



Juncus tenuis subsp. dichotomus, longtemps sous-estimé, mais peut-être récemment en voie d'intégration en Belgique

Ivan Hoste et Filip Verloove

Agence Jardin botanique de Meise, Nieuwelaan 38, B-1860 Meise
[ivan.hoste@plantentuinmeise.be et filip.verloove@plantentuinmeise.be]

Illustrations : A. Fernandez (Fig. 1 et 2), J. Packet (Fig. 3 et 4) et H. Engledow (5).

Résumé. – Juncus tenuis subsp. dichotomus en Belgique : longtemps méconnu et peut-être seulement depuis peu en voie de naturalisation. En Europe, Juncus tenuis subsp. dichotomus n'a que récemment été identifié comme un taxon exotique. Une révision des collections d'herbier a permis d'identifier 8 mentions de ce taxon en Belgique, la première datant de 1883. Une neuvième localité, un ancien étang de pisciculture temporairement asséché à Aalter (prov. de Flandre orientale), a été découverte en 2014 et est décrite. Le transport de matériel militaire pourrait expliquer l'introduction dans au moins 2 localités. Étant donné que de nombreux auteurs récents acceptent J. tenuis comme un complexe d'espèces étroitement apparentées, il s'ensuit que l'histoire de l'invasion de « J. tenuis » en Europe pourrait être plus compliquée que ce qui était admis jusqu'ici et nécessitera une révision.

Résumé. –Juncus tenuis subsp. dichotomus en Belgique : longtemps méconnu et probablement seulement depuis peu en voie de naturalisation. En Europe, Juncus tenuis subsp. dichotomus n'a que récemment été identifié comme un taxon exotique. Une révision de collections d'herbier a produit 8 stations en Belgique, la première datant de 1883. Une neuvième station, un ancien étang de pisciculture mis en assec à Aalter (prov. de la Flandre orientale), fut découverte en 2014 et est décrite. Le transport de matériel militaire semble expliquer sa présence dans au moins 2 stations. Si, suivant l'exemple de nombreux auteurs récents, J. tenuis est accepté comme un groupe d'espèces très proches, l'histoire de l'invasion en Europe par 'J. tenuis' pourrait être plus compliquée qu'on ne le pensait et exiger de nouvelles recherches.

Introduction

Le matériel récolté en 2006 en Italie a été identifié peu après comme J. tenuis subsp. dichotomus (Elliott) F. Verloove et J. Lambinon (syn. : J. dichotomus Elliott). La publication de cette donnée (Verloove 2010) a été la première mention de ce taxon pour l'Europe. Reconnaître et attribuer un nom à cet exotique originaire d'Amérique n'est pas évident, et ce n'est pas le moins du monde parce qu'il n'est pas inclus dans les clés des flores classiques d'Europe occidentale. La découverte récente d'une grande population dans la zone naturelle de la Kraenepoel (Aalter, Flandre orientale) a été l'occasion directe de mettre cette sous-espèce de J. tenuis Willd., considérée par la plupart des auteurs récents comme une espèce à part entière, à l'attention des botanistes belges.

Le groupe de Juncus tenuis dans la Nouvelle Flore de la Belgique

La Nouvelle Flore (Lambinon & Verloove 2012) ver-signe trois taxons du groupe de Juncus tenuis (subge-nus Poiophylli). Cette flore les considère tous trois comme

sous-espèces de J. tenuis, à savoir subsp. tenuis, subsp. an-thelatus (Wiegand) F. Verloove et J. Lambinon ainsi que subsp. dudleyi (Wiegand) P. Fourn. Cette interprétation diffère des révisions les plus récentes de ce groupe. Celles-ci reconnaissent, en plus de J. tenuis s.s., toute une série d'espèces distinctes bien caractérisées, dont J. anthelatus (Wiegand) R. E. Brooks, J. dichotomus et J. dudleyi Wiegand (Brooks & Clemants 2000, Kirschner 2002).

Après que des recherches récentes ont montré que des formes intermédiaires existent entre Juncus tenuis et J. anthelatus (voir par ex. Wilcox & Tregale 2008), les auteurs de la Nouvelle Flore ont plutôt ramené les taxons du groupe de Juncus tenuis au rang de sous-espèces. Comme la distinction entre J. tenuis et J. dichotomus était aussi parfois jugée comme problé-matique, Verloove & Lambi-non (2011) ont publié une nouvelle combinaison dans laquelle J. dichotomus a également été ramené au rang de sous-espèce de J. tenuis.

La première découverte de subsp. dichotomus en Europe – en Italie (Verloove 2010) – a été l'occasion directe de con-trôler le matériel d'herbier belge de Juncus tenuis pour vérifier la possible présence de subsp. dictio- tomus. Cela a conduit à différentes collections de ce taxon

