comme des espèces particulièrement xérophiles, qui fréquentent volontiers les milieux pionniers.

Adelphocoris lineolatus, *Apolygus lucorum*, *Capsus ater*, *Chlamydatus evanescens*, *Closterotomus norwegicus*, *Heterocordylus tibialis*, *Leptopterna ferrugata*, *Lygus pratensis*, *Megalocoerea recticornis*, *Notostira elongata*, *Stenodema laevigata*, *Dictyla echii*, *Tingis cardui*, *Myrmus miriformis*, *Coriomeris denticulatus*, *Coryzus hyoscyami*, *Stictopleurus punctatonevrosus*, *Aelia acuminata* et *Geotomus elongatus*, bien qu'également assez xérophiles, se rencontrent davantage dans une végétation plus haute et plus dense.

Adelphocoris quadripunctatus, *Deraeocoris flavilinea*, *Miris striatus*, *Orthotylus flavinervis*, *Phytocoris ulmi*, *Himacerus apterus*, *Orius minutus*, *Drymus sylvaticus*, *Kleidocerys resedae*, *Palomena prasina* et *Elasmucha grisea* se rencontrent plus fréquemment dans les milieux boisés.

Enfin, il ne faut pas oublier les espèces ubiquistes, comme par exemple *Stenotus binotatus*, *Plagiognathus arbustorum* et *P. chrysanthemi*, *Heterogaster urticae*, *Pyrrhocoris apterus*, *Coreus marginatus*, *Dolycoris baccarum* et d'autres qui, sans être nulle part très abondantes, se retrouvent un peu partout.

L'index de diversité de Shannon a été également calculé : il s'obtient par la formule $-\sum_{r=1}^S pr * \ln(pr)$, où pr est la proportion d'individus de la $r^{ième}$ espèce, r allant de 1 à s . Cet index apporte, à partir d'un échantillon, des renseignements sur la structure d'un peuplement et la répartition des individus entre les différentes espèces. On peut comparer, comme ici, les variations dans l'espace des structures de divers peuplements.

Mais cette diversité dépend à la fois de la fréquence relative des espèces et du nombre de celles-ci, qui peuvent varier largement d'un peuplement à l'autre. On utilisera donc aussi l'équitabilité, c'est-à-dire le rapport entre la diversité réelle (estimée par l'index de Shannon) et la diversité maximale (qui est donnée par le $\log_2 N$, c'est-à-dire la diversité d'un peuplement où les N espèces présentes auraient la même fréquence relative). Les figures 8 et 9 visualisent ces données. La figure 8 montre

en particulier que ce sont les pelouses sèches qui abritent les plus grands nombres d'espèces et d'individus (respectivement 54 et 244 en 53B et 39 et 128 en 55B par exemple) tandis que la figure 9 indique que les indices de diversité de Shannon les plus élevés se rencontrent également dans les stations 53B (3,025) et 55B (3,120).

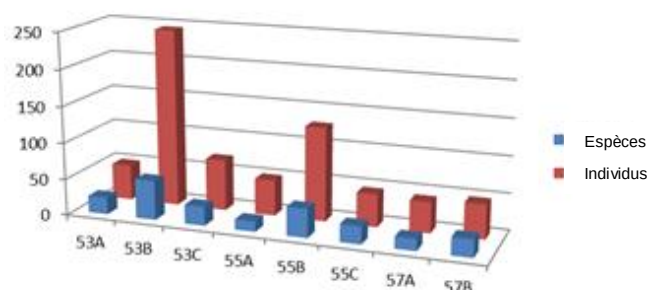


FIG. 8. – Distribution espèces/individus

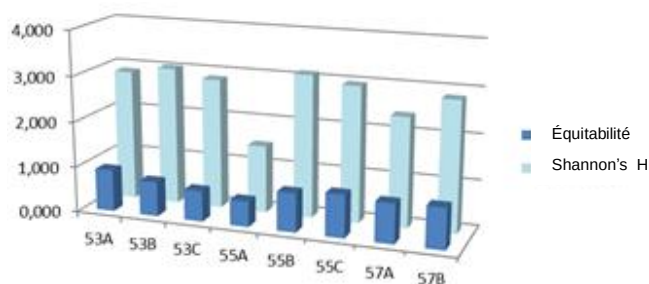


FIG. 9. – Indices de diversité

En raison de la faible taille de nos échantillons, ces différences sont assez peu marquées mais vont néanmoins dans le même sens que nos autres observations.

INTÉRÊT DE CE GENRE DE SITE POUR L'ENTOMOFAUNE

Comparaison avec la faune hétéroptérologique d'autres sites similaires

L'étude des Hétéroptères de diverses stations ayant en commun, à l'instar des terrils, le fait d'avoir été exploitées (voire créées) par l'homme, puis abandonnées depuis un temps plus ou moins long (carrières, minières, anciennes fortifications,...) s'est déroulée à plusieurs reprises au cours de ces vingt dernières années. Partout, dans ces stations, la nature a repris ses droits et la biodiversité s'y est révélée riche et intéressante.

Certains de ces sites sont aujourd'hui des réserves naturelles de grande valeur et contribuent de manière positive au maintien, voire à l'enrichissement de notre faune (DETHIER & BAUGNÉE, 2002). Il est utile de rappeler brièvement ici les principaux traits de leur faune hétéroptérologique et de les comparer à ceux observés sur les terrils.

La Montagne Saint-Pierre est un site depuis longtemps bien connu des entomologistes et autres naturalistes pour sa remarquable richesse. Parmi les stations échantillonnées (DETHIER & CHÉROT, 1997), plusieurs résultent d'anciennes activités humaines (pelouse calcicole en voie de dégradation avec genêt à balais, friche sur ancienne moraine calcaire provenant du creusement du canal Albert). Au cours de cette étude, le nombre total d'espèces recensées à la Montagne Saint-Pierre a été porté à 131, dont cinq nouvelles pour la faune belge et 46 nouvelles pour le site. Cependant, 27 espèces n'y ont pas été retrouvées depuis 1950, dont la moitié au moins est caractéristique de zones à végétation rase. Une bonne quarantaine d'espèces trouvées à la Montagne Saint-Pierre et plutôt liées aux milieux secs et ouverts ont été retrouvées sur les terrils, en particulier *Tinicephalus hortulanus*, *Kalama tricornis*, *Berytinus minor* et *Prostemma guttula*. Mais là aussi, l'embroussaillage et le reboisement entraînent la banalisation de la faune par élimination progressive d'éléments xérothermophiles, sabulicoles et de végétation clairsemée au profit d'espèces plus euryèces et banales.

Des constatations semblables ont été faites à partir d'autres groupes d'insectes, tels les Diptères Asilidae, Conopidae et Syrphidae et les Hyménoptères Pompilidae (TOMASOVIC, 1995a et b; VERLINDEN & TOMASOVIC, 1995; WAHIS, 1996). PETIT (1996) a également relevé l'intérêt entomologique d'une friche située au pied de la Montagne Saint-Pierre en y signalant la présence d'une entomofaune riche et diversifiée, en particulier du rare Pentatomidae *Arma custos* (F., 1794), qu'il convenait de préserver en évitant que le site évolue vers une formation boisée.

Quatre sites de l'ancienne position fortifiée de Liège ainsi que l'ancien terrain militaire de la Chartreuse ont fait l'objet d'une étude entomologique approfondie, en particulier des Hétéroptères. Ces sites présentaient tous à la fois des zones de végétation rase et ouverte poussant sur d'anciennes surfaces bâties (massifs centraux des forts), des friches complexes et étagées (comme les stations 53B et 55B des terrils, par exemple), des prairies denses et buissonnantes et enfin des parties boisées. Quelque 118 espèces d'Hétéroptères ont été recensées dans ces stations, la plupart communes à très communes pour notre faune. Néanmoins, deux espèces nouvelles pour la faune belge y ont été découvertes : *Dicyphus hyalinipennis* Burmeister, 1835, *Scolopostethus grandis* Horváth, 1880 et 13% des espèces rencontrées peuvent être considérées comme rares et même très rares. Là aussi, la richesse spécifique est plus élevée dans les formations herbacées et plus faible dans les taillis et les boisements.

La même constatation s'est imposée pour les Rhopalocères et les Orthoptères : l'envahissement par une végétation ligneuse entraîne la régression puis la disparition d'espèces peu courantes au profit d'espèces forestières souvent plus banales (DETHIER, 2001). Le site de Corphalie (entre Huy et Flémalle, sur la rive gauche de la Meuse) s'étend sur 65 ha et, dans le passé, diverses activités humaines (carrières, pâturages, exploitation des

schistes alumineux pour en extraire l'alun,...) ont modelé le paysage et généré l'apparition de milieux très variés, en particulier de pelouses sèches calcicoles, de fond de carrière à sol limono-caillouteux et de terrils d'alunière résultant de l'exploitation de l'alun, mais aussi de boisements semi-artificiels ou artificiels (résineux), étangs et dépressions humides, etc.

La flore et la faune y sont très riches et variées. Pourtant, seules 78 espèces d'Hétéroptères ont été observées car la chasse au filet fauchoir a été rarement utilisée, les captures y ayant été essentiellement réalisées à l'aide de pièges-trappes et d'une tente Malaise. Aucune n'est nouvelle pour la faune locale mais des espèces xérothermophiles y ont été trouvées, présentes également sur les terrils, en particulier dans les milieux les plus chauds et les plus secs, comme par exemple *Kalama tricornis*, *Chlamydatus evanescens*, *Amblytylus nasutus*, *Pterotmetus staphyliniformis*, *Tingis cardui*, *Plinthisus brevipennis*, *Stictopleurus punctatonevrosus*,... Le reste de la faune est assez comparable, mais ici, en raison des techniques de récoltes, il y a moins de Miridae (DETHIER, et al., 2003). L'examen d'autres groupes récoltés a donné aussi des résultats intéressants : Staphylinidae (une espèce nouvelle pour la Science et une autre nouvelle pour la Belgique (BRUGE & al., 1991)) ; 84 espèces de Carabidae, dont 22 très rares et pour la plupart thermophiles et 15 en régression depuis peu (DESENDER, 1990) ; une espèce nouvelle d'Hyménoptère Megaspilidae et une espèce très rare de Sphecidae (DESSART, 1990) ; un Empididae nouveau pour la faune belge (GROOTAERT, comm. pers.) et 21 espèces de Pipunculidae sur les 75 que compte notre faune. Enfin, on y a recensé 257 espèces d'araignées (soit environ 20% de la faune belge), dont 3 nouvelles pour notre faune et 27 très rares, dont 23 sont xérothermophiles (BAERT & al., 1992).

