

UNIVERSITE DES SCIENCES ET TECHNIQUES DU LANGUEDOC

Master : *Sciences et Technologies*

Mention : *Biologie, Géosciences, Agroressources, Environnement*

Spécialité : Ecologie Fonctionnelle et Développement Durable

Parcours : Fonctionnement des Ecosystèmes Naturels Et Cultivés

Théophraste et Raunkiaer ont-ils pensé aux traits foliaires ?

par Baptiste TESTI

Stage de M1

Réalisé sous la direction de Eric GARNIER, encadré par Olivier FLORES

Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive,

1919 route de Mende, 34293 Montpellier Cedex 5



CENTRE D'ÉCOLOGIE
FONCTIONNELLE
& ÉVOLUTIVE

Soutenu le 19 juin 2008 à Montpellier

Formes de Croissance (FC)

Fougères (Fo)

Arbres (Arbr): Plante à tige unique (tronc), ligneuse. Peut excéder 4-5 m de hauteur.

Arbustes (Arbu): Plante à tiges ramifiées, ligneuse. Taille inférieure à 4-5 m de hauteur.

Graminoïdes (Gra): Plante de type graminée, herbacée, (Poaceae, Cyperaceae, Juncaceae, Juncaginaceae, Isoetes).

Herbacées non-Graminoïdes (He): Herbacée n'étant pas un Graminoïde.

Grimpantes (Gri): Plante grimpante, à tige relativement longue, utilisant un support externe pour sa croissance, ligneuse ou herbacée.

Succulentes (Su): Plante succulente stockant l'eau dans ses feuilles ou dans sa tige.

Epiphyte (Ep): Plante se développant sur une autre plante sans forme de parasitisme.

Formes de Vie (FV) selon Raunkiaer (1934)

Phanerophyte (Ph): Plante dépassant 0.5 m de haut, et dont les rameaux ne dégènèrent pas en-dessous de cette limite (bourgeons végétatifs au-dessus de 0.3 m). Pérenne, ligneuse ou herbacée. *e.g. Arbres, de nombreux buissons...*

Chamaephyte (Ch): Plante dont les rameaux restent en-dessous de 0.5 m, ou dépassent 0.5 m mais dégènèrent périodiquement sous cette limite (bourgeons végétatifs en-dessous de 0.3m). Pérenne, ligneuse ou herbacée.

Hemicryptophyte (Hm): Bourgeons végétatifs à la surface du sol. Bisannuelle, Pérenne, herbacée. *e.g. plantes à rosette basale.*

Cryptophyte (Cr): Bourgeons végétatifs sous la surface du sol ou de l'eau. Bisannuelle, Pérenne.

•**Hydrophyte (Hy):** Cryptophyte, aquatique; bourgeons végétatifs et reproducteurs submergés. Seules les parties portant les fleurs peuvent émerger. *e.g. Nymphaea.*

•**Geophyte (Ge):** Cryptophyte, non aquatique, Peut croître dans un sol saturé en eau. Réduction annuelle du système caulinare. Stockage dans des organes sous la surface du sol. *e.g. Plantes à Bulbes, Rhizomes, Tubercules, Pteridium.*

Therophyte (Th): plante dont les systèmes caulinare et racinaire meurent après la production de graines. Réalisent leur cycle de vie en une année au maximum. Annuelle

Indicateur de Qualité:

1 : FV/FC très hypothétique: supposée d'après les tendances du genre, et des descriptions trop vagues dans les flores.

2 : FV/FC assez probable: suggérées par les descriptions des flores; mots clés (i.e. 'ligneux', 'pérenne',...), et confortées par les tendances du genre, ainsi que le cas échéant par la FV/FC renseignée.

3 : FV/FC très probable: les descriptions des flores sont très précises (et/ou images explicites), toutefois il n'est pas dit explicitement de quelle FV/FC il s'agit

4 : FV/FC donnée dans la bibliographie.

Abréviations utilisées dans le texte :

A_{mass} : Capacité photosynthétique par unité de masse.

FC : Formes de Croissance.

FV : Formes de Vie.

LDMC : rapport de masse de matière sèche par unité de matière fraîche (*Leaf Dry Matter Content*).

LL : Durée de vie foliaire (*Leaf Life-span*).

LT : Epaisseur des feuilles (*Leaf Thickness*).

N_{mass} : Teneur en azote foliaire par unité de masse.

NPP: Production Primaire Nette (*Net Primary Production*).

SLA : Surface Foliaire Spécifique (*Specific Leaf Area*).

RGR : Taux de Croissance Relatif (*Relative Growth Rate*).

INTRODUCTION

Les plantes vasculaires présentent une grande diversité de morphologies. Théophraste (372-287 av. J.C.), dans son *Histoire de plantes*, proposa la première classification des végétaux ; basée sur des similitudes morphologiques, elle suppose des comportements différents selon leur 'Forme de Croissance' (FC) (i.e. *Arbres, Arbustes, Herbes...*). Bien que définie de manière plus ou moins intuitive, elle serait le reflet de l'ensemble des processus physiologiques au sein des plantes (Chapin, 1993), et reste fréquemment utilisée dans les analyses comparatives. En 1907, Raunkiaer propose (traduit en anglais en 1934) une classification en Formes de Vie (FV) basée sur la position des bourgeons végétatifs par rapport à la surface du sol (Figure 1), contrainte pour le passage de la mauvaise saison hivernale. Cette classification étroitement liée aux conditions climatiques permettrait de regrouper les plantes en groupes de réponse à ces contraintes climatiques. Les plantes classées par FC ou FV réagissent de manière différente aux facteurs environnementaux, et peuvent être situées selon les deux axes de perturbation et de stress du triangle *Competitor, Stress-tolerant, Ruderal* (CSR) de Grime (cf. Grime, 1974, 1977). Les FC/FV dominantes dépendent, selon Grime (1974) et Chapin (1993), du taux de perturbation du milieu et de la disponibilité en ressources. Entre deux perturbations, il existe une succession de FC dominantes à partir d'herbacées annuelles jusqu'aux arbres, si le temps écoulé depuis la dernière perturbation est suffisamment long (Chapin, 1993). Les espèces des premiers stades de successions (e.g. herbacées annuelles) ont une vitesse de croissance (RGR), une capacité photosynthétique, et un taux de renouvellement des organes élevés, et sont relativement productives (cf. Grime, 1974). La classification en FC, comme celle de Raunkiaer (1934) serait alors une façon convenable de simplifier la diversité des fonctions physiologiques en groupes discrets, facilement manipulables (Gitay, Noble & Connell, 1999; Santiago & Wright 2007). Toutefois, de telles classifications discrètes ne permettent pas de définir les stratégies des espèces avec précision. Des approches alternatives basées sur une quantification continue ont été développées dans ce but.

Westoby (1998) propose un schéma où chaque axe de variation du triangle C-S-R peut être décrit par un trait fonctionnel¹ à distribution continue. Ainsi, dans le schéma *Leaf-Height-Seed* (LHS), l'axe d'utilisation des ressources ('L') est représenté par un seul trait foliaire ; la Surface Spécifique Foliaire (SLA) qui correspond à la surface de feuille réalisée par masse de matière sèche (exprimée en $\text{m}^2.\text{kg}^{-1}$). D'abord retenu pour sa relation avec la vitesse de croissance (RGR) (Westoby *et al.*, 2002), de nombreuses études ont ensuite montré que le SLA était positivement corrélée à la capacité photosynthétique et à la teneur en azote foliaire par unité de masse (respectivement A_{mass} et N_{mass}), et négativement corrélée à la durée de vie foliaire (LL; Reich *et al.* 1997 ; Wright *et al.*, 2004). Ainsi, les espèces à SLA élevé présentent des stratégies de production rapide de matériel foliaire et un renouvellement fréquent des feuilles. Elles sont efficaces dans l'acquisition des ressources, mais peu dans la conservation des nutriments dans leurs tissus. Elles dominent en général des milieux fertiles.

Le SLA peut cependant poser des problèmes de mesure pour certaines espèces, et est peu efficace en tant qu'indicateur d'utilisation des ressources pour des espèces d'ombre (Wilson *et al.*, 1999). Un autre trait souvent retrouvé dans la littérature et

¹ Caractéristique mesurable directement à l'échelle de l'individu, sans requérir d'information à d'autres niveaux d'organisation, ayant un impact sur sa valeur sélective (Violle, 2007).

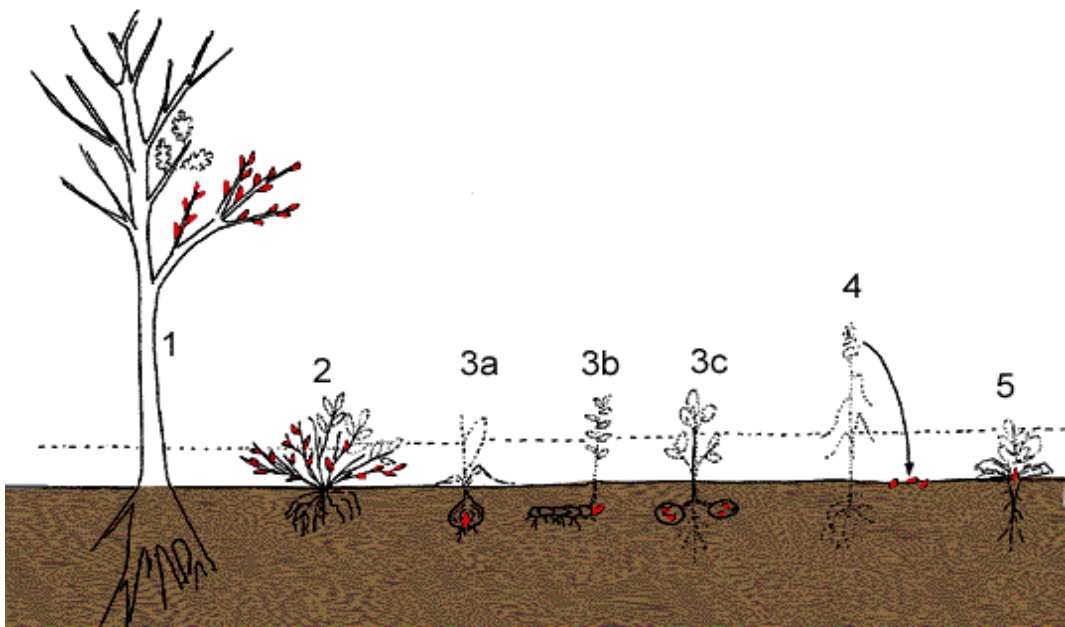


Figure 1. Formes de Vie décrites par Raunkiaer (1934)

La position des bourgeons végétatifs pendant la mauvaise saison apparaît en rouge. Les Therophytes (4) passent la mauvaise saison sous forme de graines. Les Hydrophytes n'apparaissent pas sur la Figure; pour une définition, se référer à l'encadré.