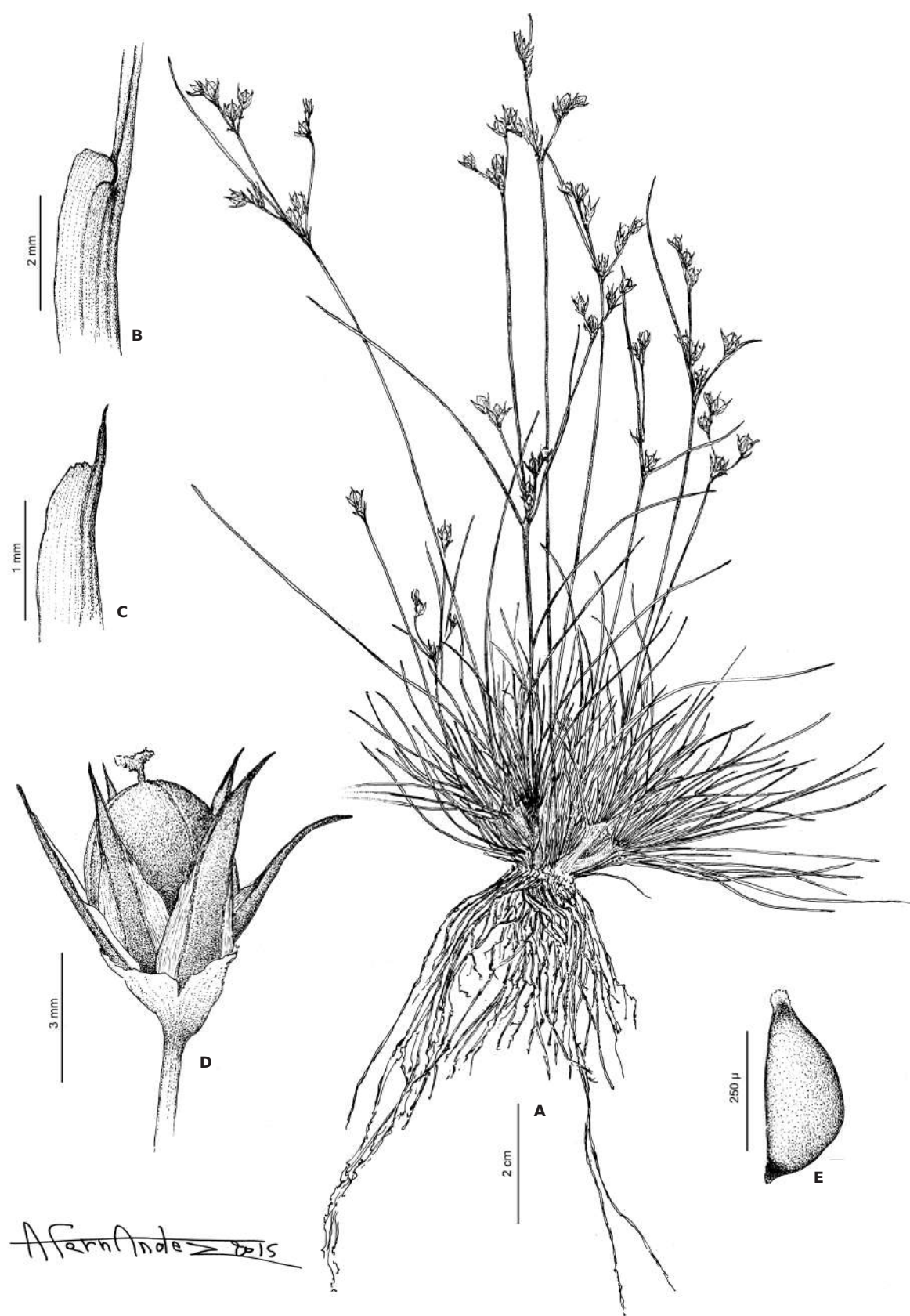


Figure 1. *Juncus tenuis* subsp. *dichotomus*. A, port; B, oreillette d'une feuille avec un limbe bien développé; C, oreillette de l'une des feuilles inférieures avec un limbe à peine développé; D, capsule; E, graine en vue de côté. Origine du matériel : la Kraenepoel (Aalter, Flandre-Orientale).

à la lumière, ce que cela signifie que groupe *Juncus tenuis* dans la zone de la Nouvelle Flore est actuellement représentée par au moins quatre taxons, dont seule la sous-espèce *dichotomus* n'a pas encore été mentionnée dans la plus récente édition (Lambinon & Verloove 2012).

Reconnaissance (Fig. 1, 2 et 3)

Avec la clé ci-dessous, les quatre taxons observés dans la zone de la Nouvelle Flore peuvent être identifiés par nom. Les caractéristiques des appendices des feuilles sont, selon la plupart des auteurs, très importantes pour distinguer les différentes sous-espèces les unes des autres. La longueur de l'appendice montre souvent une certaine variabilité chez un même spécimen, ce qui peut provoquer des doutes. Lors de la détermination, regardez les appendices des feuilles des fleurs (et ignorez les feuilles basales, presque dépourvues de lamelles foliaires). Notez que des appendices froissés, repliés ou partiellement détachés compliquent l'appréciation de la forme et de la longueur de ces structures fragiles et membranaires.

- 1 Appendices des feuilles membranacées à cuir, peu ou pas saillants au point d'ancrage, généralement plus larges que longs (sauf les plus longs), mesurant 0,1-2 mm de long, avec une pointe arrondie (Fig. 2A)

2 Appendices hyalins, plus longs que larges, le plus long clairement > 2 mm (max. environ 6 mm), habituellement avec une pointe ou parfois avec une pointe arrondie (Fig. 2B) 3
- 2 Appendices membranaires, blanchâtres, translucides, mats; les bractées autour du fruit ne s'écartent pas ou à peine-écartées **Juncus tenuis sous-esp. dichotomus**
Appendices cuirés et très rigides, jaune à brunâtre, brillant; les bractées autour du fruit étalées.
..... sous-esp. dudleyi
- 3 Inflorescence grande et fortement ramifiée, avec des fleurs largement espacées (certaines internodes clairement plus longues que les bractées florales); plante généralement >70 cm de haut; fruit à capsule 2-2,5(-3) mm de long, pratiquement sphérique, habituellement moins des ¾ de la longueur des bractées florales; les ramifications finales les plus longues de l'inflorescence 30-50 mm de long sous-esp. anthelatus
Inflorescence plus petite, pas très ramifiée et avec des fleurs plus rapprochées (internodes rarement plus longs que les bractées florales); plante généralement bien plus basse que 70 cm; fruit à capsule habituellement >3 mm de long, ellipsoïdal, à peine plus court que les bractées florales; les ramifications finales les plus longues de l'inflorescence 10-20 mm de long
..... sous-esp. tenuis

La sous-esp. *dichotomus* de *Juncus tenuis* est facilement discernable des deux autres sous-espèces rares de *J. tenuis*. La caractéristique décrite dans la clé, les appendices des lames, permet de distinguer *J. tenuis* subsp. *dichotomus* de subsp. *dudleyi*. D'autre part, la sous-esp. *dichotomus* est généralement nettement plus petite que la sous-esp. *anthelatus*, avec des inflorescences moins éparées et plus petites et des fruits ellipsoïdes au lieu de fruits à capsule presque sphériques (Fig. 1D et 3).