La réserve « Aux Roches », sur la rive gauche de la Meuse, consiste en trois carrières abandonnées, certaines depuis le XIX^{ème} siècle, d'autres depuis un peu plus d'un demi-siècle seulement. Les carrières abandonnées de Ramioul et d'Engis, situées elles, sur la rive droite de la Meuse et par conséquent en exposition nord, ont également été échantillonnées. En fonction de la durée de l'abandon et de l'exposition, on trouve dans ces carrières, des formations végétales allant de la pelouse xérique ou mésophile au taillis et futaie de chênes et d'érables. Les Hétéroptères des six stations étudiées sont représentés par 139 espèces, dont 7 non retrouvées au cours de cette étude (DETHIER et al., 2005), parmi lesquelles 3 au moins sont xérothermophiles. Ce sont les stations les plus xériques qui abritent le plus grand nombre d'espèces, parmi lesquelles jusqu'à 17% sont méditerranéennes et xérothermophiles.

Plusieurs d'entre elles sont également présentes sur les terrils : *Chlamydatus evanescens*, *Hoplomachus thunbergii*, *Coryzus hyoscyami*, *Alydus calcaratus*, *Kalama tricornis*, *Amblytylus nasutus*, *Adelphocoris seticornis*, *Notostira elongata*, *Anthocoris sarothamni*, *Megalonotus praetextus*, *Pterotmetus staphyliniformis*, *Plinthisus brevipennis*, *Rhopalus subrufus* et *Rhopalus*

parumpunctatus. Mais dans ces carrières, des espèces encore plus xéro-thermophiles ont été trouvées, absentes dans les autres sites : *Phymata crassipes* (F., 1779), *Beosus maritimus* (Scop., 1763), *Aphanus rolandri* (L., 1758), *Lygaeus equestris* (L., 1758), *Horvathiolus superbus* (Pollich, 1781), *Macrodera microptera* (Curtis, 1836), *Lyorhissus hyalinus* (F., 1794) et *Coptosoma scutellatum* (Geoffroy, 1785). Toutes ces espèces se rencontrent exclusivement dans les deux stations les plus xériques, qui abritent respectivement 73 espèces et 12 familles et 66 espèces et 15 familles, tandis que les stations reboisées comptent souvent moins de 30 espèces.

Le « Rocheux », près de Theux, est un ancien site minier où furent exploités, dès le XVI^{ème} siècle, fer, zinc et plomb. Les résidus d'exploitation répandus sur le site ont contribué à la formation d'une « halde calaminaire » aujourd'hui réserve naturelle. QUOILIN & al. (2007) y ont recensé 88 espèces d'Hétéroptères. Aucune n'est nouvelle pour notre faune mais une douzaine d'espèces n'étaient connues, à l'époque, que par moins de 20 occurrences. Dans les pelouses calaminaires et les friches du Rocheux, on rencontre des espèces également présentes sur les terrils, comme *Apolygus lucorum*, *Heterocordylus tibialis*, *Lygus gemellatus*, *Orthotylus flavinervis*, *Rhopalus parumpunctatus* et *R. subrufus*, *Coriomeris denticulatus*,... ainsi que de nombreuses autres espèces plus communes mais dont certaines pourraient être en voie de régression (*Leptopterna ferrugata*, *Closterotomus fulvomaculatus*,...).

Des sites plus petits et plus modestes peuvent abriter néanmoins une faune intéressante, comme c'est le cas pour l'Île aux Corsaires (friche calaminaire située à Angleur) dans laquelle des espèces rares d'Hétéroptères (DETHIER, 2006), de Rhopalocères et d'Orthoptères (GRAITSON & al., 2005) ont été recensées.

La valeur entomologique de ces milieux semi-naturels et anthropisés, souvent négligés, voire méprisés, par certains protecteurs de la Nature qui leur préfèrent des milieux plus « nobles » susceptibles d'être érigés en réserves naturelles (pelouses calcaires, prés humides, forêts alluviales,...) est pourtant certaine. En ce qui concerne les Hétéroptères, on peut rappeler les travaux suivants :

- RAUS (1990) a recueilli 158 espèces dans 42 stations rudérales (bords de routes, voies ferrées, friches industrielles, etc.) de Brno (République Tchèque) et de ses environs immédiats. Si 121 espèces peuvent être considérées comme communes ou assez communes et que onze d'entre elles constituent 75% des captures, il n'en reste pas moins qu'une bonne trentaine sont rares à très rares et que des associations de faune, plus ou moins riches ou intéressantes, s'établissent en fonction du type de végétation rudérale envisagé, le plus remarquable étant les friches thermophiles, sèches et ouvertes.
- Les friches industrielles du nord-ouest de l'Angleterre abritent 149 espèces d'Hétéroptères, sur les quelque

500 que compte la faune britannique (SANDERSON, 1993). S'il y a ici aussi beaucoup d'ubiquistes, on y rencontre également des espèces menacées partout ailleurs. Cet auteur a également montré que le principal facteur régissant la diversité de l'entomofaune était la structure de la végétation bien plus que sa composition floristique, l'âge de la friche ou le pH du sol. CHERRILL & SANDERSON (1994) ont montré que la hauteur et la densité de la végétation étaient des facteurs importants pour la diversité des Homoptères et des Hétéroptères des milieux prairiaux. Ces facteurs induisent en effet divers microclimats favorables à l'installation et à la stratification de nombreuses espèces. Une végétation plus homogène et uniforme réduit les possibilités de ponte, d'abri pour les larves et de nourrissage. La présence de nombreuses fleurs, en particulier des capitules d'Apiacées, favorise encore la diversité entomologique.

Intérêt des terrils pour d'autres groupes d'Arthropodes

A la fin des années '80, des terrils borains ont fait l'objet de relevés entomologiques. Il s'agit du terril d'Hensies, de forme tabulaire et constitué de schistes fins (granulométrie : 1 à 2 mm) et du terril Saint-Antoine, de forme conique, aux pentes raides, à la végétation plus diversifiée mais constitué de schistes grossiers (1 cm au moins). Le terril d'Harchies, situé très près de celui d'Hensies, mais d'une granulométrie comparable à celle du terril Saint-Antoine, a également fait l'objet de relevés.

- BARBIER, RASMONT & WAHIS (1990) ont noté la présence, sur les deux premiers terrils, de 62 espèces d'Hyménoptères Vespiformes, dont une espèce de Sphecidae nouvelle pour la Belgique et d'une dizaine d'espèces rares dans notre pays, en particulier parmi les Sphecidae et les Pompilidae. Ils ont aussi montré qu'ici la granulométrie était le facteur déterminant pour différencier les deux sites. Le terril d'Hensies abrite une faune psammophile très diversifiée tandis que les espèces calcicoles se rencontrent plutôt sur le terril Saint-Antoine. Bien qu'ayant une origine industrielle commune, ces deux sites hébergent donc des faunes très différentes.
- RASMONT, BARBIER & PAULY (1990) ont fait pratiquement les mêmes constatations concernant les Apoidea. Le terril d'Hensies abrite 56 espèces, dont beaucoup sont rares à très rares et la plupart psammophiles, tandis que le terril Saint-Antoine ne compte que 48 espèces, souvent plus banales (avec néanmoins une espèce très rare) et calcicoles. En particulier, la végétation plus variée de ce site comporte des espèces recherchées par les Apoidea à langue longue.
- DUFRÊNE, ANRYS, BARBIER & RASMONT (1990) ont recensé 46 espèces de Carabidae sur les trois terrils susmentionnés. Plusieurs peuvent être considérées comme rares, certaines étant caractéristiques des

régions sablonneuses (littoral, Campine,...) et ne se rencontrent qu'à Hensies, alors que d'autres, des régions calcaires (Famenne, Condroz,...) ne se trouvent qu'à Saint-Antoine. Trois espèces particulièrement xérophiles s'observent sur deux des trois terriels étudiés. Ces auteurs s'accordent à dire que les terriels constituent d'excellents habitats de substitution pour des espèces très menacées par la dégradation, voire la destruction, de leur habitat naturel et qu'ils contribuent à la diversification de l'entomofaune. Il faut néanmoins veiller à conserver, sur ces sites, une granulométrie la plus diversifiée possible et une végétation herbacée et ouverte, comportant de nombreuses plantes à fleurs. Le reboisement intensif entraîne une banalisation de la faune, en particulier chez les *Apoidea*, à la suite de la disparition de leurs sites de nidification.

Au début des années 2000, les projets Interreg, soutenus par le FEDER, « Pays des Terriels » (en Belgique) et « Chaîne des Terriels » (en France) se proposaient de mettre en place une méthode d'évaluation biologique standardisée sur les terriels français et wallons afin de définir des mesures de gestion favorables à la fois à la biodiversité et au tourisme vert, et d'établir un maillage vert du nord de la France à la région d'Aachen.

Ces projets ont également débouché sur la réalisation d'inventaires floristiques (FRANKARD & HAUTECLAIR, 2009) et entomologiques (HAUTECLAIR et al., 2007 ; DERUME et al., 2007). Ces auteurs ont recensé les Rhopalocères, les Orthoptères et les Coccinellidae (« macrococcinelles ») sur 24 terriels en 2006, 13 dans le Borinage et 11 en région liégeoise :

- Rhopalocères : 40 espèces (dont quatre douteuses) ont été recensées, dont 37 sur le Gosson et 25 sur le Horloz (le terriel du Piron n'a pas été étudié dans ce cadre). Beaucoup sont présentes sur tous ou presque tous les terriels : *Pieris brassicae* L., 1758 ; *Vanessa atalanta* L., 1758 ;... D'autres, au contraire, n'ont été observées qu'en une seule station, comme par exemple *Cupido minimus* Fuessly, 1775, observé également sur le Trixhe des Vignes à Trooz par Graitson & al. (2002). Les terriels constituent donc des habitats favorables pour de nombreuses espèces vulnérables ou menacées en Wallonie mais, en raison de la faible superficie de ces sites et de leur situation en milieu très urbanisé, elles n'y développent que de faibles populations. Le terriel du Gosson abrite encore trois espèces remarquables : *Argynnis paphia* L., 1758 ; *Leptidea sinapis* L., 1758 et *Pontia daplidice* L., 1758.
- Orthoptères : au total, 29 espèces ont été recensées (18 à Liège et 11 dans le Borinage). Ici encore, le Gosson, avec 15 espèces, se révèle le plus riche mais ce n'est que sur le Horloz qu'on a trouvé le très rare *Meconema meridionale* (Costa, 1860). Les milieux ouverts peuvent abriter d'importantes populations d'espèces xérophiles, comme par exemple *Phaneroptera falcata* (Poda, 1761) et *Oedipoda caerulea* (L., 1758), seul Orthoptère protégé de Wallonie. Les

milieux boisés sont moins riches en espèces et on y rencontre surtout des sauterelles comme *Meconema thalassinum* (De Geer, 1773) ou *Pholidoptera griseoaptera* (De Geer, 1773).