1: Phanerophyte, 2: Chamaephyte, 3 (a,b,c): Geophyte, 4: Therophyte, 5: Hemicryptophyte.

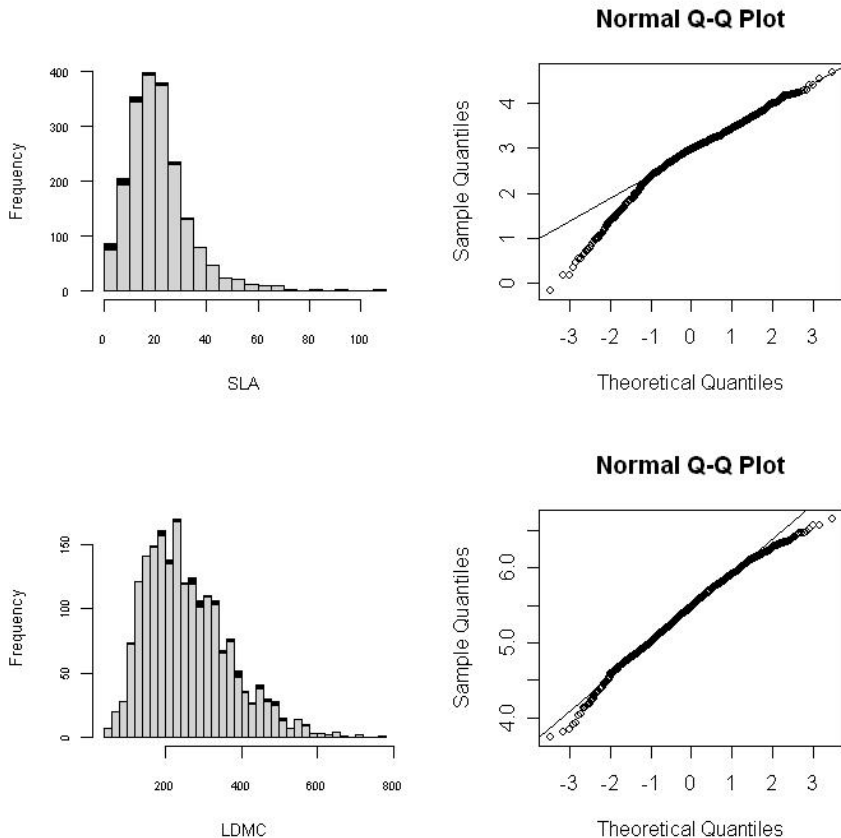


Figure 2. Distribution des valeurs de SLA (haut) et LDMC (bas), et graphe Quantile-Quantile des valeurs log-transformées.

Les valeurs de traits foliaires apparaissent en Gris pour les Angiospermes, et en Noir pour les Filicophytes et Gymnospermes (phylogénie, cf. Fig. 3).

corrélé au SLA est également lié à l'axe d'utilisation des ressources (Garnier *et al.*, 2001 ; Vile *et al.*, 2005) : le taux de matière sèche par unité de matière fraîche (LDMC, exprimé en mg.g^{-1}). Ce trait ne nécessite pas de mesure de surface ; il dépend plus de la structure même des feuilles, et est beaucoup moins lié à leur épaisseur (LT) que le SLA². Proposé en tant qu'alternative au SLA, il a été retenu par Wilson *et al.* (1999) comme meilleur indicateur de l'utilisation, et en particulier de la conservation, des ressources.

D'une manière générale, les analyses des types fonctionnels³ reposent sur le fait que les plantes sont contraintes dans leurs performances pour différentes fonctions vitales (e.g. croissance et reproduction, acquisition des ressources, défenses contre les autres organismes...). Selon Chapin (1993), les FC sont l'expression ultime des compromis entre ces fonctions, et des liens entre les traits et fonctions des plantes. Une telle classification traduisant les stratégies spécifiques devrait donc avoir une influence sur les distributions de SLA et LDMC. Vile *et al.* (2005) a mis en évidence des différences significatives pour les valeurs de SLA entre les FC (sauf pour les *Arbres* et *Arbustes* qui semblent pouvoir être regroupés en '*espèces ligneuses*'). Les espèces herbacées ont des valeurs de SLA plus élevées que les ligneuses, et des valeurs de LDMC plus faibles. Il existe également des différences entre herbacées graminoides et non-graminoides ; ces dernières ont des valeurs de SLA plus élevées que les graminoides et des valeurs de LDMC plus faibles. Ces résultats suggèrent donc une relation entre la morphologie générale des plantes, et la physiologie foliaire concernant la gestion des ressources. On peut s'attendre à une diminution des valeurs de SLA en partant de stratégies d'espèces herbacées annuelles, jusqu'à celles des plantes ligneuses, et inversement pour le LDMC. Ces tendances sont à nuancer par la durée de vie foliaire chez les espèces ligneuses ; une espèce caducifoliée peut présenter un SLA plus élevé et un LDMC plus faible qu'une espèce sempervirente (Reich *et al.*, 2007).

Le but de cette étude est de mettre en évidence les relations entre les formes de croissance (FC) et formes de vie (FV) sur les distributions de SLA et LDMC à échelle globale. Ces relations ont brièvement été étudiées pour des petits jeux de données dans des études locales, ou même à partir de compilations, mais jamais à partir d'une base de données regroupant autant d'espèces à travers le monde que celle utilisée ici. Un tel volume de données permettra ainsi d'obtenir des patrons plus robustes que ceux obtenus jusqu'alors, voire de faire apparaître des tendances auparavant masquées par un échantillonnage restreint.

MATERIEL ET METHODES

Origine des Données

Les données utilisées proviennent d'une base de données existante (*PlanTraits*), réalisée dans l'optique de renseigner les principaux traits fonctionnels pour un maximum de plantes à l'échelle planétaire. Elle est issue d'une compilation de publications (bases de données ou études locales, cf. [Annexe Bibliographie](#)) et de

² $1/\text{SLA} = \text{LT} \times d$, avec LT l'épaisseur foliaire, et d la densité des tissus ; étant donné que $d \approx \text{LDMC}$; LDMC et SLA sont reliés par la relation $\text{LDMC} \times \text{LT} \approx 1/\text{SLA}$ (cf. Wilson, 1999 ; Vile *et al.*, 2005). D'après cette équation, le SLA évolue en fonction du LDMC selon une régression hyperbolique (Garnier *et al.*, 2001).

³ Groupes d'espèces ayant un fonctionnement similaire à l'échelle de l'organisme, et des réponses ou effets similaires vis-à-vis de leur environnement.

Tableau 1. Moyennes et écart types des traits, et résultat de l'ANOVA (valeurs log-transformées) par Formes de Croissance représentées par au moins 100 taxons.

Les moyennes annotées de lettres différentes sont significativement différentes (test Tukey HSD ; $p < 0,05$).

SLA, Surface Foliaire Spécifique (m^2/kg); **LDMC**, Taux de Matière Sèche par matière Fraîche(mg/g).

Formes de Croissance	SLA		LDMC		Nombre de taxons
	Moyenne	Ecart type	Moyenne	Ecart type	
Fougères	17.1	6.3	261	68.3	16
Herbacées n.g.	24.9^a	12	199.1^a	67.4	1238
Graminoïdes	20.4^b	9.4	317.6^b	82.9	326
Succulentes	10	8.6	154.8	92.6	34
Grimpantes	25.2	8	235.6	54.6	42
Arbustes	11.4^c	6.8	366.8^c	96.4	241
Arbres	13.8^d	8.7	393.4^c	105.9	241

Tableau 2. Moyennes et écart types des traits, et résultat de l'ANOVA (valeurs log-transformées) par Formes de Vie représentées par au moins 100 taxons.

Les moyennes annotées de lettres différentes sont significativement différentes (test Tukey HSD ; $p < 0,05$).

SLA, Surface Foliaire Spécifique (m^2/kg); **LDMC**, Taux de Matière Sèche par matière Fraîche(mg/g).

Formes de Vie	SLA		LDMC		Nombre de taxons
	Moyenne	Ecart type	Moyenne	Ecart type	
Therophytes	27.1^a	11.2	197.4^a	67	309
Geophytes	24.7^{a, b}	11.5	214.6^a	87.4	198
Hydrophytes	42.2	22.1	140.7	56.8	39
Hemicryptophytes	23.1^b	10.3	230.9^b	84.2	849
Chamaephytes	18^c	9.8	265.2^c	95.2	182
Phanerophytes	12.7^d	8.2	389.4^d	102.7	395

données non publiées. Un tableau de plus de 5900 lignes en a été extrait, comprenant les taxons pour lesquels au moins le SLA était mesuré. Chaque ligne correspond à un taxon (niveau spécifique ou infraspécifique) pour lequel sont précisés, en plus de traits fonctionnels, sa situation systématique (classe, ordre, famille), et la source de la donnée. Concernant 5721 espèces différentes, ce jeu de données couvre environ 2% de la diversité des Plantes vasculaires.

Nomenclature

Les taxons sont identifiés par leur nom de genre et d'espèce, et de sous-espèce ou variante pour les taxons décrits à un niveau infraspécifique (e.g. *Carex viridula brachyrrhyncha*). Afin d'éviter toute redondance, l'identification des taxons doit être unique (un même taxon décrit par plusieurs auteurs peut avoir différentes appellations). Les noms de genre obsolètes ont été remplacés par leur synonyme validé dans la *Vascular Plant Families and Genera database*⁴ du jardin botanique de Kew. Les noms de taxons ont ensuite été vérifiés dans l'*International Plant Names Index (IPNI)*⁵ (cf. Moles 2005). Plusieurs revues successives des noms de la totalité de la base ont été effectuées afin de corriger au maximum les erreurs d'orthographe et les problèmes de synonymie.