Quelques autres caractéristiques seraient plus ou moins utiles-à être capable de distinguer la sous-espèce. *tenuis* et sous-esp. *dichotomus*, mais ils donnent en eux-mêmes rarement des exclusions. Ainsi, la sous-espèce *dichotomus* a en moyenne des fruits et des graines légèrement plus petits, mais les tailles des fruits à capsules et des graines des deux sous-espèces se chevauchent. Brooks & Clemants (2000) et Kirschner (2002) donnent pour les fruits à capsules exactement les mêmes tailles : (2,5-)2,8-

3,5(-4,5) mm pour la sous-espèce *dichotomus* et (3,3-)3,8-4,7 mm pour la sous-espèce *tenuis*. Cependant ils donnent des tailles pour la longueur des graines : d'une part 0,3-0,4 mm pour la sous-espèce *dichotomus*, d'autre part 0,5-0,7 mm (Brooks & Clemants) contre 0,3-0,5 mm (Kirschner) pour la sous-espèce *tenuis*. Après examen de plusieurs collections belges, nous pensons que Kirschner a raison, ce qui réduit l'utilité de la caractéristique de la taille des graines. Une différence remarquée sur le terrain chez des spécimens non trop vieux est que la sous-espèce *dichotomus* est généralement une plante plus sombre que *J. articulatus*, tandis que la sous-espèce *tenuis* varie habituellement de jaune-vert à parfois vert foncé.

Après contrôle de plusieurs herbiers belges de la Jardin botanique de Meise, nous supposer que l'indication dans Brooks & Clemants est une erreur et que la longueur des capuchons est pas une bonne caractéristique pour distinguer subsp. *dichotomus* de subsp. *tenuis*.

Répartition

En dehors de l'Amérique, où l'espèce est indigène (bien que les lieux de collecte en Amérique du Sud puissent appartenir au secondaire) surface d'aire), était *Juncus tenuis* sous-esp. *dichotomus* comme exotique pendant longtemps uniquement connu d'Australie

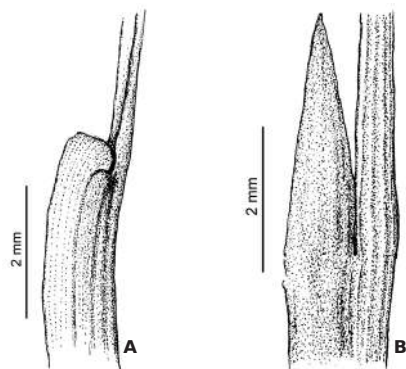


Figure 2. L'appendice de la gaine foliaire chez *Juncus tenuis* subsp. *dichotomus* (A) et subsp. *tenuis* (B). En pratique, les appendices des deux sous-espèces ressemblent souvent plus entre eux qu'aux dessins des appendices 'typiques' présentés ici. Pour évaluer ce caractère, ne regardez que les feuilles avec une bonne lamelle foliaire (et ignorez les feuilles inférieures).



Figure 3. Inflorescence de *Juncus tenuis* subsp. *dichotomus* avec des capsules. Aalter, Kraenepoel, 2014.

et en Nouvelle-Zélande (p. ex. Healy & Edgar 1980, Beadle et al. 1982). En 2006, Jean-Marc Tison a trouvé dans le nord-ouest de l'Italie, en bordure d'un champ de riz, une population d'un *Juncus* qui différait de *J. tenuis* et qui, peu après,

par le deuxième auteur comm. *tenuis* subsp. *dichotomus* a été nommé. Des études de terrain ultérieures ont confirmé que ce taxon se rencontre dans de vastes régions du nord-ouest de l'Italie, notamment dans les régions de Lombardie et du Piémont; en outre, du matériel d'herbier provenant de cette région a été trouvé et remontant à 1976 (Verloove 2010). Inspirés par la publication de ces découvertes italiennes, la variation de *J. tenuis* a également été étudiée ailleurs en Europe avec un regain d'attention. En Europe de l'Est, cela a conduit à des données de subsp. *dichotomus* pour l'Ukraine, la Russie et la Biélorussie (Ols-hanskyi & Orlov 2013, Tikhomirov 2013). Le deuxième auteur a également reçu des collections d'herbier d'Allemagne [Bam-berg (Bavière), 21.09.2009, R. Otto 15648; en 2011, identifié par R. Otto comme subsp. *dichotomus*] et de Suisse [Ins (canton de Berne), 17.07.2012, M. Desfayes s.n.; confirmé par F.V. en 2012 comme subsp. *dichotomus*]. Pendant la même période, les collections belges de Plantentuin Meise (BR) de *J. tenuis* ont également été révisées. Cela a fourni plusieurs collections de subsp. *dichotomus*.

collections d'herbier belges

Aucune des quatre sous-espèces de *Juncus tenuis* ci-dessus extraites n'est indigène dans l'Ouest de l'Europe, bien que cela ait été longtemps un sujet de discussion sur le fait que *J. tenuis* pourrait aussi être indigène dans une partie de l'Ouest de l'Europe, ou non; voir p. ex.