- Coccinellidae : la présence de 23 espèces a été notée sur les terriels étudiés (on compte 33 espèces de « macrococcinelles » en Belgique) et, avec 12 espèces, le Gosson est à nouveau un des plus riches. Il y a bien sûr des espèces ubiquistes, que l'on rencontre dans pratiquement tous les milieux sur tous les terriels mais il y a aussi des espèces plus remarquables que l'on trouve surtout (si ce n'est exclusivement) dans les pelouses et les friches : *Coccinella 5-punctata* (L., 1758), *Hippodamia variegata* (Goeze, 1777), *Tytthaspis 16-punctata* (L., 1758), *Exochomus nigromaculatus* (Goeze, 1777), *Chilocorus bipustulatus* (L., 1758) et *Subcoccinella 24-punctata* (L., 1758), trouvée également sur l'Île aux Corsaires à Angleur.

Les araignées ont également été récoltées sur les terriels d'Hensies et Saint-Antoine en 1988 dans le cadre des travaux de BARBIER & al. (1990), ainsi que sur les terriels du Gosson, du Horloz et du Piron, dans le cadre de ce travail. Dans tous les cas, malheureusement, trop peu de pièges-trappes ont été posés et il n'y a pas eu de récoltes hivernales sur les terriels wallons, contrairement à ce qui s'est fait sur ceux du Limbourg flamand.

Les résultats sont donc fragmentaires (BAERT & DETHIER, 2013) et on ne peut faire état que de 116 espèces pour les cinq terriels wallons échantillonnés alors qu'en Flandre, après une année entière de piégeage, JANSSEN (1996, 1999) et LAMBRECHTS & al. (2003) ont recensé 176 espèces à Waterschei et 146 à Heusden-Zolder.

Il reste donc sans doute bien des découvertes à faire dans notre région. Certaines espèces récoltées sur les terriels liégeois ne sont cependant pas communes et méritent d'être signalées (BAERT & DETHIER, op. cit.) : *Dictyna civica* (Lucas, 1850) sur le Horloz (10 localités connues en Belgique, synanthrope chez ici ?), *Callilepis nocturna* (L., 1758) sur le terriel d'Hensies (12 localités connues, xérophile, myrmécophage), *Pardosa paludicola* (Clerck, 1757) sur le Gosson, à proximité des mares temporaires (10 localités seulement en Wallonie, zones humides), *Titanoeca quadriguttata* (Hahn, 1833) sur le Gosson (23 localités, seulement en Wallonie, très xérophile), *Pardosa agricola* (Thorell, 1856) sur le Gosson (1^{ère} fois en Wallonie, arénicole ?) et *Cheiracanthium montanum* L. Koch, 1877 sur le Piron (3^{ème} capture en Belgique, xérophile). D'autres espèces, moins remarquables, sont néanmoins abondantes, en particulier dans les stations à végétation ouverte : *Xysticus cristatus* (Clerck, 1757), *Aelurillus v-insignitus* (Clerck, 1757), *Agalenatea redii* (Scopoli, 1763),...

Les terriels constituent donc bien des milieux particulièrement intéressants pour la biodiversité. Il en va de même pour d'autres milieux anthropisés (carrières abandonnées, halles calaminaires,...), ainsi qu'on l'a

évoqué plus haut. Deux derniers exemples permettent encore de renforcer cette conclusion.

Dans le sud du Grand-Duché de Luxembourg, MEYER (1990) a montré que les anciennes exploitations minières à ciel ouvert constituaient des refuges pour beaucoup d'espèces de papillons xérophiles : aujourd'hui, au Grand-Duché, douze espèces de Rhopalocères sont plus abondantes dans les anciennes minières que dans les zones agricoles (deux espèces ne se rencontrent même plus que dans les friches industrielles !) et il en va de même pour quinze espèces d'Hétérocères. C'est aussi le cas pour les Orthoptères *Phaneroptera falcata* et *Oedipoda*.



FIG. 10. – *Graphosoma lineatum*. (Photo J.Y. BAUGNÉE)

Mais, à l'instar des pelouses sèches « classiques » résultant d'une exploitation agricole extensive pendant des siècles, aujourd'hui abandonnées et qui évoluent vers une forêt secondaire dans laquelle la biocénose thermophile disparaît, les pelouses sèches « industrielles », si elles ne sont pas gérées, évoluent aussi vers des stades de moins en moins compatibles avec une biocénose à caractère méditerranéen et xérophile.

DECONINCK & al. (2009) ont également mis ce phénomène en évidence en étudiant les fourmis des carrières abandonnées le long de la Meuse. Là aussi, les indices utilisés et l'analyse factorielle montrent que les milieux ouverts, chauds et secs, abritent des espèces plus rares et menacées dans notre pays que les milieux envahis par les buissons et la forêt.

CONCLUSIONS

Il ressort donc clairement de ces études que des milieux d'origine anthropique, tels que terrils, friches industrielles et autres pelouses calaminaires, même s'ils ont été considérés, au début de leur existence, comme des « chancres », peuvent évoluer vers des habitats particulièrement favorables à certaines espèces par ailleurs menacées dans nos régions, comme l'ont encore rappelé RASMONT & BARBIER (2000). Ils peuvent également constituer d'importants réservoirs potentiels de faune pour des espèces encore communes de nos jours.

Néanmoins, la plupart des travaux mentionnés ci-dessus montrent clairement que l'embroussaillage et le reboisement de ces sites entraînent une banalisation de la faune par le remplacement progressif des espèces xérophiles par des espèces plus eurytopes. Si l'on souhaite conserver un aspect « pionnier » à ces milieux, il convient donc de les gérer de manière adéquate.

REMERCIEMENTS

Les auteurs expriment leur reconnaissance à Madame Gaby Viskens et au Dr. Berend Aukema pour l'aide apportée dans la détermination de quelques Miridae, J.Y. Baugnée pour les photos d'hémiptères, ainsi qu'à Madame Ayako Dethier, pour son aide dans le calcul des divers indices utilisés. Merci également aux gestionnaires de ces terrils, en particulier du Gosson, de nous avoir autorisés à y effectuer nos prélèvements.

Références bibliographiques

- AUKEMA B., 1989. – Annotated checklist of Hemiptera – Heteroptera of the Netherlands. *Tijdschrift voor Entom.*, 132 : 1-104.
- AUKEMA B., BAUGNÉE J.-Y., BOSMANS R., BRUERS J., CHÉROT F., DETHIER M. & VISSENS G., 2002. – Aanvullende gegevens over belgische miriden (Heteroptera Miridae). *Bull. Soc. r. belge Entom.*, 137 : 69-90.
- AUKEMA B., BRUERS J. & VISSENS G., 2014. – *Geotomus petiti* Wagner, 1954, a new burrower bug for Belgium (Heteroptera : Cydnidae). *Andrias*, 20 : 15-19.
- AUKEMA B., CHÉROT F., VISSENS G. & BRUERS J. 2014. – Atlas des Miridae de Belgique (Insecta : Heteroptera). *Faune de Belgique*, 311 p.
- BAERT L. & DETHIER M., 2013. – Les araignées des terrils charbonniers de la Région Wallonne. *Nieuws. Belg. Arachnol. Ver.*, 28 (1,2) : 9-21.
- BARBIER Y, RASMONT P. & WAHIS R., 1990. – Aperçu de la faune des Hyménoptères Vespiformes de deux terrils du Hainaut occidental (Belgique). *Notes fauniques de Gembloux*, 21 : 23-38.
- BOSMANS R., 1978. – Voorkomen van de Belgische wantsen. IV. Lygaeidae Schilling. *Biol. Jaarb. Dodonaea*, 46 : 61-85.
- BOSMANS R., 1980. – Distribution des Hétéroptères belges. VI. Tingidae. *Bull. Annl. Soc. r. belge Entom.*, 116 : 61-71.
- BOSMANS R. & PÉRICART J., 1982. – Distribution des Hétéroptères belges. VII. Berytidae, Piesmatidae et Aradidae (Hemiptera-Heteroptera). *Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg.*, 54 : 1-11.
- BOSMANS R. & PÉRICART J., 1989. – Distribution des Hétéroptères belges. VIII. Microphysidae, Anthocoridae et Cimicidae (Hemiptera : Heteroptera). *Bull. Annl. Soc. r. belge Entom.*, 125 : 37-52.
- CHERRILL A.J. & SANDERSON R.A., 1994. – Comparison of sweep-net and pitfall trap samples of moorland Hemiptera :