Traits fonctionnels et définitions

Les données utilisées concernent des traits foliaires mesurés selon un protocole standard (Garnier *et al.*, 2001). Concernant les FC et FV, celles-ci n'apparaissent pas systématiquement dans les études datant d'avant la publication de standards (Cornelissen *et al.*, 2003). Lorsqu'elles étaient données les FC pouvaient être définies selon des objectifs particuliers aux études, et ne correspondaient pas forcément à ces standards. Les définitions des FC et FV adoptées dans ce travail ont été adaptées afin de les ajuster au mieux aux standards (Cornelissen *et al.*, 2003), de conserver un maximum de précision dans la description, et de permettre de compléter la base de données pour les FC et FV non renseignées (cf. Encadré). Les FC ont été classées en *Arbres*, *Arbustes*, *Herbacées non Graminoïdes (Herbacées n.g.)*, *Graminoïdes*, *Plantes grimpantes*, et *Succulentes*. Les définitions correspondent à celles de la base de données PLANTS du *Natural Resources Conservation Service (NRCS)*⁶. Les FV ont été simplifiées en 6 modalités (*Phanerophyte*, *Chamaephyte*, *Hemicryptophyte*, *Geophyte*, *Hydrophytes*, *Therophytes*).

Obtention des Formes de Croissance (FC) et Formes de Vie (FV)

- *Compilation de bases de données*

Initialement, environ 2800 FC et 1730 FV n'étaient pas précisées sur la totalité des taxons issus de *PlanTraits*. Le plus gros des données manquantes a été renseigné à partir de bases de données en accès libre sur Internet (publiées par différentes agences de l'*United States Department of Agriculture (USDA)* : *Hawaiian Ecosystems*

⁴ <http://www.rbgekew.org.uk/data/vascplnt.html>

⁵ <http://www.ipni.org/ipni/plantnamesearchpage.do>

⁶ http://plants.usda.gov/growth_habits_def.html

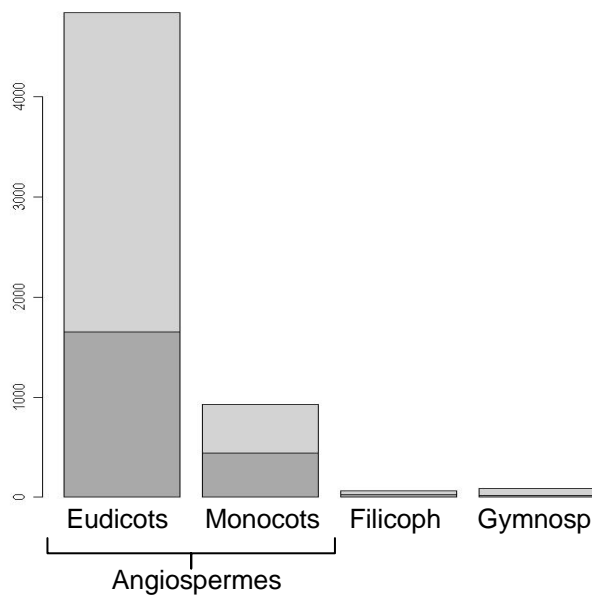


Figure 3 : Distribution des espèces de *Plantraits* et du sous jeu de données utilisé dans les analyses selon les clades de plantes vasculaires les plus représentés.

Plantraits (gris clair) regroupe 2% des Angiospermes. 81% des espèces sont des Eudicotylédones, 16% des Monocotylédones, et 3% sont des Gymnospermes et Filicophytes. Le sous jeu de données (gris foncé) couvre environ 0.8% des Angiospermes. 78% sont des Eudicotylédones, 20% des Monocotylédones, et 2% des Gymnospermes et Filicophytes. De gauche à Droite : **Eudicotylédones, Monocotylédones, Filicophytes, Gymnospermes**. Les Magnoliidés, ont ici été placés parmi les Monocotylédones, de même que les Angiospermes basales.

		x							
		Gri	He	Gra	Arbu	Su	Arbr		
y	Ch	2	95		78	7		182	
	Ge	12	135	49	1	1		198	
	Hm	6	639	194	6	4		849	
	Hy		39					39	
	Ph	14	2		139		240	395	
	Th	7	246	54		2		309	
		41	1156	297	224	14	240	1972	

Tableau 3 : Correspondance entre classification en Formes de Vie (y) et Formes de Croissance (x).

Le tableau indique les effectifs obtenus pour chaque combinaison (FV, FC) ainsi que les sommes marginales et le grand total (1972 taxons décrits, pour lesquels à la fois la FC et la FV sont données). **He**, Herbacées n.g. ; **Gra**, Graminoïdes ; **Su**, Succulentes; **Gri**, Grimpantes ; **Arbu**, Arbustes; **Arbr**, Arbres; **Th**, Therophytes; **Ge**, Geophytes ; **Hy**, Hydrophytes ; **Hm**, Hemicryptophytes; **Ch**, Chamaephytes ; **Ph**, Phanerophytes.

at Risk project (HEAR)⁷, Fire Effects Information System (FEIS)⁸, NRCS⁹, et par Julve, 1998 : baseflor¹⁰), publiées dans la littérature scientifique (Baseco, Gachet, *et al.*, 2005) ou non publiées (BD-Ile De France, Plantes de l'Herault).

Les données ont été manipulées avec le logiciel R 2.6.2 (R Development Core Team). Elles ont été homogénéisées à celles de *PlanTraits*, compilées en un même tableau (plus de 55000 lignes), et enfin mise en commun avec *PlanTraits*.

- *Consultation de flores*

Des flores locales correspondant aux zones d'étude des différentes publications utilisées dans *PlanTraits* ont été consultées dans les bibliothèques du Museum National d'Histoire Naturelle (MNHN), de l'Université de Pharmacie de Paris (BIUP), et du Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive (CEFE) à Montpellier. Des bases de données ou flores interrogeables en ligne ont également été utilisées pour compléter une partie des données manquantes (FEIS, *International Legume Database & Information Service* (LDIS)¹¹, Tela Botanica¹², eFloras.org¹³, Australian Botanical Name Portal¹⁴...). Enfin, une partie des FC a pu être déduite des FV renseignées, et réciproquement (e.g. *Arbre* ↔ (*mega*)*Phanerophyte*).

Les descriptions des flores permettent en général une bonne estimation de la FC de l'espèce, mais ne donnent aucune indication décrivant la FV. Parmi les flores consultées, seule la Flore Catalane (Bolos *et al.*, 2005) donne la FV des espèces. Un indice de fiabilité du trait, lié à la précision de la description donnée dans la flore par rapport à celle requise par la définition, a été attribué aux FC/FV obtenues (cf. [Encadré, Indicateur de qualité](#)).

Suite à ces recherches, environ 2150 FC et 630 FV ont été ajoutées, et 650 FC et 1100 FV ne restent non renseignées dans *PlanTraits*. Pour ce travail sur les distributions de SLA et de LDMC, seules les espèces pour lesquelles à la fois SLA et LDMC étaient mesurés ont été retenues. Le LDMC étant beaucoup moins fréquemment mesuré que le SLA, un sous jeu de données de 2145 espèces (les sous-espèces et variétés n'ont pas été distinguées) a alors été retenu pour nos analyses. Le reste des données de *PlanTraits* sera analysé ultérieurement. Le sous jeu de données utilisé contenait environ 300 FC et 840 FV non renseignées. Elles ont été l'objet de recherches prioritaires puisqu'étant sujettes aux analyses. Les méthodes décrites précédemment ont permis de renseigner la quasi-totalité des FC (seules 2 FC sont manquantes), en revanche beaucoup d'espèces ne sont toujours pas décrites pour leur FV (130 manquantes). Finalement, on obtient un total de 1972 taxons pour lesquels toutes les données sont complètes (FC et FV), et où les SLA et LDMC ont été mesurés simultanément.