Crépin (1860) et Clapham et al. (1952). In latere edities van zijn Manuel de la flore de Belgique aanvaardde Crépin (1866-) *J. tenuis* als een inheemse soort. Pas kort geleden raakte in enkele jaren tijd bekend dat er in België naast *J. tenuis* subsp. *tenuis* nog drie andere ondersoorten

voorkomen, namelijk subsp. *anthelatus* (oudste vondst 1977, in 2006 voor het eerst gepubliceerd als subsp. *anthelatus*), subsp. *dudleyi* (eerste waarneming én identificatie in 2009) en tenslotte subsp. *dichotomus* (Verloove 2006, Lambinon & Verloove 2012).

Gelet op de schaarste aan vermeldingen in de internationale literatuur, is het verrassend dat de revisie van het materiaal van *Juncus tenuis* s.l. in het herbarium van Plantentuin Meise acht collecties opleverde die we kun-

nen toeschrijven aan subsp. *dichotomus*. Une neuvième collection qui n'appartient certainement pas à la subsp. *tenuis* est un woladventif aux petites oreillettes courtes et arrondies (Ensival, "lit de la Vesdre", 1906); cependant, les jeunes inflorescences ne permettent pas d'identifier la plante de manière positive comme subsp. *dichotomus*. Dans l'herbier de l'Université de Gand (GENT), aucun matériel de subsp. *dichotomus* n'a été trouvé.

Les huit collections proviennent de huit sites différents, que nous énumérons ci-après dans l'ordre chronologique :

- 1883 (juin), "Etang de Beauwelz" (prov. Hainaut), IFBL J4.52 (±), district des Ardennes, Colonval s.n. (herb. L. Guelton), BR 1221602.
- 1939 (juillet), Manhay (prov. Luxembourg), IFBL H7.35 (±), "Lieux herbeux", district des Ardennes, O. Gras s.n., BR 1138082.
- 1953 (17.08), entre Warnach et Tintange (prov. Luxembourg), IFBL K7.46, "Bord du chemin, sur levée ombragée et humide", district des Ardennes, R. Wilczek 1125, BR 1138139.
- 1971 (9.10), Brasschaat (prov. Anvers), IFBL B4.48 (±), "Chemin humide dans la lande (champ de tir)", district de Kem-pens, C. Vanden Berghen s.n., BR 1031798.
- 1983 (13.8), Seilles (prov. Namur), IFBL G6.22.13, "Réserve naturelle; sentier, ornière fraîche", district de la Meuse, A. Lawalrée 25054, BR 1138023.
- 1985 (26.7), Petites-Tailles (prov. Luxembourg), IFBL H7.47.32, "végétation luxuriante dans la zone de danger le long de la tourbière haute", district d'Ardennes, H. Ruyssveldt 529, BR 1138180.
- 2007 (21.8), Bütgenbach, camp militaire d'Elsenborn, Hergenvenn (prov. Liège), IFBL G8.37.14, "Dépression-mare dans une piste de chars", district d'Ardennes, J. Lambi-non 07/B/89, Ph. Frankard & J.-L. Gathoye, BR 530859.
- 2010 (24.7), La Louvière, Haine Saint-Paul (prov. Henegouwen), IFBL G4.32.42, terriil, district du Brabant, F. Verloove 8159, BR 500754.

Intéressant lors de la dernière observation est qu'au même endroit et à la même date deux autres collections ont été faites (F. Verloove 8157 et 8158, BR), qui par la suite ont été toutes deux déterminées comme *J. tenuis* subsp. *tenuis*. Cela illustre un comportement de collecte modifié au cours de la dernière décennie pour '*J. tenuis*': certains botanistes sont aujourd'hui plus vigilants envers les plantes 'différentes' de *J. tenuis* avec un

Tableau 1. Répartition sur quatre périodes du nombre de collections de *Juncus tenuis* subsp. *tenuis* et subsp. *dichotomus* en Belgique et dans le Grand-Duché de Luxembourg dans les herbiers du Jardin botanique Meise (BR) et de l'Université de Gand (GENT).

Période	Sous-esp. <i>tenuis</i>	Sous-esp. <i>dichotomus</i>	Ratio <i>dichotomus</i> / <i>tenuis</i>
Avant 1900	100	1	1 / 100
1900-1949	90	1	1 / 90
1950-1999	123	4	1 / 31
Après 1999	10	2	1 / 5

port, et/ou écologie du lieu de croissance qui rappellent la sous-espèce *anthelatus* ou la sous-espèce *dichotomus*, signalée tout récemment. Grâce à cette recherche et à cette collecte plus ciblées, le rapport du nombre de spécimens dans le tableau 1 pour la période postérieure à 1999 n'est pas directement comparable aux chiffres des périodes précédentes.

Juncus tenuis subsp. dichotomus et la Kraenepoel après LIFE

Dans les années autour du changement de siècle, un projet européen LIFE à la Kraenepoel, à Aalter, a permis de réaliser des travaux à grande échelle dans le but de faire reculer la dégradation avancée de la valeur naturelle de ce milieu de mare à l'origine pauvre en nutriments (Van Wichelen et al. 2008). Le sédiment, localement épais de plus de plus d'un demi-mètre, a été excavé jusqu'au niveau du substrat sableux et évacué. Hormis un petit dépôt de vase au sud-est de l'îlot près de la digue, seule une grande zone de sédiment fortement compacté, dans le coin nord-est de l'étang, est restée intacte. La couche superficielle de la digue de séparation, surélevée un peu peu de temps auparavant et qui divise la Kraenepoel en deux moitiés, a été à nouveau retirée. Pour la partie de la digue à l'ouest de l'îlot, cela n'a eu lieu qu'en 2008, six ans après le projet LIFE.