- evidence for vertical stratification within vegetation. *The Entomologist*, 113 (1) : 70-81.
- CHÉROT F., 1998. – Au sujet de *Deraeocoris* (s. st.) *flavilinea* (Costa, 1862) et de *Deraeocoris* (s. st.) *ruber* (L., 1758). *Lambilliona*, 98 (4) : 523-529.
- DEKONINCK W., HENDRICKX F., DETHIER M. & MAELFAIT J.-P., 2009. – Forest Succession Endangers the Special Ant Fauna of Abandoned Quarries along the River Meuse (Wallonia, Belgium). *Restoration Ecology*, 18 (5) : 681-690.
- DERUME M., HAUTECLAIR P. & BAUFFE C., 2007. – Inventaire et comparaison de la faune des Coccinelles (*Coleoptera* – *Coccinellidae*) de terrils des bassins miniers wallons liégeois et hennuyers (Belgique). *Natura Mosana*, 60 (2) : 33-56.
- DETHIER M., 2001. – Entomofaune de l'ancienne position fortifiée de Liège. *Notes fauniques de Gembloux*, 42 : 3-58.
- DETHIER M., 2006. – À propos de l'Hétéroptère Nabidae *Prostemma guttula* (Fabricius, 1787). *Notes fauniques de Gembloux*, 59 (4) : 220-222.
- DETHIER M. & BAUGNÉE J.-Y., 2002. – Estimation des modifications récentes de la faune des hétéroptères de Belgique : approche méthodologique. *Bull. Inst. r. Sci. nat. Belgique*, suppl. 72 : 119-123.
- DETHIER M. & CHÉROT F., 1997. – Nouvelles recherches sur les Hétéroptères de la Montagne St Pierre et note sur les *Globiceps* (Miridae). *Bull. Ann. Soc. r. belge Entom.*, 133 (2) : 241-266.
- DETHIER M. & CHÉROT F., 2014. – Alien Heteroptera in Belgium : a threat for our biodiversity or agroforestry ? *Carolinea*, 72 : 53-57.
- DETHIER M., CHÉROT F. & VISSENS G., 2003. – Les Hétéroptères de Corphalie (Insecta Hemiptera). *Bull. Soc. r. belge Entom.*, 139 : 61-66.
- DETHIER M. & GALLAND J.-B., 1999. – Hétéroptères remarquables pour la faune belge. *Natura Mosana*, 51 (4) : 75-86.
- DETHIER M., VISSENS G. & BRUERS J., 2005. – Les Hétéroptères des anciennes carrières de Flémalle et d'Engis (Province de Liège, Belgique). *Notes fauniques de Gembloux*, 57 : 3-16.
- DUFRÈNE M., ANRYS P., BARBIER Y., & RASMONT P., 1990. – Comparaison des taxocénoses de Carabides de terrils et de milieux semi-naturels. *Notes fauniques de Gembloux*, 21 : 59-66.
- FRANKARD Ph., 2000. – Aperçu de la flore et de la végétation des terrils de la région liégeoise. *Bull. Soc. r. Sci. Liège*. 69 (5) : 265-287.
- FRANKARD Ph. & HAUTECLAIR P., 2009. – Inventaire et diversité de la flore vasculaire des terrils charbonniers liégeois – Bilan de vingt-cinq années de prospection (1983-2007). *Natura Mosana*, 62 (2) : 37-70.
- GRAITSON E., MAIRESSE A. & GOFFART Ph., 2002. – La faune des Lépidoptères Rhopalocères et des Orthoptères des pelouses sèches de la partie inférieure du bassin de la Vesdre (province de Liège, Belgique). *Natura Mosana*, 55 (2) : 25-40.
- GHIO C., 1975. – Observations sur la végétation des terrils de charbonnages dans la région du Borinage. *Nat. Belges*, 56 : 350-425.
- HAUTECLAIR P., DERUME M. & BAUFFE C., 2007. – A propos de la diversité entomologique des terrils liégeois et hennuyers. Bilan et analyse des inventaires réalisés en 2006. *Nat. Belges*, 88 (4) : 33-52.
- JANSSEN M., 1996. – Merkwaardige spinnenfauna op de teril te Waterschei (Limburg, België). *Likona Jaarb.* 1996 : 37-44.
- JANSSEN M., 1999. – Spinnen (Araneae) van de mijnteril te Zolder (Limburg, België). *Nieuwsb. Belg. Arachnol. Ver.*, 14 (2-3) : 48-57.
- LAMBRECHTS J., STASSEN E., INDHERBERG M., VAN DE GENACHTE G., JANSSEN M. & GABRIËLS J., 2003. – De rijke fauna van het mijnterrein van Eisden-Lanklaar. *Likona Jaarb.* 2003, 13 : 42-63.
- MEYER M., 1990. – Les anciennes minières du sud du Grand-Duché de Luxembourg, biotopes refuges pour les éléments méditerranéens. *Notes fauniques de Gembloux*, 21 : 9-12.
- PAYS DES TERRILS, 2008. – Bilan des relevés biologiques. Rapports dactylographiés, *Natagora*, 11 tomes.
- PÉRICART J. 1983. – Hémiptères Tingidae euro-méditerranéens. *Faune de France*, n° 69, 618 p.
- PETIT J., 1996.- Sur l'intérêt entomologique d'une friche située à Lanaye, au pied de la Montagne Saint-Pierre (province de Liège, Belgique). *Natura Mosana*, 49 (3) : 87-93.
- QUOILIN D., POUMAY J. & DETHIER M., 2007. – Les Hétéroptères de la réserve naturelle du Rocheux (commune de Theux, province de Liège). *Natura Mosana*, 60 (1) : 1-20.
- RASMONT P. & BARBIER Y., 2000. – La faune des terrains industriels charbonniers. *Bull. soc. r. Sci. Liège*, 69 (5) : 289-307.
- RASMONT P. BARBIER Y. & PAULY A., 1990. – Faunistique comparée des Hyménoptères Apoïdes de deux terrils du Hainaut occidental. *Notes fauniques de Gembloux*, 21 : 39-58.
- RAUS P., 1990. – Die Wanzen (Heteroptera) der Ruderalvegetation der Stadt Brno (Tschechoslovakei). *Acta Mus. Moraviae (Sci. Nat.)*, 76 : 225-239.
- SAINTENOY-SIMON J. & coll., 2006. – Première liste des espèces rares, menacées et protégées de la Région Wallonne (Ptéridophytes et Spermatophytes). Version 1 : <http://biodiversite.wallonie.be/especes/ecologie/plantes/listerouge>.
- SANDERSON R.A., 1993. – Factors affecting the Hemiptera of naturally colonized derelict land in North West England. *The Entomologist*, 112 (1) : 10-16.
- TOMASOVIC G., 1995a. – Données sur la faune entomologique de la réserve naturelle de la Montagne Saint-Pierre. 1. Asilidae (Diptera, Brachycera). *Bull. Annls soc. r. belge Entom.*, 131(4) : 445-454.
- TOMASOVIC G., 1995b. – Données sur la faune entomologique de la réserve naturelle de la Montagne Saint-Pierre. 4. Conopidae (Diptera, Schizophora) capturés en 1994. *Natura Mosana*, 48 (4) : 114-117.
- VERLINDEN L. & TOMASOVIC G., 1995.- Données sur la faune entomologique de la réserve naturelle de la Montagne Saint-Pierre. 2. Syrphidae (Diptera, Cyclorapha) capturés en 1994 dans les bacs jaunes sur le versant mosan. *Natura Mosana*, 48 (4) : 109-111.
- WAHIS R., 1996.- Données sur la faune entomologique de la réserve naturelle de la Montagne Saint-Pierre. Pompilidae (Hymenoptera Aculeata). *Bull. Annls Soc. r. belge Entom.*, 132 (2) : 165-182.
- WERNER D., 1997. – Beobachtungen zur Biologie und Ausbreitung der Streifenwanze *Graphosoma lineatum* L. (Heteroptera – Pentatomidae). *Verh. Westd. Entom. Tag* 1996 : 171-184.

Annexe : liste des taxons observés

Familles	Genres et espèces	Gosson			Horloz			Piron	
		53A	53B	53C	55A	55B	55C	57A	57B
Notonectidae	<i>Notonecta glauca</i> L., 1758		1						
	<i>Notonecta viridis</i> Delcourt, 1909		1						
Gerridae	<i>Gerris gibbifer</i> Schummel, 1832		1						
Miridae	<i>Adelphocoris lineolatus</i> (Goeze, 1778)	5	84	3		11	1		1
	<i>Adelphocoris seticornis</i> (F., 1775)		1			1			
	<i>Adelphocoris quadripunctatus</i> (F., 1799)			1			2		
	<i>Amblytulus nasutus</i> (Kirschbaum, 1856)	2	1		1	1		1	
	<i>Apolygus lucorum</i> (Meyer-Dür, 1843)	1	3			2			
	<i>Asciodema obsoleta</i> (Fieber, 1864)		1					2	
	<i>Capsus ater</i> (L., 1758)	1	2			3		1	
	<i>Chlamydatus evanescens</i> (Boheman, 1852)	1	4	1					
	<i>Closterotomus norwegicus</i> (Gmelin, 1790)	1	5			3		1	
	<i>Deraeocoris flavilinea</i> (A. Costa, 1862)						3		1
	<i>Deraeocoris cordiger</i> (Hahn, 1834)		1					2	
	<i>Deraeocoris lutescens</i> (Schilling, 1837)								1
	<i>Deraeocoris ruber</i> (L., 1758)			1		1			
	<i>Europiella artemisiae</i> (Becker, 1864)				1		1		
	<i>Heterocordylus tibialis</i> (Hahn, 1833)	2	9					3	
	<i>Heterotoma planicornis</i> (Pallas, 1772)		2				1		
	<i>Hoplomachus thunbergii</i> (Fallén, 1807)	2	4		26	26		13	2
	<i>Leptopterna dolabrata</i> (L., 1758)		2						1
	<i>Leptopterna ferrugata</i> (Fallén, 1807)	1	7				1		
	<i>Liocoris tripustulatus</i> (F., 1781)		5	1		4	2		1
	<i>Lygus gemellatus</i> (Herrich-Schaeffer, 1835)	1				2			
	<i>Lygus pratensis</i> (L., 1758)	1	4		1	5			
	<i>Lygus rugulipennis</i> Poppius, 1911		3	2					
	<i>Megalocoerea recticornis</i> (Geoffroy, 1785)		3	1		1			
	<i>Megalocoleus tanaceti</i> (Fallén, 1807)		2						
	<i>Miris striatus</i> (L., 1758)		1	4		1	2		
	<i>Notostira elongata</i> (Geoffroy, 1785)	3	8					1	
	<i>Oncotylus punctipes</i> Reuter, 1875		1			1			
	<i>Orthops basalis</i> (A. Costa, 1853)		2						
	<i>Orthops kalmii</i> (L., 1758)		2						
	<i>Orthotylus flavinervis</i> (Kirschbaum, 1856)			4					4
	<i>Phytocoris ulmi</i> (L., 1758)						1		
	<i>Phytocoris varipes</i> Boheman, 1852	7	3			1			
	<i>Plagiognathus arbustorum</i> (F., 1794)		1	1		2			
	<i>Plagiognathus chrysanthemi</i> (Wolff, 1807)		1	1					
	<i>Stenodema calcarata</i> (Fallén, 1807)	1	2						
	<i>Stenodema laeavigata</i> (L., 1758)		16	4	6	8		2	2
	<i>Stenotus binotatus</i> (F., 1794)		3			2			1
	<i>Tinicephalus hortulanus</i> (Meyer-Dür, 1843)	1						2	
Nabidae	<i>Aptus mirmicoides</i> (O. Costa, 1834)		2	3			1		1
	<i>Himacerus apterus</i> (F., 1796)			2		1			
	<i>Nabicula cf. limbata</i> Dahlbom, 1851						1		
	<i>Nabis rugosus</i> (L., 1758)		1	1			2		3
	<i>Prostemma guttula</i> (F., 1787)	1			1	1			