Analyses des données

Lorsque plusieurs données étaient disponibles pour une espèce (mesurées sur

⁷ <http://www.hear.org/pier/habit.htm>

⁸ <http://www.fs.fed.us/database/feis/>

⁹ <http://plants.usda.gov/>

¹⁰ <http://perso.wanadoo.fr/philippe.julve/catminat.htm>

¹¹ <http://www.ildis.org/>

¹² <http://www.tela-botanica.org/page:eflore>

¹³ <http://www.efloras.org/>

¹⁴ <http://www.cpbr.gov.au/ibis/speciesLinks.html>

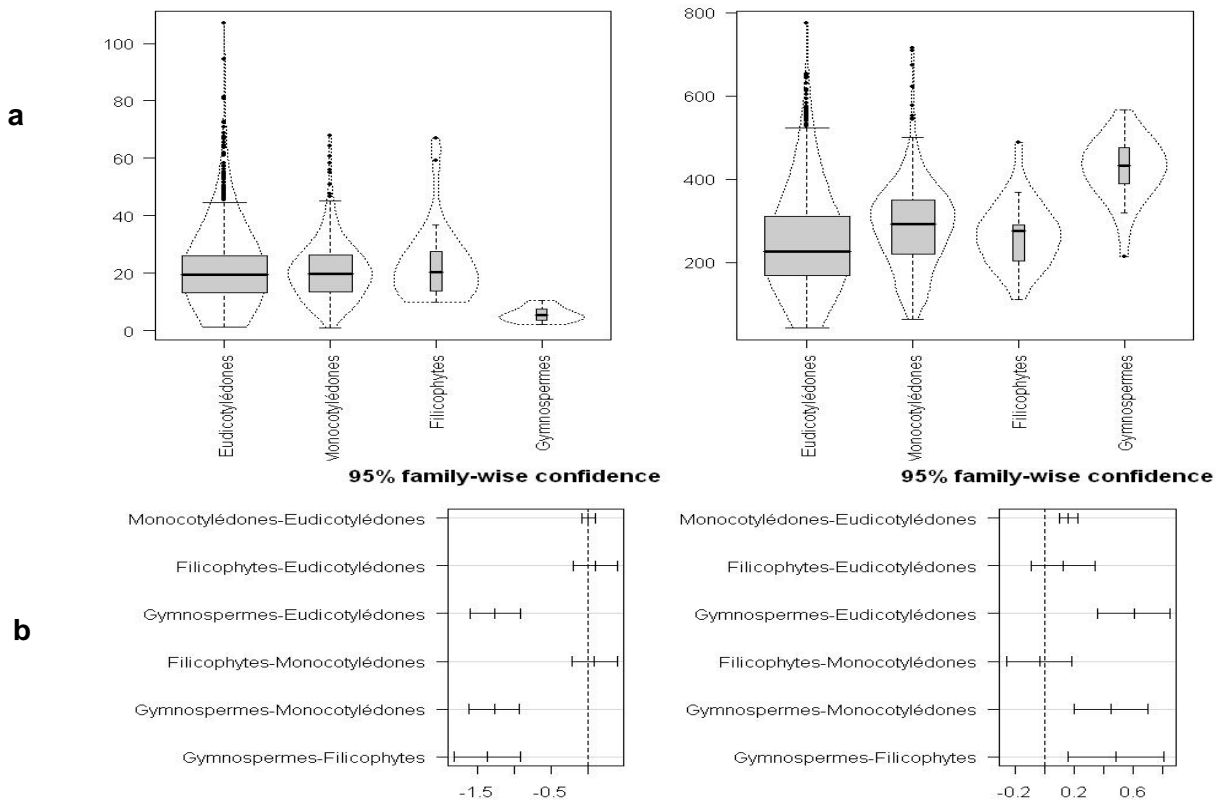


Figure 4. Distribution de valeurs de SLA (à gauche) et LDMC (à droite) par classes taxonomiques (a), et Résultat du test de Tukey HSD (b).

Tous les intervalles de confiance qui ne recoupent pas 0 révèlent des différences significatives d'effets. La première des deux modalités comparées a des valeurs de traits plus élevées que la deuxième si l'intervalle de confiance se trouve à droite de 0 et réciproquement (e.g. les Gymnospermes ont des valeurs de SLA en moyenne plus basses que les Monocotulédones).

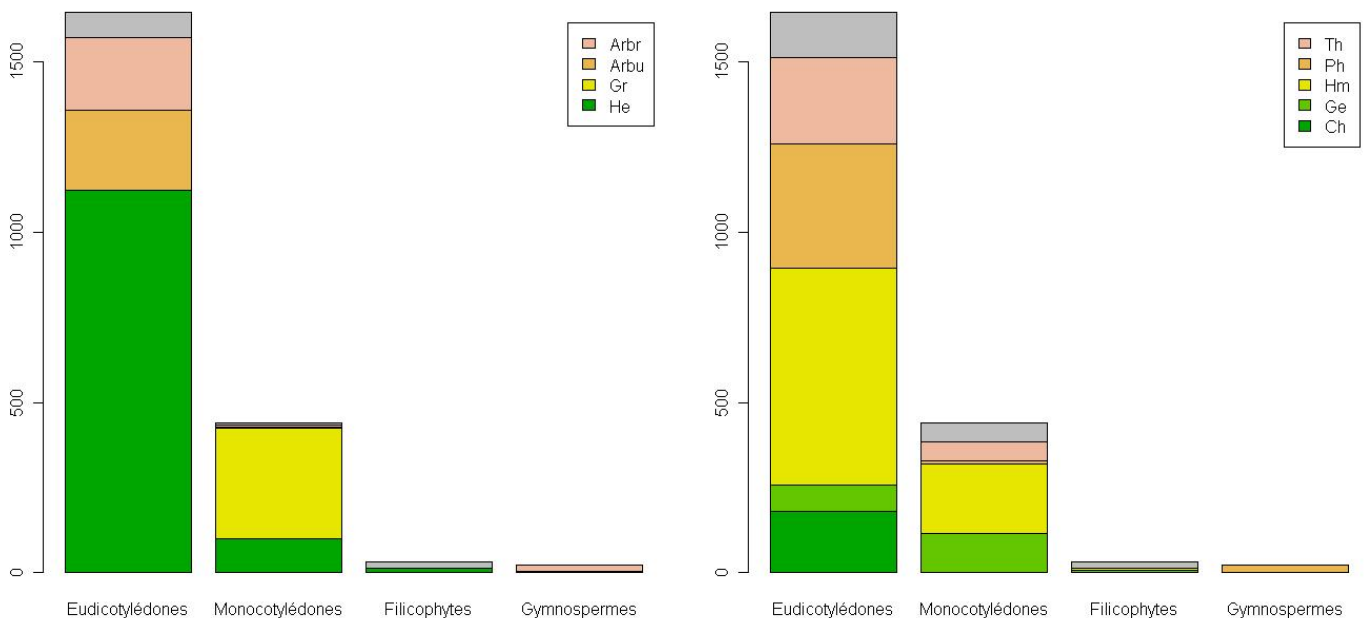


Figure 5: Nombre de FC (gauche) et FV (droite) différents parmi les Eudicotylédones, Monocotylédones, Filicophytes et Gymnospermes (cf. légende Fig. 2).

En gris: les espèces pour lesquelles la FC ou FV n'est pas donnée.

plusieurs sites), la moyenne arithmétique a été utilisée comme estimation de la valeur du trait foliaire, et la FC/FV la plus fréquemment obtenue a été gardée.

Les analyses statistiques ont été effectuées pour les FC et FV représentées au moins par 100 taxons (cf. Vile *et al.*, 2005), mais les moyennes et écarts types ont été calculés sur l'ensemble des FC et FV (Tableaux 1 et 2).

Les analyses ont été effectuées avec R 2.6.2. La normalité des résidus de la totalité des données de SLA et LDMC a été testée (test de Shapiro) et n'a pas été vérifiée, même après transformation en logarithme des valeurs (Fig. 2). Toutefois, l'importance du nombre de données nous autorise à négliger la non-normalité des distributions de SLA et LDMC (condition en théorie nécessaire pour effectuer une Analyse de Variance), la robustesse des résultats étant assurée par l'effort d'échantillonnage. L'homoscédasticité entre modalités a été vérifiée par des tests paramétrique et non-paramétrique. Les effets des facteurs sur les moyennes de chaque modalité ont été estimés par une Analyse de Variance (ANOVA) à un facteur de classification (FC et FV). Un test de Tukey H.S.D au seuil de 5% a ensuite été utilisé pour comparer les groupes deux à deux.

RESULTATS

Description des données

Avec environ 97% d'Angiospermes et 3% de Gymnospermes et Filicophytes (i.e. Fougères et apparentées) (Fig. 3), l'échantillonnage de notre jeu de données reflète en partie la diversité taxonomique des végétaux (les Monocotylédones sont légèrement surreprésentés par rapport aux Eudicotylédones). D'une manière générale, les valeurs de SLA sont distribuées de manière relativement homogène entre les lignées des Angiospermes (Fig. 4), avec une plus forte variabilité chez les Eudicotylédones. Les Gymnospermes, ayant les plus faibles valeurs de SLA en moyenne ($5,7 \text{ m}^2.\text{kg}^{-1}$), se distinguent des deux lignées d'Angiospermes, et également des Filicophytes (respectivement $21,2$ et $22,9 \text{ m}^2.\text{kg}^{-1}$). Les valeurs de traits foliaires de ces derniers sont comparables à celle des Angiospermes. Les distributions de LDMC sont en revanche beaucoup plus variables parmi toutes les Plantes Vasculaires. Les Monocotylédones ont un LDMC en moyenne supérieur à celui des Dicotylédones ($286,9 \text{ mg.g}^{-1}$ contre $249,8 \text{ mg.g}^{-1}$). Ce sont les Gymnospermes qui ont les LDMC les plus élevés (423 mg.g^{-1}).

L'essentiel des espèces ligneuses (Arbres et Arbustes) sont des Eudicotylédones et ne comptent que pour 482 espèces, le reste des taxons sont des espèces herbacées (Herbacées *n.g.* et Graminoïdes) (Tableau 3 et Fig. 5). Parmi les familles les plus abondantes ici, deux sont quasi exclusivement représentées par des Graminoïdes (*Poaceae*, *Cyperaceae*) (Fig. 6), d'autres sont principalement représentées par des Herbacées *n.g.* (*Asteraceae*, *Brassicaceae*, *Caryophyllaceae*...), et on observe également des familles où les FC sont réparties plus équitablement (*Fabaceae*, *Rosaceae*). Les FV suivent un recoupement plus homogène des différents clades (Fig. 5), avec cependant une prédominance des Hemicryptophytes.

Distribution des traits foliaires entre les Formes de Croissance

La représentation graphique des distributions de SLA et LDMC par FC et FV (Figure 7) suggère d'une part des différences entre groupes, et d'autre part une

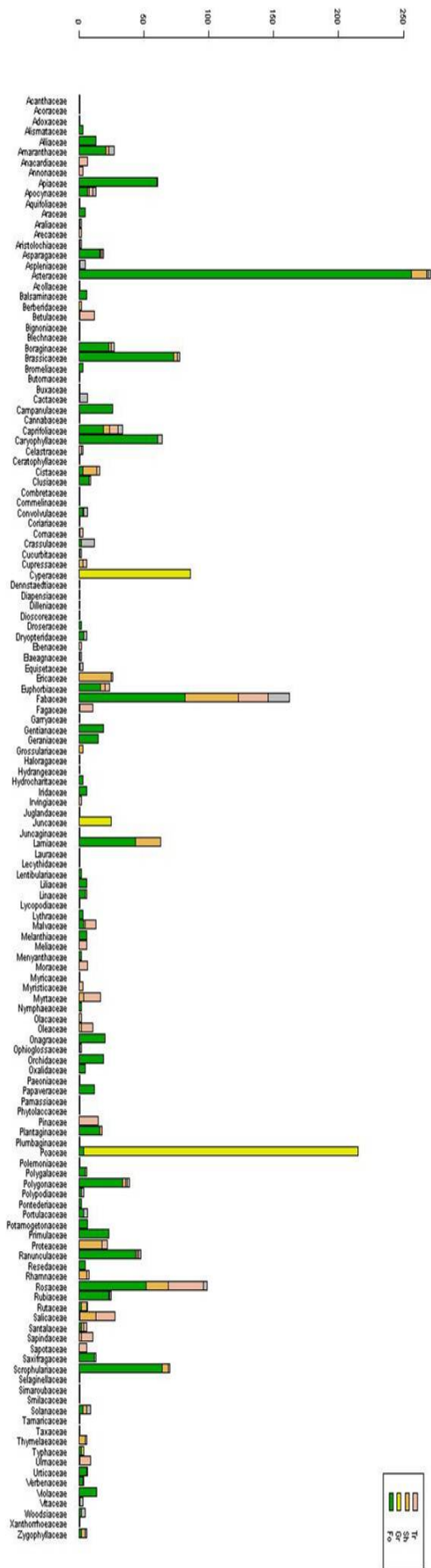


Figure 6: Nombre de taxons par familles (par ordre alphabétique), et des différentes FC dans ces familles.