En juin 2014, la moitié sud de l'étang a été remise au sec pour la première fois depuis le projet LIFE ; la moitié nord n'a été vidée qu'en septembre. Cela a eu pour conséquence que la digue de séparation, qui, les années avec des quantités de pluie « normales », reste sous l'eau pendant la plus grande partie de l'année, est restée longtemps à sec. À l'automne 2014, le premier auteur a trouvé, au bout ouest de la digue, de nombreux exemplaires d'un *Juncus* « rare ». Les petits spécimens récoltés présentaient, par leur port, un intermédiaire entre *J. tenuis* et *J. squarrosus*. Ces plantes ont été déterminées par le second auteur comme *J. tenuis* subsp. *dichotomus*.

L'objectif était que l'étang se remplisse à nouveau spontanément en grande partie pendant l'hiver 2014-2015, avec de l'eau de suintement et de pluie. Toutefois, en raison du printemps exceptionnellement sec de 2015, le niveau de l'eau n'a guère augmenté, ce qui a entraîné, tant dans la moitié sud que dans la moitié nord, que de grandes parties du fond de l'étang restaient en permanence à sec ou détrempées jusqu'à la fin de l'été 2015. Au même endroit que l'année précédente, on trouvait, sur la digue, à l'été 2015, des centaines d'exemplaires de *J. tenuis* subsp. *dichotomus*. Bo-

de plus, dans la zone des rives méridionale et occidentale, des exemplaires disséminés poussaient sur le substrat sableux du fond de l'étang raclé. La majorité des plantes se trouvait toutefois dans la zone de sédiment fortement compacté, près de la partie septentrionale des trois îlots.

En août 2015, sur le côté ouest de la digue de séparation, sec et sableux, poussaient d'une part des plantes plus âgées, déjà en train de se décolorer et en moyenne un peu plus hautes, pouvant atteindre presque 50 cm, et d'autre part des plantes plus jeunes, vertes, en moyenne un peu plus basses, avec de nombreuses graines mûres. La plupart des plantes y poussaient dans une végétation ouverte, d'autres se trouvaient dans la zone de bordure de la ceinture de roseaux. Parmi les espèces compagnes intéressantes, nous avons noté *Eleocharis acicularis*, *Gnaphalium luteo-album*, *Hydrocotyle vulgaris*, *Hypericum elodes*, *Isolepis*

setacea et *Juncus bulbosus*. Des exemplaires plutôt petits de quelques espèces végétales qui poussent généralement plus haut étaient également présents, comme *Alisma plantago-aquatica*, *Juncus effusus*, *Lycopus europaeus*, *Lysimachia vulgaris*, *Lythrum salicaria* et *Mentha aquatica*. Ça et là se trouvaient des semis, entre autres de *Alnus glutinosa*, *Fraxinus excelsior* et *Salix spec.* Dans l'environnement immédiat, on trouvait aussi localement *Crassula helmsii*, une espèce qui, après le projet LIFE, a fait son apparition en quelques endroits du site.

La plupart des plantes qui poussaient dans le coin nord-est de la Kraenepoel sur un sédiment compacté étaient encore vert vif en septembre 2015 et étaient presque certainement sorties de terre nettement plus tard que celles de la digue de séparation (Fig. 4). Chez la plupart des exemplaires, seule une partie limitée des capsules contenait déjà des graines mûres. Parmi les accompagnants les plus nombreux dans la végétation ouverte, se trouvaient en général des exemplaires plutôt petits d'*Epilobium spec.* (surtout des jeunes plantes), *Persicaria maculosa* et *Rumex maritimus*, et

encore beaucoup de *Elatine hexandra*, *Eleocharis acicularis* et *Juncus bulbosus*. Par ailleurs, on trouvait aussi des exemplaires disséminés, entre autres *Bidens frondosa*, *Gnaphalium luteoalbum*, *Lycopus europaeus*, *Lythrum salicaria*,

Mentha aquatica, *Rorippa palustris* et des semis de *Populus spec.* (vraisemblablement des croisements de retour de *P. x ca-nadensis* avec *P. nigra* var. *italica*). L'espèce la plus remarquable était *Potentilla rivalis*, une exote d'origine nord-amér-i caine, connue dans la région depuis des dizaines d'années et qui n'apparaît pratiquement que pendant les périodes où l'étang reste longtemps à sec (Hoste 2006).

On ne sait pas comment ni quand *J. tenuis* subsp. *dichotomus* est parvenu dans la Kraenepoel. Rien n'indique que l'espèce était déjà présente avant le projet LIFE, ou, comme *Potentilla rivalis*, qu'elle puisse être mise en relation avec



Figure 4. Le fond de l'étang asséché du Kraenepoel (Aalter) au nord-est de la petite île septentrionale. Ici, *Juncus tenuis* subsp. *dichotomus* a poussé à la fin de l'été 2015 sur un sédiment fortement compacté.

l'ancien aménagement de l'étang à poissons. En 2014, plusieurs autres botanistes ont remarqué le « *J. tenuis* atypique », mais ces plantes n'ont généralement pas attiré plus d'attention par la suite. En revenant sur des visites de terrain dans les années suivant LIFE, Jo Packet (INBO) a indiqué au premier auteur, à la fin de l'été 2015, que ce taxon est vraisemblablement présent depuis plusieurs années déjà. Des plantes de « *Juncus tenuis* » présentant une physionomie et une écologie quelque peu particulières, qui s'écartent de ce que l'on attend normalement pour cette espèce, avaient été remarquées par lui depuis plus longtemps et, par conséquent, la mention d'un nouvel exotique ne lui a pas paru surprenante. Il semble que l'arrivée et/ou l'expansion de *J. tenuis* subsp. *dichotomus* au Kraenepoel soit liée au décapage de la partie occidentale de la digue ou à la longue période de très bas niveau d'eau de juin 2009 jusqu'à l'hiver suivant (communication J. Packet, déc. 2015).