Tingidae	<i>Dictyla echii</i> (Schrank, 1782)		1		5	8			1	
	<i>Kalama tricornis</i> (Schrank, 1801)	5				1		2		
	<i>Tingis cardui</i> (L., 1758)		3			3				
Anthocoridae	<i>Anthocoris nemoralis</i> (F., 1794)		2	2			3	3	2	
	<i>Anthocoris sarothamni</i> Douglas & Scott, 1865	1	3							
	<i>Orius minutus</i> (L., 1758)			1			1			
	<i>Orius niger</i> (Wolff, 1811)		1			4				
Berytidae	<i>Berytinus minor minor</i> (Herrich-Schäffer, 1835)		1							
Lygaeidae	<i>Drymus sylvaticus</i> (F., 1775)						1			
	<i>Heterogaster urticae</i> (F., 1775)		1				1			
	<i>Kleidocerys resedae</i> (Panzer, 1797)	4	8	11			6		11	
	<i>Megalonotus praetextus</i> (Herrich-Schaeffer, 1835)				1					
	<i>Nysius ericae</i> (Schilling, 1829)					1				
	<i>Nysius cf. senecionis</i> (Schilling, 1829)				1					
	<i>Pterotmetus staphyliniformis</i> (Schilling, 1829)				1			1		
	<i>Peritrechus geniculatus</i> (Hahn, 1832)		1							
	<i>Plinthisus brevipennis</i> (Latreille, 1807)					1				
	<i>Stygnocoris rusticus</i> (Fallén, 1807)					1				
Pyrrhocoridae	<i>Pyrrhocoris apterus</i> (L., 1758)			2		2	6		3	
Coreidae	<i>Coreus marginatus</i> (L., 1758)			1		1			1	
	<i>Coriomeris denticulatus</i> (Scopoli, 1763)		1		1	1				
Alydidae	<i>Alydus calcaratus</i> (L., 1758)		1			1				
Rhopalidae	<i>Corizus hyoscyami</i> (L., 1758)	1	1		1	3	1			
	<i>Myrmus miriformis</i> (Fallén, 1807)		2			2				
	<i>Rhopalus parumpunctatus</i> (Schilling, 1829)	4	4	1	1			1		
	<i>Rhopalus subrufus</i> (Gmelin, 1790)								1	
	<i>Stictopleurus punctatonervosus</i> (Goeze, 1778)	2	6			9		2	1	
Pentatomidae	<i>Aelia acuminata</i> (L., 1758)		10	6		1	2		3	
	<i>Dolycoris baccarum</i> (L., 1758)		1	1					1	
	<i>Eurydema oleracea</i> (L., 1758)		1				1			
	<i>Graphosoma lineatum</i> (L., 1758)		2			1	1		1	
	<i>Holcostethus vernalis</i> (Wolff, 1804)					7	2		1	
	<i>Palomena prasina</i> (L., 1761)		2	8		1	2			
	<i>Piezodorus lituratus</i> (F., 1794)	1	5	1				5		
	<i>Rhaphigaster nebulosa</i> (Poda, 1761)								2	
Cydnidae	<i>Geotomus elongatus</i> (H.-S., 1839)				2	3			1	
Acanthosomatidae	<i>Elasmucha grisea</i> (L., 1758)		1	6						
Totaux	Espèces	81 (+3)	23	54 (+3)	26	14	39	24	16	24
	Individus	675 (+3)	49	244 (+3)	70	49	128	45	42	47

La symétrie chez les Plantes

Marie-Thérèse ROMAIN *

RÉSUMÉ

La symétrie chez les êtres vivants est une notion qui intéresse depuis longtemps les chercheurs, intrigués par sa raison d'être. La géométrie des plantes est en partie un leurre, même si les plantes répondent à des lois physico-mathématiques de base. La biologie n'est pas une science exacte, mais étudie le résultat d'une série d'interactions. La symétrie en est une manifestation. Les différentes parties du végétal en sont pourvues, de manière plus ou moins manifeste.

ABSTRACT

Symmetry among living beings is of great interest to researchers as they are intrigued by its reason for being. The geometry of plants - as some people call it - is partly an illusion, even if the plants meet basic physical and mathematical laws. Biology is not an exact science but the result of a range of interactions. Symmetry is a manifestation of this. The different parts of a plant are symmetrical, in a more or less hidden manner.

* Lotissement Coputienne, 10, 6920 Wellin, Belgique. Courriel : leurquin.romain@skynet.be

INTRODUCTION

Le Robert historique de la langue française (REY, 1998) indique que le terme de symétrie est emprunté au latin *symmetria*, terme d'architecture lui-même emprunté au grec et signifiant : proportion, juste mesure (*sun*, avec et *metron*, mesure).

Il désignait la proportion des parties d'un bâtiment participant à un effet de beauté. Le sens s'étendit à la notion de régularité et d'harmonie dans tout objet, à commencer par les œuvres d'art. Il se précise avec Diderot (1763) pour désigner la distribution régulière des parties d'un tout autour d'un axe ou d'un centre et devient alors un terme scientifique, s'appliquant à la géométrie et au domaine des sciences naturelles. Car il s'avère évident que tout objet, tant physique que biologique, est soumis à la symétrie, processus qui répond à une loi universelle.

SYMÉTRIE GÉNÉRALE CHEZ LES PLANTES

Chez les êtres pluricellulaires, la gravité intervient dans la croissance de l'organisme et une polarité se met en place. C'est là que la différence entre animaux et végétaux apparaît, même s'il existe des exceptions... Francis Hallé en a fait une démonstration passionnante dans son ouvrage « L'éloge de la plante » (HALLÉ, 1999). Les animaux, en tout cas ceux qui sont libres de leurs mouvements ont

une symétrie bilatérale et une double polarité : dorsiventrale, liée à la gravité, et antéropostérieure, liée au déplacement. Les plantes (mais aussi les animaux aquatiques fixés) ont une polarité verticale, liée à la gravité, et une symétrie radiale, qui se marque jusque dans la structure interne (disposition anatomique des tissus) et conditionne aussi ses performances. Ces symétries ne sont pas parfaites, comme on peut le constater sur les figures 1 et 2.

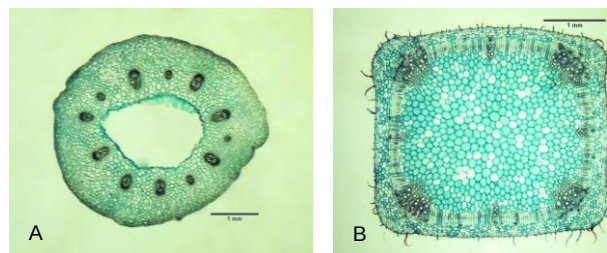


FIG. 1. – Symétrie anatomique : A. Coupe transversale de tige de renoncule (Renonculacée, Dicotylédone), symétrie radiale relative sur une tige circulaire. B. Coupe transversale de tige de *Coleus* (Lamiacée, Dicotylédone), symétrie radiale sur tige carrée.

NB. Les masses plus foncées sont les faisceaux conducteurs de la sève. Le trait correspond à 1 mm. Microscopie optique, après coloration. (Photos R. ISERENTANT)

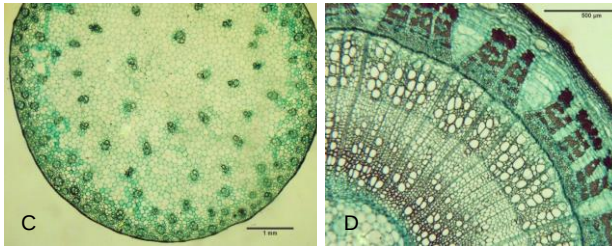


FIG. 2. – Symétrie anatomique : C. Coupe transversale de tige de maïs (Poacée, Monocotylédone), symétrie radiale relative sur tige circulaire. D. Coupe transversale de tige de tilleul de 2 ans (Tiliacée, Dicotylédone), aspect $\pm$ symétrique de la couronne fibreuse (en foncé) et des faisceaux conducteurs. (Trait C = 1 mm, trait D = 500 μ m. Microscopie optique, après coloration. Photos R. Iserentant)

On admet que la fixation au substrat et la compétition pour la lumière auraient rendu nécessaire l'adoption d'un système vertical par les plantes. La symétrie radiale, quant à elle, pourrait être interprétée comme le moyen optimal d'accès des diverses parties à la lumière, à l'humidité et à la température.

Le concept de symétrie s'applique aussi bien à la plante entière qu'à chacune de ses parties. Cependant, de manière générale, une plante paraît d'autant plus symétrique qu'elle est moins ramifiée car, si les ramifications s'ajoutent les unes aux autres en engendrant une certaine symétrie architecturale, la vie de la plante n'est pas exempte d'accidents divers (blessures, contraintes écologiques, maladies) qui désorganisent alors sa morphologie et perturbent la symétrie initiale (BELL, 1993).

L'arbre possède une architecture qui n'apparaît pas véritablement symétrique de prime abord. Si l'on tourne autour d'un arbre en observant sa ramure, on n'a pas d'emblée l'impression d'une symétrie, même si l'ensemble apparaît homogène. Cependant, si l'on analyse de plus près la croissance, on peut constater que les plantes se ramifient selon des règles internes et spécifiques, autrement dit leur patrimoine génétique. Un charme n'a pas le même port qu'un chêne et, au sein d'un même genre, par exemple le bouleau verruqueux et le bouleau pubescent qui ont des ports différents.

C'est ainsi que furent définis les modèles architecturaux (22 chez les arbres), dont chacun a reçu le nom d'un botaniste impliqué dans cette recherche. Les modèles les plus fréquemment rencontrés sont au nombre de 4 : Leeuwenberg, Rauh, Roux et Troll (HALLÉ, 2005) (Fig. 3). Sans entrer dans les détails, qui ont déjà fait l'objet d'un article précédent (ROMAIN, 2013), on retiendra que l'arbre se ramifie indéfiniment de la même manière, produisant de nouvelles unités qui ont été nommées *réitérats*, notion qui rend bien l'impression d'une certaine répétition.

D'autre part, si l'organisation d'une plante (comme de tout être vivant) se structure en fonction de sa génétique

propre, elle répond aussi à des contraintes environnementales, pas toujours identifiables, qui affinent une symétrie radiale au fur et à mesure de la croissance. Le rôle de cette symétrie et les molécules impliquées dans ce processus font toujours l'objet de recherches, notamment par l'utilisation d'une technique appelée *morphométrie géométrique* (analyse comparée des structures) (LE BAIL et al., 2007).

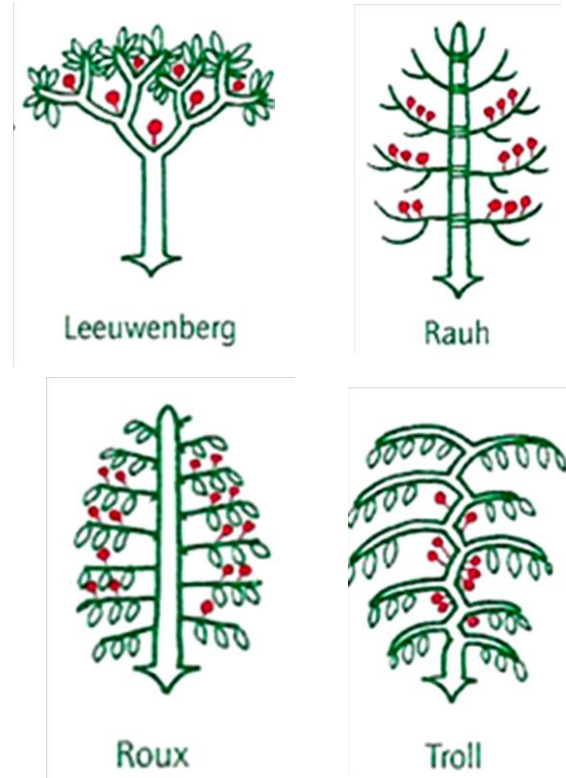


FIG. 3. – Les quatre modèles architecturaux principaux chez les arbres. Les fleurs sont représentées en rouge (d'après HALLÉ, 2005, avec l'aimable autorisation de l'auteur)

Par contre, tous les éléments ne sont pas symétriques dans l'organisation générale d'une plante et la symétrie peut résulter alors d'une répétition organisée d'éléments asymétriques. Ainsi, chez les Lemnacées, petites plantes aquatiques flottantes, les feuilles, appelées frondes, ne sont pas absolument symétriques ; elles possèdent une ou deux zones méristématiques situées dans une sorte de poche et à partir desquelles bourgeonnent de nouvelles frondes qui restent liées à la plante mère pendant un certain temps. Les frondes émergent dans un ordre précis, mais toujours dans le même sens (soit à gauche, soit à droite) selon la face qui a produit la première fronde, ce qui donne à l'ensemble un aspect très... symétrique (Fig. 4) ! (BELL, 1993).