En vert : *Herbacées n.g.*

En jaune : *Graminoïdes*

En orange : *Arbustes*

En rose : *Arbres*



distribution de SLA inverse à celle du LDMC (les groupes présentant des valeurs de SLA élevées ont tendance à avoir de faibles valeurs de LDMC).

En ce qui concerne les FC (Fig. 7a), les *Herbacées n.g.* ont des valeurs de SLA plus élevées que les *Graminoïdes* elles mêmes ayant des valeurs supérieures à celles des *Arbres* et des *Arbustes*, et inversement pour le LDMC. Le test de Tukey H.S.D indique une différence significative entre *Arbres* et *Arbustes* pour les moyennes de SLA, mais pas de LDMC.

Les espèces *Herbacées n.g.* sont de loin les plus diversifiées dans la distribution du SLA, et ce sont les ligneuses, notamment les *Arbustes* qui présentent le moins de variabilité. Cela s'inverse pour le LDMC, et les *Arbres* présentent plus de variabilité que les *Arbustes*. Les *Succulents* ont à la fois de faibles valeurs de LDMC et également de SLA.

Distribution des traits foliaires entre les Formes de Vie

Les valeurs de SLA les plus élevées en moyenne se trouvent chez les *Therophytes* ($27,1 \text{ m}^2.\text{kg}^{-1}$), et les plus basses chez les *Phanerophytes* ($12,7 \text{ m}^2.\text{kg}^{-1}$) (Tableau 2). D'une manière générale, les *Therophytes*, *Geophytes* et *Hemicryptophytes* ont un SLA plus élevé et un LDMC plus faible que les *Phanérophytes* et *Chamaephytes*.

Parmi ces deux grandes tendances, les *Geophytes* ne se distinguent ni des *Therophytes*, ni des *Hemicryptophytes* et ont des valeurs moyennes de SLA comprises entre celles de ces deux groupes. Les *Therophytes* et *Hemicryptophytes* ont des moyennes de SLA et LDMC différentes. Les *Geophytes* et *Hemicryptophytes* diffèrent pour leurs moyennes de SLA, mais ont un LDMC en moyenne similaire (Fig. 7b). Les *Chamaephytes* ont une moyenne de SLA inférieure à celle des *Phanérophytes*, et inversement pour le LDMC. Au sein des *Phanérophytes*, ceux présentant une canopée sempervirente ont des valeurs de SLA très basses (les plus fréquentes se trouvant autour de $5 \text{ m}^2.\text{kg}^{-1}$), et de LDMC très élevées (Fig. 8).

Les *Therophytes* présentent la plus grande variabilité des valeurs de SLA et les *Phanerophytes* la plus faible. Ces derniers ont au contraire, avec les *Hemicryptophytes*, la plus grande variabilité des valeurs de LDMC, et les *Therophytes* la plus faible.

La combinaison FC-FV (Tableau 3) fait apparaître d'autres tendances. Parmi les espèces herbacées, les *Therophytes* ont des moyennes de SLA et LDMC similaires à celles des *Geophytes* (Figure 9a). Chez les espèces *Hemicryptophytes*, les *Graminoïdes* ont un SLA plus faible et un LDMC plus élevé que les *non-Graminoïdes*. Chez les espèces de petite taille, représentées par les *Chamaephytes* (Figure 9b), les espèces herbacées (*Herbacées n.g.*) ont un SLA en moyenne plus élevé que les espèces ligneuses (*Arbustes*). Et en comparant des espèces ligneuses différant par leur taille, les *Chamaephytes* ont un SLA plus haut et un LDMC plus bas que les *Phanerophytes*.

La courbe $\text{SLA}=\text{f}(\text{LDMC})$ (Fig. 10) montre une relation hyperbolique entre ces deux variables. Les feuilles à faible valeur de SLA montrent une large gamme de valeurs de LDMC. En revanche pour un SLA élevée, le LDMC a des faibles valeurs, et varie peu. Il apparaît clairement que les herbacées se répartissent sur toute l'étendue des valeurs de SLA et également jusqu'à des LDMC moyens, contrairement aux espèces ligneuses qui se cantonnent aux LDMC élevées et de faible SLA. Les espèces de milieux humides (*Hydrophytes*) ont des faibles LDMC, et les SLA les plus élevées. La répartition des valeurs de LDMC des *Graminoïdes* apparaît plus proche de celle des

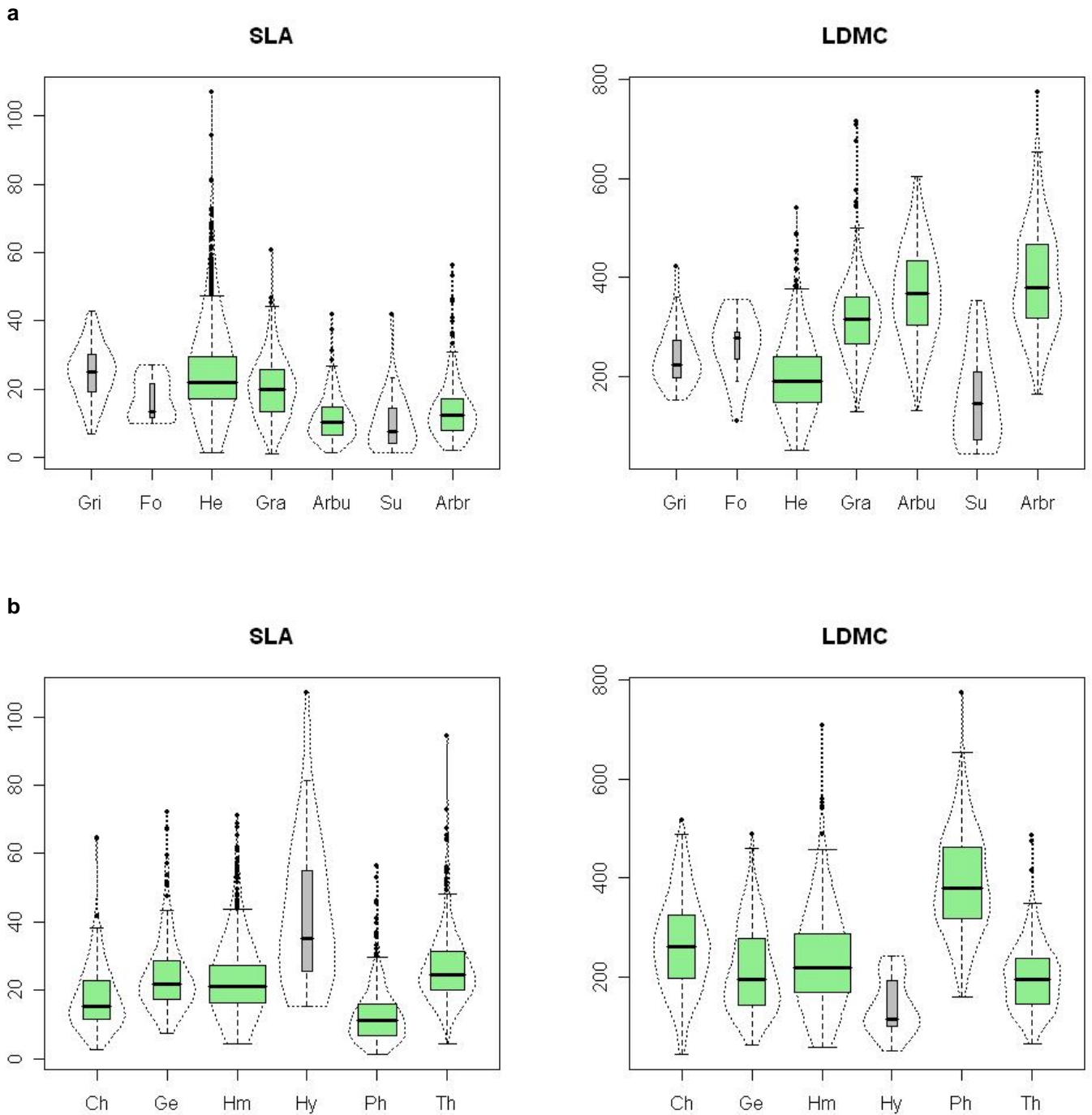


Figure 7. Distribution de valeurs de SLA (à gauche) et LDMC (à droite) groupées par Formes de Croissance (a) et par Formes de Vie (b).

La largeur de la boîte à moustaches est relative à l'effort d'échantillonnage. Les lignes en pointillés représentent la distribution des données. Seules les FV dont les boîtes apparaissent en vert ont été soumises aux analyses. **Ch**, Chamaephytes ; **Ge**, Geophytes ; **Hm**, Hemicryptophytes ; **Hy**, Hydrophytes ; **Ph**, Phanerophytes ; **Th**, Therophytes ; **Fo**, Fougères ; **He**, Herbacées n.g. ; **Gra**, Graminoïdes ; **Su**, Succulentes ; **Gri**, Grimpantes ; **Arbu**, Arbustes ; **Arbr**, Arbres.

espèces ligneuses que des Herbacées n.g. (Fig. 7 et 10, Tableau 1).