Écologie

Aux environs du Kraenepoel, on observe que *J. tenuis* subsp. *tenuis* traditionnellement surtout connu comme une plante de piétinement sur des chemins non revêtus, du plein soleil à l'ombre, du sec au frais humide, sur des sols généralement acides, typiques du paysage des landes boisées au XIXe siècle au sud-est de Bruges. Cette caractérisation écologique locale s'applique, dans l'ensemble, également aux stations des deux régions où « *J. tenuis* » est le plus présent en Belgique, à savoir les Campines et les Ardennes.

La sous-espèce *dichotomus* a une préférence pour des stations plus humides et généralement non ombragées sur du sable, comme des fossés, des dépressions parfois inondées et des berges d'étangs ou de rivières (Kirschner 2002). L'un des types de végétation connus sur la côte est américaine, décrit

comme *Juncus dichotomus*-*Drosera intermedia* « Herbaceous Vegetation », est caractérisée écologiquement comme suit : « Cette communauté occupe des dépressions inter-dunaires d'eau douce (= dépressions) avec une couche organique peu profonde recouvrant

sable. La nappe phréatique est proche de la surface, ce qui entraîne une hydrologie saturée, mais l'eau stagnante n'est généralement présente qu'après la pluie. (...) Les espèces associées courantes comprennent plusieurs espèces « aimant les tourbières » des milieux acides et saturés. »

(http://explorer.natureserve.org/servlet/NatureServe?searchCommunityUid=ELEMENT_GLOBAL.2.687858) D'après cette description, il est plausible que la plante puisse tirer profit, dans certains espaces naturels, d'interventions de gestion telles que le décapage à grande échelle, le curage des dépôts et la volonté de viser un régime de niveau d'eau alternant entre humide et marécageux.

En Italie, la sous-espèce est, *dichotomus* notamment trouvée sur des chemins humides à proximité des champs de riz et sur des berges de rivières exondées, sableuses ou graveleuses (Verloove 2010). À Aalter, le site — une digue asséchée et le fond de l'étang — était l'une des deux raisons, en plus d'une différence de port plutôt vague, de remettre en question l'identité des plantes comme *J. tenuis*. Après l'assèchement de l'étang à l'été 2014, l'état de grandes portions du fond de l'étang a alterné, à quelques reprises au cours d'un peu plus d'un an, entre sec et marécageux. Comme différentes zones se sont exondées à des moments différents, les graines disposaient d'une large fenêtre de temps pour germer.

Une interprétation possible des données belges

Le schéma de répartition de *Juncus tenuis* subsp. *dichotomus* en Belgique est atypique pour un exotique (Fig. 5). À l'exception d'un seul cas, toutes les collections d'herbier proviennent du sud du pays. Si l'on ajoute l'observation récente à Aalter, on connaît actuellement cinq localités dans le district des Ardennes (dont trois dans les Hautes Ardennes) et, à chaque fois, une localité dans les districts de la Meuse, du Brabant, des Campines et du Brabant flamand. Cette répartition géographique — avec 7 des 9 localités au total dans les Ardennes, les Campines et la partie dite « Campinoise » du district flamand — correspond bien à la caractérisation écologique de la subsp. *dichotomus* en tant que plante des milieux acides et humides.

Quant aux vecteurs qui ont introduit la plante en Belgique ou aux mécanismes possibles de dispersion ultérieure à l'intérieur de la Belgique, nous ne pouvons, dans la plupart des observations, que spéculer. Les données des terrains militaires de Brasschaat et d'Elsborn indiquent une ou deux introductions comme adventice de l'armée, auxquelles il faut penser comme liées — directement ou par étapes intermédiaires — à des transports de matériel militaire américain. Nous supposons que ces adventices de l'armée sont totalement indépendantes des trouvailles les plus anciennes. Bien que séparés dans le temps par près d'un demi-siècle, un lien entre les trouvailles de Manhay et de Petites-Tailles n'est pas impossible, notamment parce que l'infrastructure paysagère de cette région est riche en zones humides (dont diverses réserves) qui semblent propices à l'installation et à la naturalisation régionale de *J. tenuis* subsp. *dichotomus*. (Cela peut constituer une incitation à y rechercher la plante de manière ciblée.) L'observation récente à Aalter est située loin des autres localités. La Kraenepoel est une réserve naturelle fréquemment visitée par de nombreux oiseaux aquatiques, qui peuvent servir de vecteurs pour le transport sur de courtes ou de longues distances des graines minuscules, très collantes lorsqu'elles sont humides.

Six des huit collections d'herbier belges datent de l'après-Seconde Guerre mondiale. La part de *Juncus tenuis* subsp. *dichotomus* par rapport à subsp. *tenuis* a augmenté dans la seconde moitié du XXe siècle (tableau 1). Cela peut indiquer une augmentation du nombre d'introductions et/ou d'événements de dispersion de subsp. *dichotomus*. Une piste possible — d'ailleurs difficilement démontrable — pourrait être la phase finale de la Seconde Guerre mondiale, avec l'avancée des Alliés depuis la France et la bataille des Ardennes, bien que la donnée plus ancienne de Manhay, datant de 1939, rende cette explication un peu moins probable, mais pas impossible. Lors de la reconstitution de l'histoire de l'introduction et de la diffusion d'une exote, le chercheur doit en effet garder à l'esprit trois variables qui peuvent rendre l'histoire bien plus complexe, à savoir : des introductions répétées, sur une longue

des introductions réparties sur une longue période ; l'emprunt de différentes routes géographiques de dispersion ; et le transport de diaspores avec l'aide de plusieurs types de vecteurs.