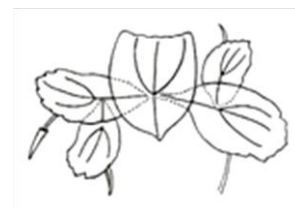


FIG. 4. – *Lemna trisulca* : enchaînement d'individus. (d'après CHADEFAUD & EMBERGER, 1960)

PHYLLOTAXIE

La disposition des feuilles sur la tige a engendré nombre d'études destinées à mieux comprendre l'architecture d'une plante. La disposition alterne est définie par la présence d'une feuille par nœud, la disposition opposée, et le plus souvent opposée-décussée (alternance de 90° d'un nœud à l'autre) est liée à la présence de deux feuilles au même niveau. Au-delà, on parle de disposition verticillée. Dans la disposition alterne, les feuilles peuvent être disposées sur deux rangs mais dans un même plan (disposition distique, fréquente chez les Poacées), sur trois rangs (tristique, typique des Cypéracées) ou sur plusieurs rangées en une disposition spiralée, où une feuille se superpose à la première après x tours de spirale en fonction de l'espèce (Fig. 5).

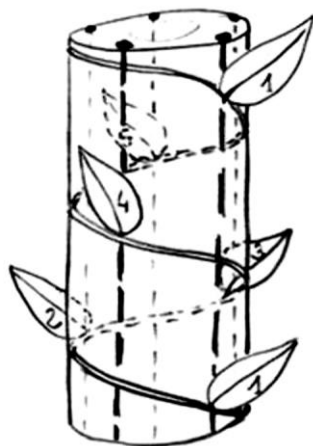


Fig. 5. – L'hélice foliaire, exemple : rapport de 2/5, la superposition de deux feuilles ayant lieu après 2 tours de spire et 5 feuilles rencontrées. (M. PROVOST, 2008, comm. pers.)

Sans entrer dans ces détails, qui ont déjà été expliqués dans un article précédent (ROMAIN, 2013), retenons que ces dispositions s'apparentent de prime abord à un phénomène géométrique. Il a été question de *suite de Fibonacci* et de *nombre d'or*, notions mathématiques bien réelles auxquelles les plantes sont soumises, mais qui ne peuvent tout expliquer et sont parfois devenues la tarte à la crème des études sur la phyllotaxie, car toutes les plantes ne s'y conforment pas. En effet, il a été avéré que, si les plantes répondent à certaines règles géométriques, c'est avant tout en fonction d'une nécessité physique d'occupation de l'espace.

Explication : la plante se construit morceau par morceau, dans une dynamique qui répond à son bagage génétique mais **reste** tributaire des productions hormonales et des conditions environnementales. Un bourgeon, ou plus précisément un *primordium* (ébauche de la future feuille ou du futur rameau) se forme dès qu'il a suffisamment de place pour évoluer, si les conditions restent stables. C'est ainsi qu'une suite de *primordia* s'agence peu à peu en une structure dotée de symétrie.

Ainsi, si l'on regarde un capitule d'Astéracée (le capitule géant du tournesol en fruits est très démonstratif à ce sujet), on peut très nettement observer des spirales, qui vont d'ailleurs dans les deux sens : 13 spirales dans le sens des aiguilles d'une montre, 21 spirales dans l'autre sens. Ces spirales sont logarithmiques et existent chez de nombreuses espèces, leur nombre étant en principe propre à l'espèce (BELL, 1993 ; DOUADY, 2006 ; DUMONT, 2014). Ceci est valable, encore une fois, si les conditions environnementales sont stables. Dans le cas contraire (stress climatique, pollution, élagage,...), on peut s'attendre à des défauts dans l'organisation symétrique. On peut considérer que l'on a affaire à un phénomène *épigénétique*, c'est-à-dire l'expression du patrimoine génétique de la plante qui détermine sa forme et sa symétrie, mais en fonction des conditions extérieures qui peuvent en modifier l'expression.

Enfin, on observe qu'une plante (surtout herbacée) peut aussi présenter des dispositions différentes au cours de sa croissance : une disposition distique (feuilles dans un même plan) à l'état juvénile, une disposition spiralée à l'état adulte florifère, ce qui modifie sa symétrie globale, sans altérer « l'individualité » de la plante ! C'est le cas chez *Hedera helix*, *Veronica hederifolia*, *Trifolium repens* (DUMONT, 2014).

SYMÉTRIE FOLIAIRE

La feuille est un système plan qui, contrairement à ce qu'on pourrait penser, est rarement parfaitement symétrique. Le plus souvent, elle présente une asymétrie, même légère, à la base ou bien elle a un côté un peu plus large que l'autre (Fig. 6) ou, chez les feuilles composées, des folioles de taille variable.



FIG. 6. – *Quercus pubescens* : symétrie imparfaite des lobes (Photo Ph. MARTIN)

La croissance de la feuille est sous la direction de gènes dont certains conditionnent l'élargissement, les autres l'allongement, en coordination précise qui détermine la forme finale de la feuille, propre à chaque espèce. Mais cette croissance dépend également d'une auxine (hormone végétale) qui se répartit dans toutes les parties de la feuille ; il est évident que la répartition d'auxine doit être

homogène au niveau des deux faces de la feuille pour que le développement ne subisse pas de déformation. La forme plate, crispée ou ondulée d'une feuille dépend donc de cette répartition.

La préfoliation ou préfoliation (mode de pliage des feuilles dans le bourgeon, avant débourrement) présente une disposition relativement symétrique selon l'espèce considérée, mais peut subir des modifications (rides) sous la pression de l'élongation d'une feuille voisine (BELL, 1993 ; DUMONT, 2014).

Dans la morphogenèse de la feuille, le pli joue un grand rôle au niveau du bourgeon foliaire, où les feuilles minuscules passent l'hiver en attendant le débourrement printanier. Toutes les formes de plis existent dans la nature, et on s'est rendu compte que le pli présente l'avantage de permettre un déploiement plus rapide au printemps mais aussi de renforcer la solidité de la feuille.

C'est la nervure médiane qui est à l'origine du pliage dans le bourgeon, suite à une répartition inégale d'auxine sur les deux faces de la feuille, obligeant le limbe à être plié. Ce qui semble, par ailleurs, nécessaire pour « tenir » dans un aussi petit espace ! Le type de pliage dans le bourgeon, qui répond à des lois géométriques, détermine donc, lors du déploiement de la feuille, le contour et la lobation de celle-ci, et donc sa symétrie (Fig. 7) (DUMONT, 2014).

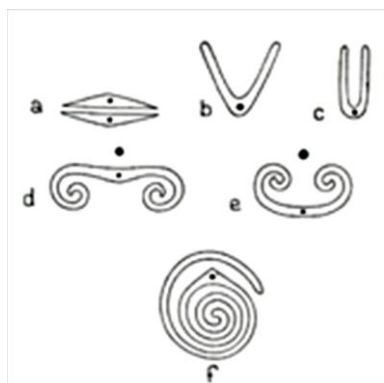


FIG. 7. – Types de préfoliation.
a. plane – b/c. condupliquée (Iridacées,
Fabacées) – d. révoluté (*Primula*) –
e. involuté (*Pyrus*) – f. convoluté
(Poacées). (d'après CHADEFAUD & EMBERGER, 1960)

SYMÉTRIE DE L'INFLORESCENCE

L'inflorescence est un ensemble tridimensionnel de rameaux (appelés pédoncules dans ce cas) qui portent chacun une fleur ou une nouvelle inflorescence plus petite. Cet ensemble présente une architecture à symétrie variable. Quand on se trouve devant une inflorescence d'Apiacée (qui est presque toujours une ombelle d'ombellules) ou bien face à la cyme bipare scorpioïde d'un myosotis, par exemple, la régularité de la structure saute aux yeux, parce que l'inflorescence est nettement distincte des parties végétatives. Par contre, chez les plantes où les inflorescences se mêlent aux parties

végétatives le long de la tige, l'architecture est moins évidente.

Il existe en fait des types de ramifications qui peuvent être d'ordre sympodial, c'est-à-dire qu'elles sont constituées de segments successifs à peu près symétriques provenant de bourgeons latéraux, le bourgeon apical ayant dégénéré (ex. la cyme) ou d'ordre monopodial, c'est-à-dire dont la croissance est assurée indéfiniment par un bourgeon apical (ex. le racème ou grappe), les rameaux secondaires étant d'autant plus petits qu'ils sont plus près du sommet de l'inflorescence, ce qui confère à l'ensemble une forme plus ou moins pyramidale (BRICE, 2011).

Quelques schémas permettent de se rendre compte de l'aspect symétrique des divers types d'inflorescences (Fig. 8).

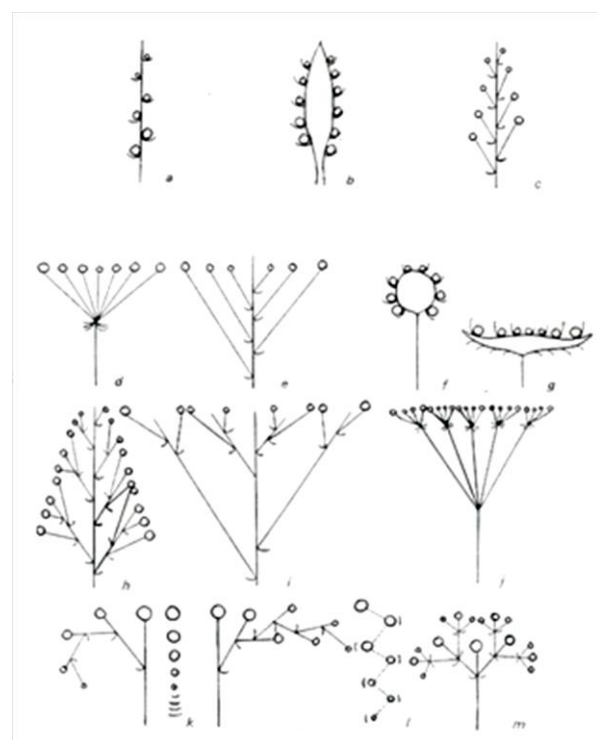


FIG. 8. – Architecture symétrique de différents types d'inflorescences : a. épi ; b. spadice ; c. grappe ; d. ombelle ; e. corymbe ; f. capitule en tête ; g. capitule plat ; h. panicule ; i. corymbe composé ; j. ombelle composée ; k. cyme falciforme ; l. cyme scorpioïde ; m. cyme bipare. (d'après COBUT & al., 1973)

Une notion intéressante est à retenir à propos de la structure des inflorescences : le *paraclade*. Il s'agit en fait de l'équivalent du *réitérat* dans l'architecture des arbres. Cette structure n'est observable facilement que dans le cas d'inflorescences bien typées, comme celle du plantain d'eau (*Alisma plantago-aquatica*) : il s'agit d'une panicule, ensemble cohérent et symétrique, dont chaque partie est en quelque sorte une mini-copie de la structure générale (Fig. 9) (BELL, 1993).