DISCUSSION

Des différences dans les valeurs de traits foliaires entre les Formes de Croissance et Formes de Vie soulignent une relation entre morphologie générale et physiologie foliaire. La morphologie des plantes, décrite de façon générale en Formes de Croissance ou en relation avec le climat (Raunkiaer, 1934), reflète donc également une stratégie vis-à-vis de l'utilisation des ressources et de la dynamique du carbone au sein de la plante. Ainsi, à titre d'exemple, une espèce *Therophyte* (herbacée annuelle) développe une large surface photosynthétique par unité de masse foliaire (SLA élevée), et a des feuilles à tissus peu denses (faible LDMC). Elle privilégie alors l'acquisition des ressources et l'investissement dans la croissance au détriment de la conservation de ces ressources sur le long terme. En effet, le SLA est positivement corrélé à la capacité photosynthétique (Wright *et al.*, 2004), une plus grande surface d'échange étant développée pour une même masse de tissus foliaires. Ceci indique une plus grande proportion de mésophylle comparée à celle de tissus de soutien (sclérenchyme) à forte teneur en lignine, (hémi)cellulose, etc (Van Arendonk & Poorter, 1994). Le SLA est également positivement corrélé à la teneur en azote foliaire (N_{mass}) qui reflète la concentration en Rubisco et autres protéines photosynthétiques (cf. Westoby, 2002). Une activité métabolique élevée induit un vitesse de croissance relative (RGR) élevée et confère à ces taxons un avantage sur le court terme. Mais cela rend également ces tissus plus sensibles à l'herbivorie (cf. Coley, 1983 ; Cunnigham, 1999) et moins résistants aux facteurs biotiques et abiotiques. Ces détériorations pourraient toutefois être compensées sur le court terme par une production rapide de biomasse.

A l'opposé, un *Phanerophyte-sempervirent* favorise la conservation des ressources en investissant dans le maintien des feuilles à long terme. La masse de matière sèche par unité de matière fraîche (LDMC) représente la masse de composés structuraux de la feuille obtenue après déshydratation (cf. Garnier *et al.*, 2001). Un LDMC élevé signifie que les composés organiques sont préférentiellement investis dans les structure de soutien et protection (sclérenchyme, cuticule, cire,...), et également convertis en composés secondaires (phénols,...) utilisés comme moyens de défense contre les agressions abiotiques et biotiques (herbivorie). En favorisant une durée de vie foliaire (LL) élevée (cf. Westoby *et al.*, 2002, Wright *et al.*, 2004), ces espèces compensent leur faible capacité photosynthétique par une surface foliaire totale plus importante, et peuvent ainsi entretenir une Production Primaire Nette (NPP) élevée.

Les traits foliaires reflètent également des stratégies reliées à la variabilité des habitats, celle-ci pouvant être définie selon un axe de perturbation et un axe d'accessibilité des ressources (stress) (Grime, 1974, 1977). Les espèces décrites comme dominantes dans des milieux récemment perturbés (Grime, 1974 ; Chapin, 1993) présentent les SLA les plus élevés (*Therophytes*). Une perturbation, par définition, est un évènement impliquant la destruction d'une partie de la biomasse. Après une perturbation, les espèces ayant la plus forte capacité d'acquisition des ressources rendues disponibles s'établissent le plus efficacement. Ainsi, les herbacées bisannuelles (principalement représentées chez les *Geophytes*) se répartissent selon des niveaux de perturbation moins élevés que les *Therophytes*, et les herbacées pérennes (*Hemicryptophytes* et *Chamaephytes*) se situent selon Grime (1977) à un niveau de stress et de perturbation intermédiaires (Grime, 1974). Ces dernières ont

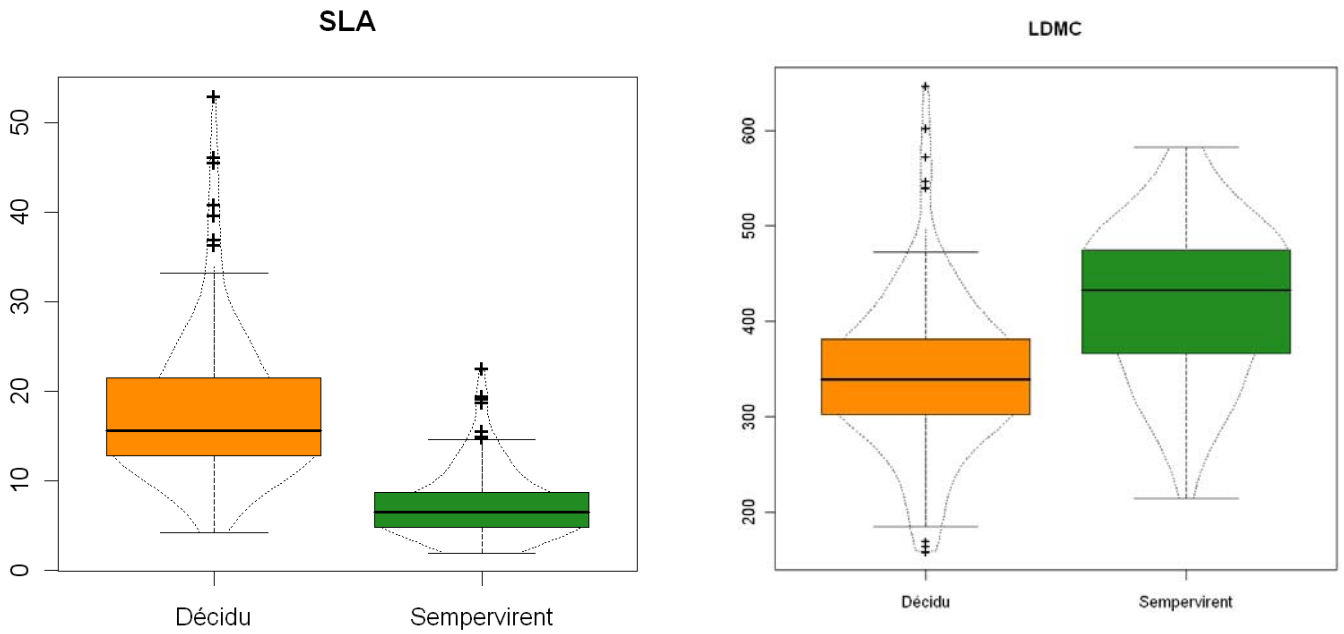


Fig. 8. Distribution de valeurs de SLA et LDMC chez les *Phanerophytes Caducifoliés* (Orange), et *Sempervirents* (Vert).

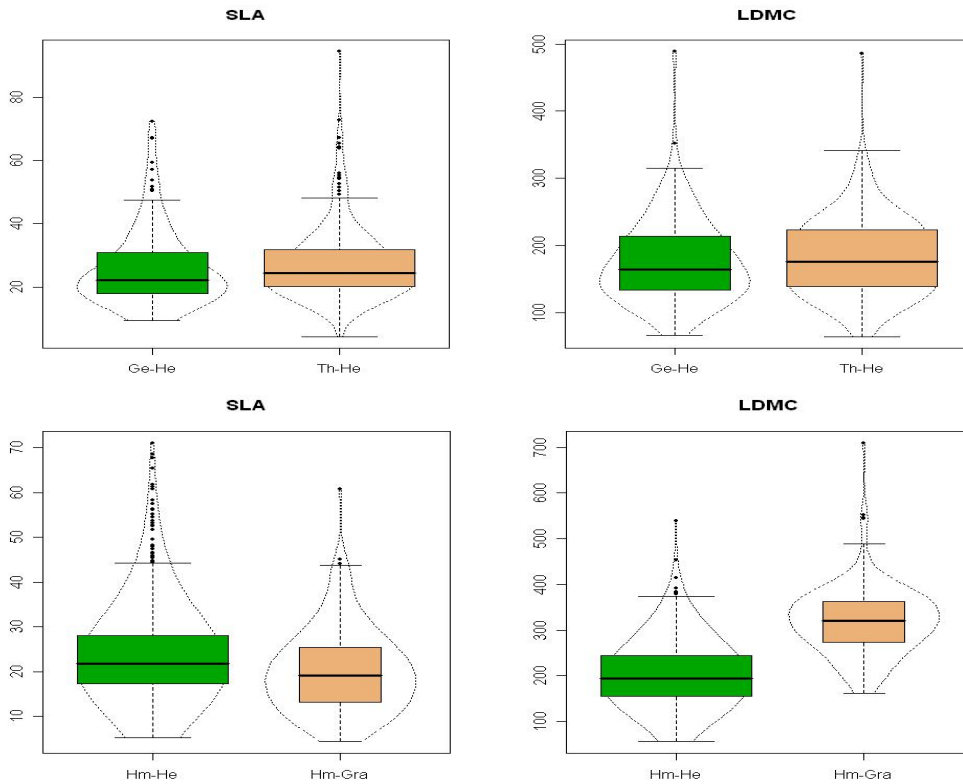


Fig. 9a. Distribution de valeurs de SLA et LDMC chez les *Herbacées Géophytes* et *Therophytes* (haut, respectivement de gauche à droite), et chez les *Hemicryptophytes* *Herbacées n.g.* et *Graminoïdes* (bas).

des feuilles exposées aux aléas environnementaux à long terme, impliquant l'utilisation d'une plus grande proportion des ressources dans le soutien et la protection de leurs feuilles que les autres herbacées (LDMC élevé). La disponibilité en ressources est également plus limitée dans ce type de milieu; ces herbacées sont alors contraintes dans leur croissance et possèdent les plus faibles valeurs de SLA. Les milieux à faible niveau de perturbation permettent la mise en place de structures sur le long terme ; ils sont dominés par les espèces ligneuses. Comme l'a souligné Vile *et al.* (2005), ces espèces possèdent un faible SLA, et un LDMC élevé. Il semblerait que le jeu de données plus important ait ici fait apparaître une différence dans l'acquisition des ressources entre les *Arbres* et *Arbustes*. De façon générale, les plantes ligneuses se distribuent le long de l'axe C-S du CSR (Grime, 1977) qui représente la variabilité des réponses à des opportunités de croissance rapide. Selon Westoby (1998), le SLA traduit le même type de variations. Un SLA plus faible chez les *Arbustes* est lié à une croissance contrainte par une faible accessibilité des ressources. De l'autre côté de l'axe C-S, les *Arbres* ont un SLA plus élevé ce qui les rend plus compétitifs pour l'acquisition des ressources et favorise leur croissance. Parallèlement, un LDMC élevé implique une vitesse de décomposition plus lente de la litière (Kazakou, 2006), et limite les opportunités d'implantation de compétiteurs potentiels à croissance rapide.