L'idée que des transports de matériel militaire américain ont joué un rôle dans l'introduction de subsp. *dichotomus* en Europe est étayée par l'unique localité actuellement connue en Allemagne (Bamberg), où la plante a été récoltée dans les environs d'un aérodrome militaire américain (R. Otto 15648, BR).

La Kraenepoel comme tête de pont pour une nouvelle exote en cours de naturalisation ?

Depuis quelques décennies, les plantes non indigènes suscitent un intérêt croissant en Belgique et en Europe. Pourtant, il reste à chaque fois difficile de décrire précisément le processus d'introduction et d'expansion d'un taxon non indigène nouvellement établi. *Juncus tenuis* subsp. *dichotomus* est une fois de plus un exemple de plante qui, au moment où elle est reconnue pour la première fois comme « nouvelle venue », confronte directement le naturaliste — ou l'écologue des invasions ou le gestionnaire de la nature — à la difficulté de cerner correctement la dynamique d'expansion de cette exote. Souvent, l'examen de spécimens d'herbier plus anciens permet de remonter loin dans le temps jusqu'au point de départ de l'histoire d'une exote (voir par ex. Hoste 2004), mais les détails de l'historique et même de la dynamique actuelle d'expansion restent en règle générale difficiles à décrire précisément. Pour les biologistes des invasions, non seulement la prédiction d'une invasion pose problème ; la description du trajet historique parcouru jusqu'à présent s'avère tout aussi délicate et complique l'établissement de nouvelles prévisions.

Parmi le matériel de *Juncus tenuis* de l'herbier du Jardin botanique de Meise, nous avons trouvé diverses collections de la sous-espèce *dichotomus*. Tout semble se limiter à quelques trouvailles isolées de plantes adventices éphémères. Peu d'indices plaident pour une naturalisation amorcée il y a longtemps, bien qu'il faille tenir compte du fait que des populations pérennes de subsp. *dichotomus* sont peut-être restées longtemps — jusqu'à aujourd'hui ? — méconnues dans certaines régions. L'absence d'observations plus récentes sur le domaine militaire de Brasschaat indique toutefois une présence possiblement seulement éphémère de ce taxon. Cette zone a récemment déjà été visitée à plusieurs reprises par des botanistes ouverts à des trouvailles singulières d'espèces végétales non indigènes amenées inconsciemment dans ce type de sites avec du matériel militaire, mais *J. tenuis* subsp. *dichotomus* n'y a jamais été signalé après 1971.

Juncus tenuis subsp. *dichotomus* produit d'impressionnantes quantités de graines d'une finesse poussiéreuse. Celles-ci sont entourées d'une couche gommeuse, ce qui rend les graines humides très collantes et favorise la dispersion sur de grandes distances — par ex. en s'embarquant avec les oiseaux. Qui observe la population actuelle de la Kraenepoel ne peut guère échapper à l'idée que subsp. *dichotomus* possède un fort potentiel d'expansion et de dispersion. La Kraenepoel constitue-t-elle une base avancée encore provisoirement isolée pour une expansion ultérieure ? Si oui : comment

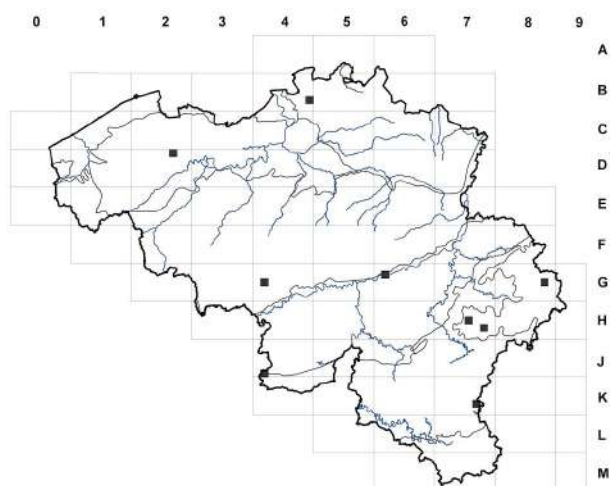


Figure 5. Carte de répartition de *Juncus tenuis* subsp. *dichotomus* en Belgique, basée sur le matériel d'herbier révisé de *J. tenuis* conservé à BR et GENT, complétée par la localité récente de la Kraenepoel (Aalter, D2.16).

comment est cette espèce parvenue ici, et d'où vient-elle ? Peut-être la plante a-t-elle déjà pris pied, sans qu'on le remarque, dans d'autres zones plus tôt. Une augmentation du nombre de données recueillies par des botanistes de terrain attentifs – y compris la catégorie, extrêmement difficile à interpréter, des « observations négatives » – nous permettra peut-être un jour de répondre à ces questions au moins en partie.

Conclusion finale : l'identité véritable et le statut de *Juncus tenuis* en Europe

Indépendamment les uns des autres, plusieurs botanistes de terrain expérimentés qui ont visité récemment la Kraenepoel ont été surpris en voyant un « *Juncus* » « inhabituel ». Les plantes ont pu être identifiées comme *J. tenuis* subsp. *dichotomus*, mais les différences avec la subsp. *tenuis* étaient, dans cette population, tout de même moins nettes que ce que la littérature indique généralement. C'est pourquoi, dans la clé de détermination ci-dessus, il est indiqué que les « oreilles » sont souvent plus longues que ce que mentionnent Kirschner (2002) ou Verloove (2010) : 0,1-2 mm au lieu de 0,5 mm au maximum. Cela peut indiquer des croisements entre les deux sous-espèces. Brooks & Clemants (2000), qui reconnaissent, au sein du groupe de *Juncus tenuis*, toute une série d'espèces, signalent la présence d'hybrides entre plusieurs de ces espèces, dont *Juncus tenuis* (l'espèce ayant la plus grande aire naturelle), *J. anthelatus*, *J. interior* Wiegand, *J. secundus* Beauv. ex Poir. et *J. dichotomus*.