FIG. 9. - Inflorescence d'*Alisma plantago-aquatica*. Les unités réitératives sont entourées d'un cercle. (d'après VILMORIN-ANDRIEUX, 1888)

SYMÉTRIE FLORALE

Avec BELL (1993) et DUMONT (2014), on peut résumer le sujet. Chaque fleur est un ensemble de verticilles présentant toujours le même schéma, de l'extérieur vers l'intérieur : sépales (le plus souvent 1 verticille), pétales (en 1 ou plusieurs verticilles) – ou bien tépales lorsque les pièces sont identiques –, étamines (en 1 ou plusieurs verticilles), carpelles (dont l'ensemble forme le gynécée et dont la symétrie se retrouvera dans le fruit). Certaines pièces peuvent parfois manquer, rendant la symétrie « incomplète », comme par exemple chez les Brassicacées (ou Crucifères) qui ont un verticille de 4 étamines et un autre de seulement 2 étamines.

La construction d'une fleur est régulière mais amène un degré de symétrie variable ; elle peut être représentée par ce que l'on appelle un diagramme floral. C'est une représentation schématique de l'ensemble des pièces florales en projection, par rapport à leur position sur le pédoncule, réelle ou fictive (Fig. 11). Comme pour les autres organes végétaux, l'arrangement des pièces florales est prédéterminé pour une espèce donnée. C'est un gène dit *homéotique* qui code l'apparition des différents verticilles (sépales, pétales – ou bien tépales –, étamines, pistil). Si une mutation intervient au niveau de ce gène, une anomalie apparaît dans la fleur, par exemple production de pétales à la place d'étamines, caractère recherché et encouragé par les horticulteurs (rosiers cultivés, pivoines,...) !

Comme pour la feuille, l'agencement est déjà présent dans le bourgeon floral (préfloraison), où les pièces peuvent s'insérer l'une par rapport à l'autre de diverses manières (cela se voit surtout au niveau des pétales). On peut avoir

une imbrication chiffonnée, mais en un chiffonnage « arrangé » (coquelicot), ou bien contournée, c'est-à-dire que les pièces (pétales) sont agencées en quinconce, avec toutes les figures possibles.

La fleur peut présenter une symétrie bilatérale (= fleur zygomorphe, c'est le cas des Lamiacées, Fabacées, Orchidacées,...) ou bien une symétrie radiale (= fleur actinomorphe). Chez les Astéracées (ou Composées), l'inflorescence (capitule) simule une fleur unique à symétrie radiale, mais chaque fleur, appelée aussi fleuron, peut avoir une symétrie bilatérale (les fleurons ligulés) ou une symétrie radiale (les fleurons tubulés) (Fig. 10).



FIG. 10. – Capitule de *Leucanthemum vulgare*, la grande marguerite ; à gauche : capitule entier et en coupe axiale ; au milieu : fleuron tubulé du centre, à symétrie radiale ; à droite : fleuron ligulé de la périphérie, à symétrie bilatérale (d'après FIGUIER, 1874)

La zygomorphie est moins fréquente que l'actinomorphie dans le monde végétal, mais il apparaît, au vu des recherches moléculaires, que la seconde soit un caractère plus ancien et que, donc, l'évolution semble se faire dans le sens de la zygomorphie, et aussi de l'oligandrie (nombre réduit d'étamines). En effet, on peut observer que chez les Renonculacées ou les Rosacées (familles archaïques), par exemple, la symétrie est radiale, et les étamines sont en grand nombre. Par contre, chez les Lamiacées ou les Orchidacées (familles évoluées) : symétrie bilatérale et étamines réduites à 4 ou 1 !

La symétrie bilatérale est apparue de manière indépendante dans des familles différentes et on s'est demandé si elle représentait un avantage pour la pollinisation. En fait, une étude espagnole sur une Brassicacée, *Erysimum mediohispanicum*, qui présente la caractéristique d'avoir à la fois des fleurs zygomorphes et actinomorphes, a permis d'intéressantes conclusions. L'observation attentive des insectes visiteurs a mis en évidence que les fleurs zygomorphes recevaient plus de visites que les autres, mais aussi que les graines produites étaient plus nombreuses, ce qui amènerait, au fil des générations, à la sélection de ce type de symétrie au détriment de l'autre. Mais la question de savoir pourquoi les insectes, dans ce cas au moins, ont une préférence pour les fleurs à symétrie bilatérale, reste posée...

CONCLUSIONS

Si les plantes ont à la base le même potentiel de développement, lié en partie à des règles physico-mathématiques, elles font chacune leur chemin propre. Mais il y a tant de paramètres dans l'interaction avec le milieu et l'évolution qu'il est difficile de cerner avec précision tous les mécanismes en jeu.

Il va de soi que le déterminisme génétique impose à chaque espèce une forme et une symétrie qui lui est propre. Mais chaque espèce réagit aussi aux agents extérieurs auxquels elle doit « s'adapter », non dans un sens anthropomorphique qui implique une décision, mais en fonction des mutations génétiques dont certaines sont

favorables à un moment donné pour permettre à la plante de survivre. Et ce d'une part parce que l'environnement change, d'autre part en raison d'un processus coévolutif entre plante et animal (notamment avec les insectes en ce qui concerne la pollinisation). Le terme *épigénétique* (épi = sur), entré assez récemment dans le vocabulaire biologique, rend bien compte de cette interaction entre le déterminisme génétique et ce qui vient s'y surimposer en fonction des circonstances.

On peut conclure avec DOUADY (2006) « il est difficile de comprendre les limites du champ des possibles, autrement dit la longue histoire qui a déterminé la forme et la symétrie des plantes au fil des millénaires, sous des contraintes qui nous sont largement inconnues ».

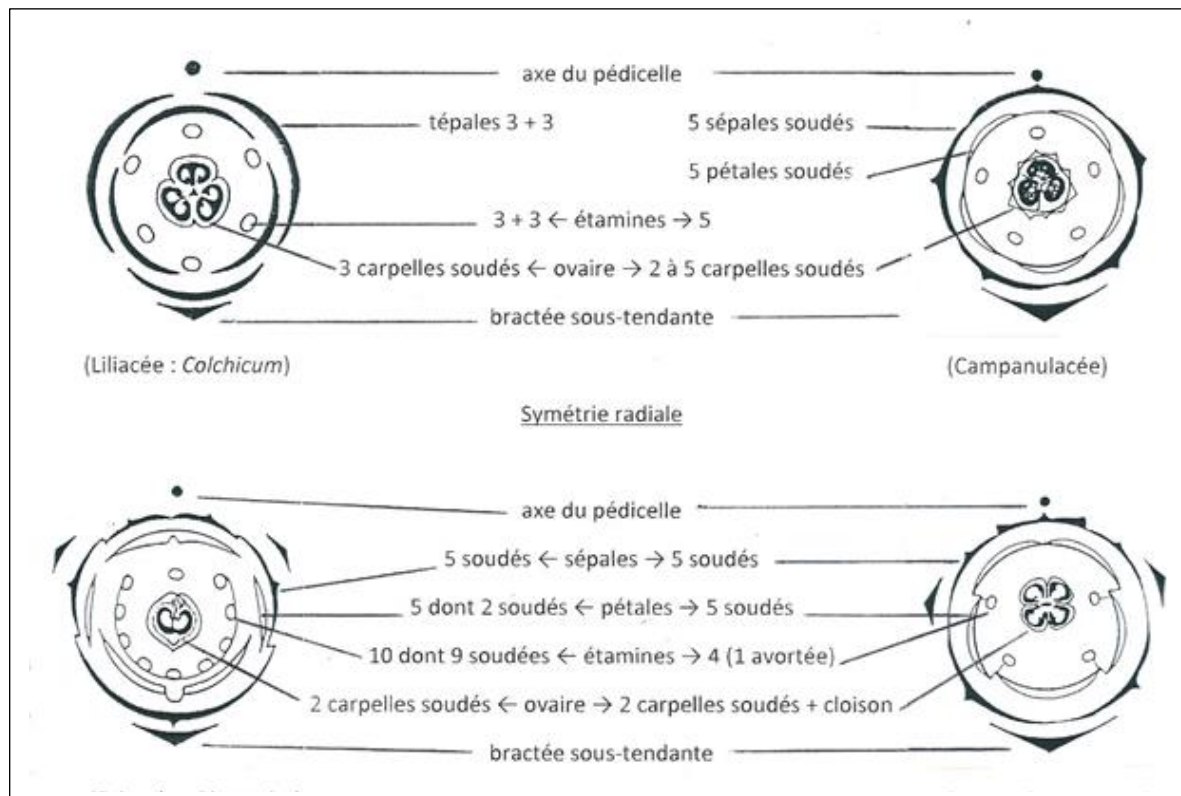


Fig. 11. - Quelques exemples de diagrammes floraux (d'après MARGOT, 1981, modifié).

Références bibliographiques

- BELL A.D., 1993. – Les plantes à fleurs. Guide morphologique illustré. Masson. 341 p.
- BRICE F., 2011. – Les mots de la botanique. Actes Sud, 395 p.
- CHADEFAUD M. & EMBERGER L., 1960. – Traité de botanique systématique. 2 Tomes. Masson & Cie, 1539 p.
- COBUT J.G., MIGNOLET J., PARENT G.H., BRONDERS-LEVEFER H., MARTENS F., STAES J & VANBIERVLIEET N., 1973. – Biologie. Botanique pour l'enseignement secondaire supérieur. De Boeck, 349 p.
- DOUADY S., 2006. – La phyllotaxie, ou comment les plantes font des mathématiques en poussant. In : Morphogenèse. L'origine des formes : 202-211. Belin, 352 p.
- DUMONT E., 2014. – La géométrie dans le monde végétal. Ulmer. 191 p.
- FIGIER L., 1874. – Histoire des plantes. Hachette, 532 p.
- HALLÉ F., 1999. – Eloge de la plante. Pour une nouvelle biologie. Ed. du Seuil. 341p.
- HALLÉ F., 2005. – Plaidoyer pour l'arbre. Actes Sud. 213 p.
- LE BAIL A., BILLOUD B., MAISONNEUVE C. & CHARRIER B., 2007. – Un Picasso parmi les algues brunes : la difficile conquête de la symétrie chez *Ectocarpus*. *Journal de la Société de Biologie* 201(3) : 267-280.
- MARGOT J., 1981. – Eléments d'organographie florale. Laboratoire de Botanique FNDP, 96 p. Non publié.
- REY A. & al., 1998. – Le Robert historique de la langue française. Tome 3 : PR-Z. Dictionnaires Le Robert. 4304 p.
- ROMAIN M.-Th., 2013. – La notion d'individu chez les plantes. *Natura Mosana* 66(3) : 45-60.
- VILMORIN-ANDRIEUX, 1888. – Album de clichés. 744 p.