La classification en FV de Raunkiaer (1934), principalement basée sur les contraintes du climat Nord-Européen peut être généralisée à l'ensemble des habitats. D'après Raunkiaer (1934), les *Therophytes* dominent dans des conditions climatiques extrêmes. Les *Phanerophytes*, au contraire se retrouvent principalement sous les tropiques où les conditions de stress et perturbations climatiques sont négligeables.

En considérant la FC et la taxonomie des plantes, combinées à des données climatiques, Reich *et al.* (2007) ont expliqué entre un tiers et la moitié de la variabilité des principaux traits foliaires (51% pour le SLA). Si les moyennes de SLA et LDMC diffèrent entre FC/FV, leurs distributions se superposent largement (traduisant la variabilité de stratégies pour des morphologies similaires). En complétant ce modèle, basé sur une classification discrète avec le SLA, plus de deux tiers des variations d'autres traits sont expliqués (Reich *et al.*, 2007). La description précise de stratégies discrètes basées sur des traits foliaires devrait alors permettre d'améliorer la qualité des modèles de végétation. En effet, les modèles de végétation à l'échelle planétaire, sont basés sur la modélisation de processus physiologiques au sein de groupes d'espèces tels que ceux étudiés ici (e.g. *Plant Functional Types*, cf. Reich *et al.*, 2007 ; Haxeltine & Prentice, 1996b).

Dans le contexte actuel de changement global, un des objectifs de l'écologie végétale est de prévoir la réponse des espèces, jusqu'à celle des écosystèmes, aux changements de climat et d'utilisation des sols. La compréhension de la complexité et la variabilité du vivant supposent la recherche de tendances dans les adaptations à l'environnement. Ces tendances peuvent être décrites en types fonctionnels et stratégies, car les similarités de réponses ou d'effets entre groupes d'espèces reposent sur un certain nombre de traits fonctionnels communs ; des traits similaires impliquent une même réponse à un facteur de l'environnement et/ou un même effet sur l'écosystème (Lavorel & Garnier 2002). La relation entre FC et FV et SLA, lui-même lié aux processus physiologiques foliaires, justifie la considération de la morphologie des plantes pour définir des groupes fonctionnels. Toutefois, si le SLA est un bon indicateur de l'efficacité d'acquisition des ressources, il ne permet pas de quantifier la conservation de ces ressources. La mesure des deux traits foliaires, SLA et LDMC devrait être utilisée en tant qu'estimateur de la stratégie de gestion des ressources.

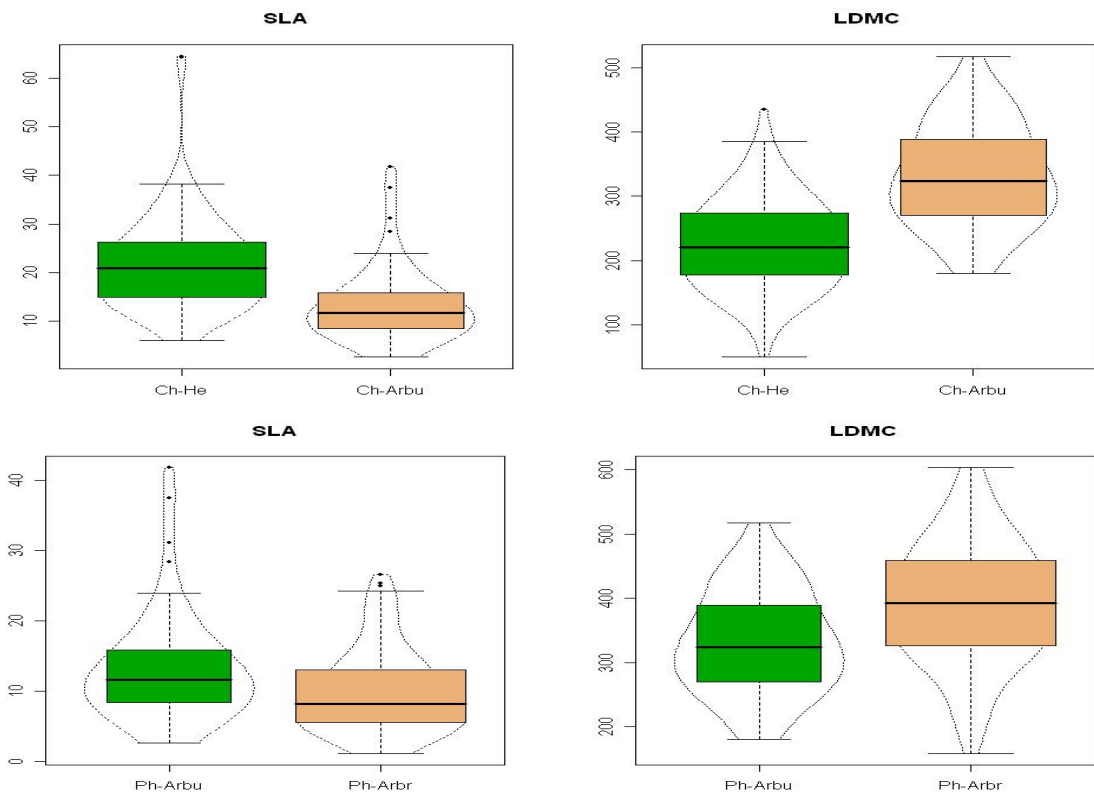


Fig. 9b. Distribution de valeurs de SLA et LDMC chez les *Chamaephytes Herbacés* et *Ligneux* (haut, respectivement de gauche à droite), et chez les *Phanerophytes Arbustes* et *Arbres* (bas).

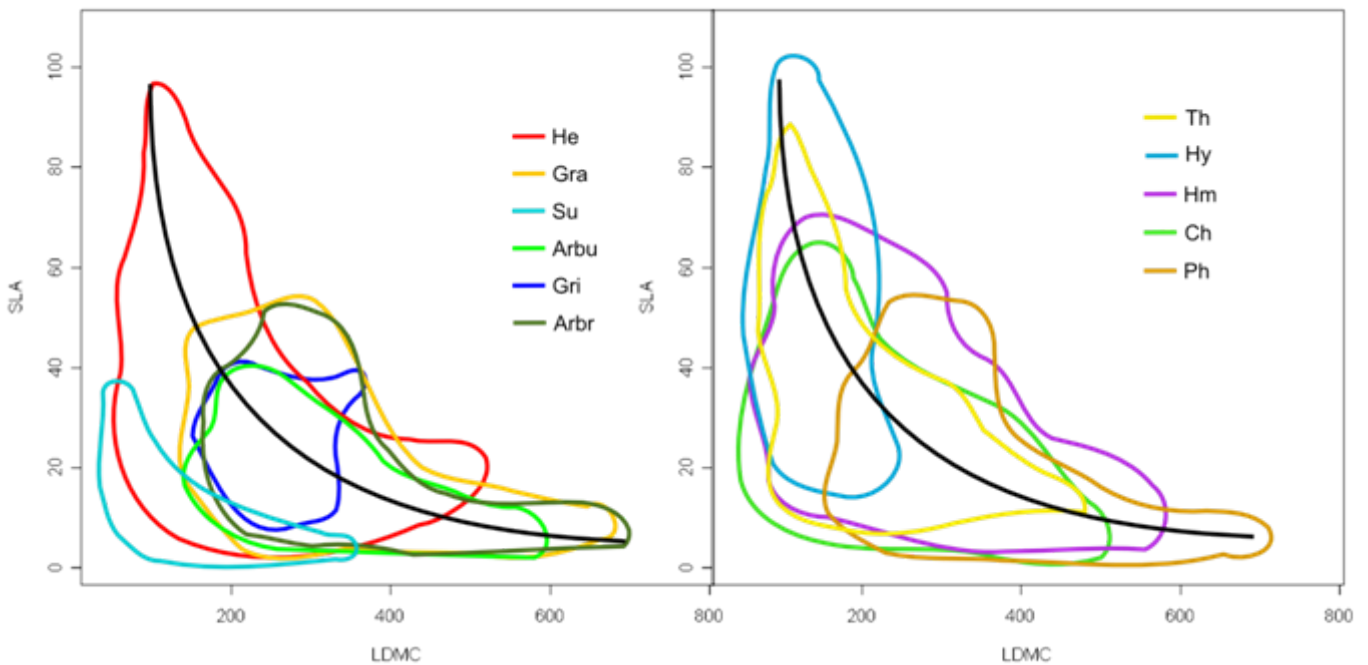


Fig. 10. Relation entre LDMC et SLA. Valeurs groupées par FC (gauche) et FV (droite).

Les lignes de chaque FC/FV encerclent 95% des taxons.

He, Herbacées n.g. ; **Gra**, Graminoïdes ; **Su**, Succulentés ; **Gri**, Grimpantes ; **Arbu**, Arbustes ; **Arbr**, Arbres ; **Th**, Therophytes ; **Ge**, Geophytes ; **Hy**, Hydrophytes ; **Hm**, Hemicryptophytes ; **Ch**, Chamaephytes ; **Ph**, Phanerophytes.