Sur la péninsule Ibérique, Romero a constaté Zarco (2010) que les « oreilles » chez « *Juncus tenuis* » certainement ne sont pas partout longues de 2,5-5 mm ; dans de nombreux cas, elles ne mesurent que 0,5-2 mm. Cela pourrait, selon lui, indiquer la présence d'au moins deux taxons étroitement apparentés, et éventuellement aussi d'hybrides. Le même auteur signale d'ailleurs un problème similaire aussi pour du matériel provenant des Açores et des îles Britanniques. En tenant compte du grand nombre d'espèces reconnues dans la région américaine d'origine, l'histoire de l'introduction et de l'expansion de « *Juncus tenuis* » en Europe depuis le XIXe siècle est peut-être due à une révision critique. Il est tout à fait possible que l'histoire soit bien plus complexe que ce que nous avons supposé jusqu'à présent et qu'en réalité plus d'une « petite espèce » du groupe de *Juncus tenuis* se soit établie en Europe. Comment les « petites espèces » ou sous-espèces de *J. tenuis* diffèrent exactement les unes des autres – morphologiquement et génétiquement – et dans quelle mesure des hybrides apparaissent dans l'aire de diffusion secondaire, sont des questions qui doivent recevoir une réponse claire avant même de songer à résoudre la grande énigme. Pour trouver une réponse à ces questions, les chercheurs sur les exotiques dépendent fortement de l'étude dans l'aire de répartition d'origine de ces exotiques. À la lumière de cette grande histoire, l'ambition de cet article se limite à mettre en évidence un taxon du groupe de *Juncus tenuis* dont la répartition en Belgique pourrait être très insuffisamment connue.

Remerciements. – Nous remercions Jo Packet (INBO) pour les informations complémentaires et les commentaires apportés au manuscrit.

Bibliographie

Beadle N. C. W., Evans O. D. & Carolin R. C. (1982) – Flore de la région de Sydney, éd. 3. Wellington, Reed Pty.

Brooks R.E. & Clemants S.E. (2000) – *Juncus*. In : FNA editorial committee (éds.), Flore d'Amérique du Nord, vol. 22 : 211-255. New York, Oxford Univ. Press.

Clapham A.R., Tutin T.G. & Warburg E.F. (1952) – Flore des îles britanniques. Cambridge, Cambridge Univ. Press.

Crépin F. (1860) – Manuel de la Flore de Belgique. Bruxelles, Librairie agricole d'Emile Tarlier. [Éditions ultérieures : 1866 (2e édition), 1874 (3e édition), 1882 (4e édition) et 1884 (5e édition).]

Healy A. J. & Edgar E. (1980) – Flore de Nouvelle-Zélande, vol. 3. Wellington, Government Printer.

Hoste I. (2004) – L'histoire de la naturalisation d'*Echinochloa muricata* en Belgique, avec des notes sur son identité et la variation morphologique. *Belgian Journal of Botany* 137(2) : 163-174.

Hoste I. (2006) – *Potentilla rivalis* à Aalter (Oost-Vlaanderen), nouvelle pour la flore belge : un vestige d'histoire culturelle de l'élevage de carpes ? *Dumortiera* 88 : 6-12.

Kirschner J. (2002) – Juncaceae 3 : *Juncus* subg. *Agathryon*. Canberra, Australian Biological Resources Study. [Species Plantarum, Flore du Monde, partie 8]

Lambinon J. & Verloove F. (2012) – Nouvelle Flore de la Belgique, du Grand-Duché de Luxembourg, du Nord de la France et des Régions voisines, 6e édition. Meise, Jardin botanique national de Belgique.

Olshanskyi I.G. & Orlov O.O. (2013) – *Juncus dichotomus* El- liott (Juncaceae), une nouvelle espèce exotique pour la flore d'Ukraine. *Ukrainian Botanical Journal* 70(6) : 769-771.

Romero Zarco C. (2010) – *Juncus*. In : Talavera S. et al. (éditeurs), *Flora Iberica*, vol. 17 : 123-187. Madrid, Real Jardín Botánico.

Snogerup S. (1980) – *Juncus*. In : Tutin et al. (éds.), *Flora Europaea*, vol. 5 : 102-111. Cambridge, Cambridge Univ. Press.

Tikhomirov N. (2013) – *Juncus dichotomus* (Juncaceae) dans la flore de l'Europe de l'Est. *Bot. Journ.* 98(6) : 767-771.

Van Wichelen J., Declerck S., Louette G., Hoste I., Denayer S., Denys L., De Meester L. & Vyverman W. (2008) – Restauration naturelle à grande échelle à la Kraenepoel, un étang peu profond eutrophisé à Aalter (Oost-Vlaanderen). *Natuur.focus* 7(2) : 46-53.

Verloove F. (2006) – Catalogue des néophytes en Belgique (1800- 2005). Meise, National Botanic Garden of Belgium. [Scripta Botanica Belgica 39]

Verloove F. (2010) – *Juncus dichotomus* (Juncaceae) dans le nord-ouest de l'Italie, une xénophyte nouvelle pour l'Europe. *Willdenowia* 40 : 173-178.

Verloove F. & Lambinon J. (2011) – La flore vasculaire non indigène de Belgique : nouvelles combinaisons et une nouvelle variété. *New Journal of Botany* 1(1) : 38-42.

Wilcox M. & Tregale B.A. (2008) – *Juncus anthelatus* (Wiegand) R.E. Brooks en Grande-Bretagne. *B.S.B.I. News* 108 : 50-53.