Parmi les moisissures, le genre *Aspergillus*

Philippe MARTIN *

*Département de Biologie, Université de Namur, BE-5000 Namur, Belgique, philippe.martin@unamur.be

INTRODUCTION

Les moisissures sont omniprésentes dans notre environnement, et le genre *Aspergillus* y contribue amplement. Bien que largement utilisé, car très évocateur pour le grand public, le terme moisissure n'a pourtant rien de taxonomique, car il correspond uniquement à une description macroscopique d'un développement cryptogamique, de mycéliums pour l'essentiel, ayant un aspect velouté.

Les organismes produisant les moisissures ne forment pas un groupe homogène. Ainsi, on retrouve des agents de moisissures au sein des Zygomycota, des Ascomycota et des Basidiomycota. Mais contrairement aux macromycètes, seul le microscope permet l'observation des structures de reproduction de ces mycètes – ce qui leur vaut leur nom de micromycètes – et souvent seulement après mise en culture sur des milieux qui favorisent la conidiogénèse, élément indispensable pour la taxonomie.

Précédemment, les moisissures étaient considérées comme des *Fungi imperfecti*, parce qu'on n'en connaissait pas le stade sexué (téléomorphe). Ils formaient alors le groupe des Deutéromycètes, actuellement abandonné, parce que divers caractères corrélés permettent de rattacher leur stade asexué (anamorphe) aux trois groupes précités.

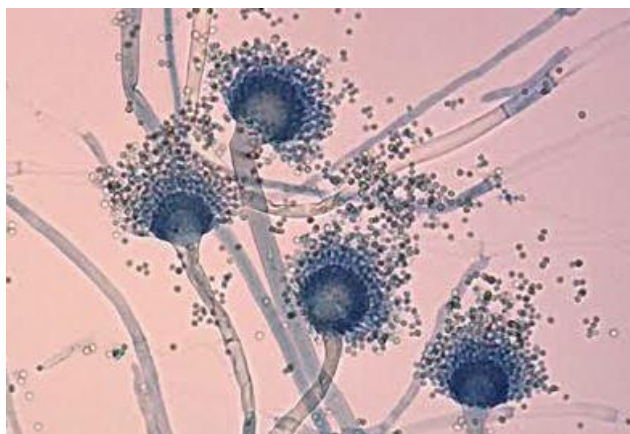


Fig. 1. – Têtes aspergillaires d'*A. fumigatus*.
(×400, photo Ph. Martin)

CARACTÉRISTIQUES MORPHOLOGIQUES

Le mycélium des *Aspergillus* est très peu différencié. Par contre, les structures reproductives sont très typées pour le genre, avec un conidiophore dilaté en goupillon dans sa partie terminale¹ (Fig. 1). Cette tête conidienne produit une ou deux rangées de stérigmates, selon les espèces. Les conidies sont produites par conidiogénèse phialidique, ainsi nommée parce que la cellule conidiogène s'étrangle à son sommet, comme un col de bouteille. En présence d'une seule couronne stérigmatique, les cellules radiaires, appelées phialides, produisent directement les conidies. Chez certaines espèces, ces premières cellules portent le nom de métules et produisent à leur tour les phialides (Fig. 2). Les spores définissent la coloration de la colonie, caractère d'identification utile mais qui n'est exploitable qu'à partir de cultures sur un milieu synthétique (milieu de Czapek) pour standardiser ces couleurs. On comprendra que l'identification au niveau de l'espèce, hormis pour les plus caractéristiques, est souvent délicate.

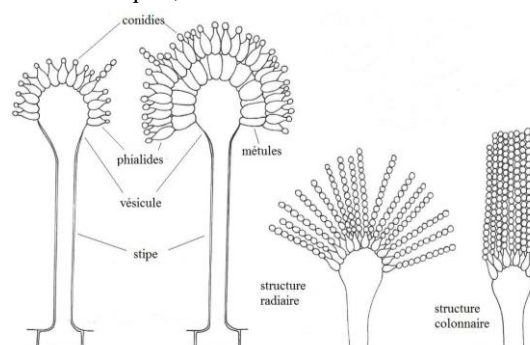


Fig. 2. – Structures aspergillaires
(d'après SAMSON et al., modifié)

TAXONOMIE DU GENRE *ASPERGILLUS*

Avec 185 espèces, les *Aspergillus* représentent un genre important, proche des *Penicillium*, mais ils s'en distinguent par des conidiophores structurés en rameaux évoquant un pinceau. Pour quelques *Aspergillus*, on

¹ D'où l'étymologie du genre, du latin *aspergere*, asperger, par analogie avec le goupillon utilisé dans le rituel catholique pour asperger d'eau bénite.

connaît la phase téléomorphe, prouvant ainsi l'appartenance du genre aux Ascomycètes (ordre des Eurotiales) : *Emericella nidulans* (*Aspergillus nidulans*), *Eurotium chevalieri* (*A. chevalieri*), *Neosartoria fumigata* (*A. fumigatus*), etc.

ÉCOLOGIE

À l'instar de la plupart des Mycètes, les *Aspergillus* interviennent comme recycleurs de la matière organique, surtout végétale, par de multiples exoenzymes qui sont capables de dégrader des molécules aussi complexes que la cellulose ou la lignine, et qui sont mises à profit dans de nombreuses applications biotechnologiques ou agro-alimentaires.

Les *Aspergillus* sont souvent ubiquistes et cosmopolites, mais il y a plus d'espèces sous climats chauds et humides. Certaines espèces sont capables de se développer sur des substrats très secs, comme les graines, le bois, le liège, ou le cuir d'une vieille chaussure... Elles sont xérophiles. D'autres sont spécifiques des milieux à potentiel osmotique élevé, ainsi *A. glaucus*, espèce osmophile, qui se développe sur des milieux hyperconcentrés notamment en sucre (confitures).

Il n'y a pas d'*Aspergillus* strictement parasites, donc exclusivement inféodés à un hôte chez qui le mycète exerce une action délétère. Chez les végétaux, les tissus sains ne sont généralement pas colonisés, seules les graines, en condition d'humidité élevée, peuvent être envahies. L'hyperproduction de spores (Fig. 3), très anémophiles, permet par contre la colonisation de tissus animaux, via les poumons (dans le règne animal, principalement les oiseaux, et dans une moindre mesure les mammifères, surtout immunocompromis).

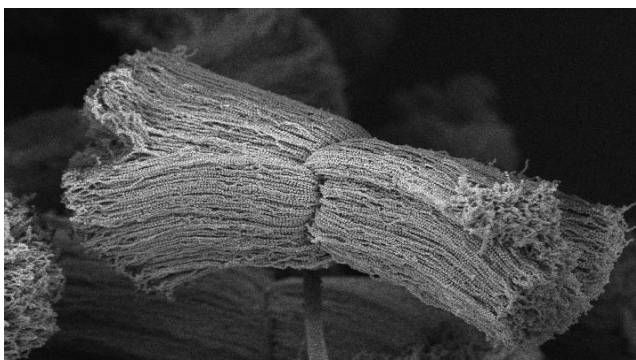


FIG. 3. – Tête aspergillaire d'*A. ochraceus*. Microscopie électronique à balayage (Photo Ph. Martin).

QUELQUES ESPÈCES IMPORTANTES

A. fumigatus, cosmopolite, est considéré comme une espèce thermotolérante, avec une température de croissance pouvant atteindre 55°C. On le rencontre dans le foin et les matières végétales en décomposition, que le mycète échauffe. C'est aussi la principale espèce incriminée en pathologie humaine, par sa bonne thermotolérance (seules les espèces capables de se

développer à 37°C peuvent avoir un caractère invasif dans les tissus humains). C'est aussi cette caractéristique qui en fait un agent infectieux redoutable pour les oiseaux, notamment ceux qui sont élevés en batterie. Cette espèce est responsable de l'aspergillose invasive, pathologie grave chez le sujet immunodéficient, qui touche surtout le poumon, par inhalation préalable des spores. On observe également des aspergillomes pulmonaires, par développement du mycète dans une cavité d'étiologie tuberculeuse. C'est aussi un agent fréquent d'otomycoses, par envahissement du conduit auditif externe. Enfin, les allergies respiratoires aux spores de cette espèce sont fréquentes, pouvant conduire à des fibroses sévères.

A. flavus est également une espèce redoutable, moins par ses colonisations semblables à celles d'*A. fumigatus*, quoique nettement moins fréquentes, que par la production de mycotoxines, métabolites secondaires d'une toxicité extrême. Ce sont les aflatoxines, dont l'aflatoxine B1, qui passent pour être les plus puissants inducteurs de carcinomes hépatiques. Sachant que cette espèce possède un tropisme pour les graines oléagineuses, le contrôle du stockage de celles-ci est primordial. Les arachides et, dans une moindre mesure, les pistaches, doivent faire l'objet d'une surveillance stricte, à tous les niveaux de la chaîne alimentaire, aussi dans les tourteaux destinés au bétail, les aflatoxines s'accumulant dans la viande et le lait. Beaucoup d'autres espèces produisent des mycotoxines dangereuses. C'est le cas d'*A. ochraceus*, colonisant les fruits qu'il contamine avec de l'ochratoxine, et d'*A. glaucus*. Globalement, les mycotoxicoses sont souvent sous-estimées, alors que leurs effets sont hautement préjudiciables.

A. oryzae, très proche du précédent, au point d'être considéré comme une sous-espèce, est présent dans les mélanges d'agents de fermentation utilisés en Asie pour la production de dérivés à base de soja et de riz (koji, saké). Ce mycète est cité également dans certaines variétés de 'champignon du thé', produisant la boisson *kombucha*, en association avec de nombreux microorganismes comme des bactéries lactiques et diverses levures.

A. niger, espèce cosmopolite et de large amplitude écologique (jusqu'à pH 2, et une T°C atteignant 45°C), peut provoquer certaines pathologies, mais elle est surtout connue de la biotechnologie pour la production d'une vingtaine d'enzymes, et divers acides, comme les acides citrique (pour les sodas), gallique (pour la tannerie), oxalique et gluconique (perfusions). Il intervient aussi dans l'élaboration des thés post-fermentés de type *pu'er*, élaborés dans la province chinoise du Yunann.

Bibliographie sommaire

- SAMSON R.A. et al., 2000. – Introduction to Food- and Airborne Fungi. Centraalbureau voor schimmelcultures. Utrecht. 389 p.
RIPERT C. (coord.), 2013. – Mycologie médicale. Doc & Tec Lavoisier. Paris. 690 p.