REFERENCES

- Bolòs, Od ; Vigo, J. ;. M. R. ;. N. J. (2005), *Flora Manual Dels Països Catalans*.
- Chapin, F. (1993), 'Functional role of growth forms in ecosystem and global processes.', *Scaling Physiological Processes: Leaf to Globe*, 287–312..
- Coley, P. D. (1983), 'Herbivory And Defensive Characteristics Of Tree Species In A Lowland Tropical Forest', *Ecological Monographs* **53**(2), 209-233.
- Cornelissen, J.; Lavorel, S.; Garnier, E.; Diaz, S.; Buchmann, N.; Gurvich, D.; Reich, P.; ter Steege, H.; Morgan, H.; van der Heijden, M.; Pausas, J. & Poorter, H. (2003), 'A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide', *Australian Journal of Botany* **51**(4), 335-380.
- Cunningham, S. A.; Summerhayes, B. & Westoby, M. (1999), 'Evolutionary divergences in leaf structure and chemistry, comparing rainfall and soil nutrient gradients', *Ecological Monographs* **69**(4), 569-588.
- Gachet, S.; Vela, E. & T. T. (2005), 'BASECO: a floristic and ecological database of Mediterranean French flora', *Biodiversity And Conservation* **14**, 1023-1034.
- Garnier, E.; Shipley, B.; Roumet, C. & Laurent, G. (2001), 'A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content', *Functional Ecology* **15**(5), 688--695.
- Gitay, H.; Noble, I. & Connell, J. (1999), 'Deriving functional types for rain-forest trees', *Journal of Vegetation Science* **10**, 641-650.
- Grime, J. (1974), 'Vegetation classification by reference to stratégies', *Nature* **250**, 26-31.
- Grime, J. P. (1977), 'Evidence for the Existence of Three Primary Strategies in Plants and Its Relevance to Ecological and Evolutionary Theory', *The American Naturalist* **111**, 1169-1194.
- Haxeltine, A. & I. P. (1996b), 'BIOME3: An equilibrium terrestrial biosphere model based on ecophysiological constraints, resource availability and competition among plant functional types.', *Global Biogeochemical Cycles*. **10**, 693-709.
- Lavorel, S. & Garnier, E. (2002), 'Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail.', *Functional Ecology* **16**, 545–556.
- Moles, A. T.; Ackerly, D. D.; Webb, C. O.; Tweddle, J. C.; Dickie, J. B. & Westoby, M. (2005), 'A Brief History of Seed Size', *Science* **307**(5709), 576-580.
- Raunkiaer, C. Oxford, U., ed. (1934), *The Life Forms of Plants and Statistical Plant Geography.*, Oxford University Press.
- Reich, P. B.; Wright, I. J. & Lusk, C. H. (2007), 'Predicting leaf physiology from simple plant and climate attributes: A global GLOPNET analysis', *Ecological Applications* **17**(7), 1982-1988.

Reich, P.B., W. M. & E. D. (1997), 'From tropics to tundra: global convergence in plant functioning.', *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.* **94**, 13730–13734.

Santiago, L. & Wright, S. (2007), 'Leaf functional traits of tropical forest plants in relation to growth form', *Functional Ecology* **21**(1), 19-26.

Van Arendonk, JJCM & Poorter, H. (1994), 'The chemical-composition and anatomical structure of leaves of grasses species differing in relative growth rates', *Plant cell and environment* **17**, 963-970.

Vendramini, F.; Diaz, S.; Gurvich, D. E.; Wilson, P. J.; Thompson, K. & Hodgson, J. G. (2002), 'Leaf traits as indicators of resource-use strategy in floras with succulent species', *New Phytologist* **154**(1), 147-157.

Vile, D.; Garnier, E.; Shipley, B.; Laurent, G.; Navas, M.; Roumet, C.; Lavorel, S.; Diaz, S.; Hodgson, J.; Lloret, F.; Midgley, G.; Poorter, H.; Rutherford, M.; Wilson, P. J. & Wright, I. (2005), 'Specific Leaf Area and Dry Matter Content Estimate Thickness in Laminar Leaves', *Ann Bot* **96**(6), 1129-1136.

Violle, C.; Navas, M. L.; Vile, D.; Kazakou, E.; Fortunel, C.; Hummel, I. & Garnier, E. (2007), 'Let the concept of trait be functional!', *Oikos* **116**(5), 882--892.

Westoby, M. (1998), 'A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme.', *Plant and Soil* **199**, 213–227.

Westoby, M.; Falster, D. S.; Moles, A. T.; Vesk, P. A. & Wright, I. J. (2002), 'Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species', *Annual Review Of Ecology And Systematics* **33**, 125--159.

Wilson, P. J.; Thompson, K. & Hodgson, J. G. (1999), 'Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies', *New Phytologist* **143**(1), 155-162.

Wright, I. J.; Reich, P. B.; Westoby, M.; Ackerly, D. D.; Baruch, Z.; Bongers, F.; Cavender-Bares, J.; Chapin, T.; Cornelissen, J. H. C.; Diemer, M.; Flexas, J.; Garnier, E.; Groom, P. K.; Gulias, J.; Hikosaka, K.; Lamont, B. B.; Lee, T.; Lee, W.; Lusk, C.; Midgley, J. J.; Navas, M. L.; Niinemets, U.; Oleksyn, J.; Osada, N.; Poorter, H.; Poot, P.; Prior, L.; Pyankov, V. I.; Roumet, C.; Thomas, S. C.; Tjoelker, M. G.; Veneklaas, E. J. & Villar, R. (2004), 'The worldwide leaf economics spectrum', *Nature* **428**(6985), 821-827.

ANNEXE BIBLIOGRAPHIQUE

Bases de données :

Sur les 55000 taxons obtenus :
-2050 taxons étaient à la fois décrits pour leur FC et présents notre base. Sur ces 2050 taxons, **1420** ont permis de compléter des données manquantes dans notre base.
-2000 taxons étaient à la fois décrits pour leur FV et présents notre base, **280** ont permis de compléter des données manquantes dans notre base.

PLANTS : (41749 taxons)

USDA, NRCS. 2008. The PLANTS Database (<http://plants.usda.gov/>, 15 April 2008).
National Plant Data Center, Baton Rouge, LA 70874-4490 USA

FEIS : (723 taxons)

Fire Effects Information System, [Online]. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station, Fire Sciences Laboratory (Producer). Available: <http://www.fs.fed.us/database/feis> [2008, May 30]

PIER : (1305 taxons)

US Forest Service, Pacific Island Ecosystems at Risk (PIER). Online resource at <http://www.hear.org/pier> accessed [day month year]

Baseflor : (7328 taxons)

Julve, Ph., 1998 ff. - Baseflor. Index botanique, écologique et chorologique de la flore de France. Version : "date de la version citée".
<http://perso.wanadoo.fr/philippe.julve/catminat.htm>

Articles :

Kluza-Wieloch, Magdalena; Klimko, M. J. M. ;. J. S. (2005), 'Flora of Ecological Areas in Poznan', 149-170.

Mark, AF; Dickinson, K. A. J. e. a. (2001), 'Vegetation patterns, plant distribution and life forms across the alpine zone in southern Tierra del Fuego, Argentina', *Austral_Ecology* **26(4)**, 423-440.

Molau, Ulf; Nordenhäll, U. E. B. (2005), 'Onset of Flowering and Climate Variability in an Alpine Landscape: a 10-Year Study From Swedish Lapland', *American Journal of Botany* **92(3)**, 422-431.

Flores :

Environ 40 ouvrages ont été consultés (seuls ceux ayant servi à déterminer la FC/FV d'au moins une espèce sont cités). Toutes les espèces n'étaient pas forcément décrites dans les flores. De plus, un grand nombre de volumes pour chaque flore rendait les recherches laborieuses du fait également des modalités de consultation des ouvrages en bibliothèque. Au total, **230 FC** et **190 FV** ont pu être obtenues à partir de flores.

Anderson, J. P. Provo, U. :. B. Y. U. P., ed. (1974), *Anderson's Flora of Alaska and adjacent parts of Canada*.

Australian.Biological.Resources.StudyCollingwood, V. :. C. P., ed. (1999), *Flora of Australia. Vol. 17B, Proteaceae 3, Hakea to Dryandra*.

Bentham, G. Reeve, L. :. L., ed. (1863), *Flora australiensis : a description of the plants of the Australian territory*, Vol. 2. Leguminosae to Combretacca, Vol. 3. Myrtaceae to Composita.

Bolòs, Od ; Vigo, J. ;. M. R. ;. N. J. (2005), *Flora Manual Dels Països Catalans*.

Clokey, I. W. of California Press, B. U., ed. (1951), *Flora of the Charleston Mountains, Clark County, Nevada*.

H.H. Allan, Lucy B. Moore, E. E. A. H. Owen, N. Z. R., ed. (1961-2000), *Flora of New Zealand*, Vol. 4 . Naturalized Pteridophytes, Gymnosperms, Dicotyledons / by C J Webb, W. R. Sykes and P. J. Garnock-Jones.

Hooker, J. D. (1872-97), *The flora of British India*, Vol. I. Ranunculaceae to Sapindaceae, Vol. II. Sabiaceae to Cornaceae, Vol. III. Caprifoliaceae to Apocynaceae.

Kihara, H. Kyoto, ed. (1952-53), *Scientific results of the Japanese expeditions to Nepal Himalaya*, Vol. 1 . Fauna and flora of Nepal Himalaya.

Munz, P. A. (P. A. for the Rancho Santa Ana Botanic Garden by the University of California Press, B. :. P., ed. (1959), *A California flora*.

Ohwi, J. Institution, W. S., ed. (1965), *Flora of Japan*.

Sell, Peter, M. G. (1996), *Flora of Great Britain and Ireland*, Vol. 5 : Butomaceae-orchidaceae.

Standley, P. C. (1968), *Flora of the Panama Canal Zone*.

Standley, P. C. Chicago, ed. (1937), *Flora of Costa Rica*, Vol. 18.

Undell, C. L. Foundation, R. T. R., ed. (1961), *Flora of Texas*.

Wagner, WL ; HERBST, D. ;. S. S. ;. of Hawaii Press, H. :. U. & Bishop Museum Press, c., ed. (1990), *Manual of the flowering plants of Hawaii*.

Wu, Zheng-yi Raven, P. H. (1995), *Flora of China*, Vol. 22 Poaceae, Vol. 18. Scrophulariaceae through Gesneriaceae, Vol. 16. Gentianaceae through Boraginaceae.