

BULLETIN MENSUEL
DE LA
SOCIÉTÉ LINNÉENNE DE LYON

Siège social : 33 rue Bossuet, F 69006 LYON

Rédaction : R. ALLEMAND

Etude de la flore du Vivarais (Ardèche) : mise en évidence de compensations, d'adhérences et d'additions de facteurs à l'aide de profils écologiques combinés

*Michel Godron*¹ et *Jean-Paul Mandin*²

1. — Laboratoire de Systématique et d'Ecologie méditerranéenne, 163 rue A. Broussonnet, 34000 Montpellier
2. — Lycée Agricole Olivier de Serres, B.P. 150, 07205 Aubenas Cedex

Résumé. — Les profils écologiques combinés permettent d'envisager dans ses détails, en utilisant toute l'information disponible, l'action simultanée de deux facteurs écologiques sur la répartition d'une espèce.

A travers l'exemple de la flore du Vivarais, cette méthode permet de préciser la généralité de trois phénomènes classiques en écologie :

- les « compensations de facteurs » : presque toutes les espèces testées présentent une compensation entre l'altitude et l'exposition ;
- les « adhérences entre facteurs » : elles sont très nettes entre altitude et roche mère ;
- les « additions de facteurs » : le cumul du recouvrement des strates ligneuses hautes et basses permet d'apprécier la lumière disponible au niveau de la strate herbacée.

Les résultats obtenus par cette méthode affinent la connaissance de l'auto-écologie des espèces dans une région.

Mots-clés. — Compensation de facteurs, adhérence de facteurs, addition de facteurs, profil combiné, Vivarais.

Study of flora of Vivarais (Ardèche, France) : showing balancing, binding and adding of factors, using combined ecological profiles

Summary. — The combined ecological profiles study the effect of two ecological factors working simultaneously on the repartition of one species.

With the example of the flora of the Vivarais, this method precise the generality of three classical phenomena in ecology :

- the « balancing of factors » : almost all species tested show a balancing between altitude and exposure ;
- the « binding of factors » is clear between altitude and bed rocks ;
- the « adding of factors » the amount light available for the grasses depends on vegetational cover of both trees and bushes.

The results of this method improve the knowledge of plant ecology in a region.

Key words. — Balancing of factors, binding of factors, adding of factors, combined ecological profile, Vivarais region (France).

Accepté pour publication le 22 novembre 1992.

I. — INTRODUCTION

L'étude de l'écologie des espèces peut se faire à l'aide de profils écologiques (ELLENBERG, 1954 ; GOUNOT, 1969 ; LEMEE, 1978 ; DADET et GODRON, 1982), qui sont des fréquences de l'espèce dans chacune des classes d'un descripteur. Quatre types de profils sont couramment utilisés : profils bruts, relatifs, corrigés, pondérés (GODRON, 1965). Ils ont tous en commun de considérer chaque espèce en fonction d'un descripteur.

Cependant, ils sont parfois insuffisants pour préciser l'écologie de certaines espèces vis-à-vis de certains descripteurs. Ainsi, en Ardèche, les roches calcaires existent seulement en dessous de 800 m ; par suite, aucune espèce calcicole stricte ne peut se trouver au-dessus de cette limite ; inversement, quand une espèce calcicole ne monte pas au-delà de 800 m, on ne peut pas savoir si cette limite est due au calcaire ou à l'altitude.

En conséquence, toutes les calcicoles paraissent être aussi des thermophytes, et nous ne pouvons pas déceler l'existence de calcicoles montagnardes. Ceci s'exprime en disant qu'il existe, dans la région étudiée, une « adhérence » entre les roches calcaires et les basses altitudes (DAGET et GODRON, 1982).

L'opposition adret-ubac est bien connue, mais, dans l'ensemble d'une région, les milieux situés à l'ubac à une altitude donnée, ressemblent fortement aux adrets situés quelques centaines de mètres plus haut. On dit qu'il y a « compensation de facteurs ». Ici, l'exposition nord, plus froide et humide, « compense » une altitude plus faible.

Parfois l'effet de deux descripteurs du milieu s'additionnent. C'est ainsi que la quantité de lumière qui arrive au niveau de la strate herbacée dépend à la fois du recouvrement des différentes strates sus-jacentes. On dit qu'il y a une « addition de facteurs ».

Pour préciser ces relations entre plusieurs descripteurs, par exemple pour déceler les « adhérences » entre la roche mère et l'altitude, la « compensation » entre l'exposition et l'altitude, ou les « additions » du recouvrement des différentes strates, la méthode la plus directe consiste à placer les présences des espèces dans la table de contingence « altitude-roche mère », dans le premier cas, ou « altitude-exposition », dans le second, pour réaliser les profils écologiques combinés d'une espèce en fonction de deux descripteurs. Dans le troisième cas, il faut combiner l'influence des strates dominantes.

L'analyse factorielle des correspondances prend en compte toutes ces contingences, mais, dans sa réalisation, elle abandonne toute une partie de l'information disponible. Si l'on veut tenir compte de la totalité de l'information, il faut examiner directement les tables de contingence, dans leur totalité.

II. — MÉTHODES

1. — SITES PROSPECTÉS

La flore du Vivarais méridional (fig. 1), a été étudiée afin de préciser sa répartition et son écologie (MANDIN, 1989).

Le travail de terrain a donné lieu à la réalisation de 935 relevés de végétation selon les méthodes du Centre L. Emberger-CEPE-CNRS (GODRON *et al.*, 1968).

Pour chaque station, on note la liste des espèces rencontrées, la strate où elles se développent, leur recouvrement et leur état phénologique.

Les 935 relevés de végétation ont permis d'analyser l'écologie de 1286 espèces de végétaux vasculaires.

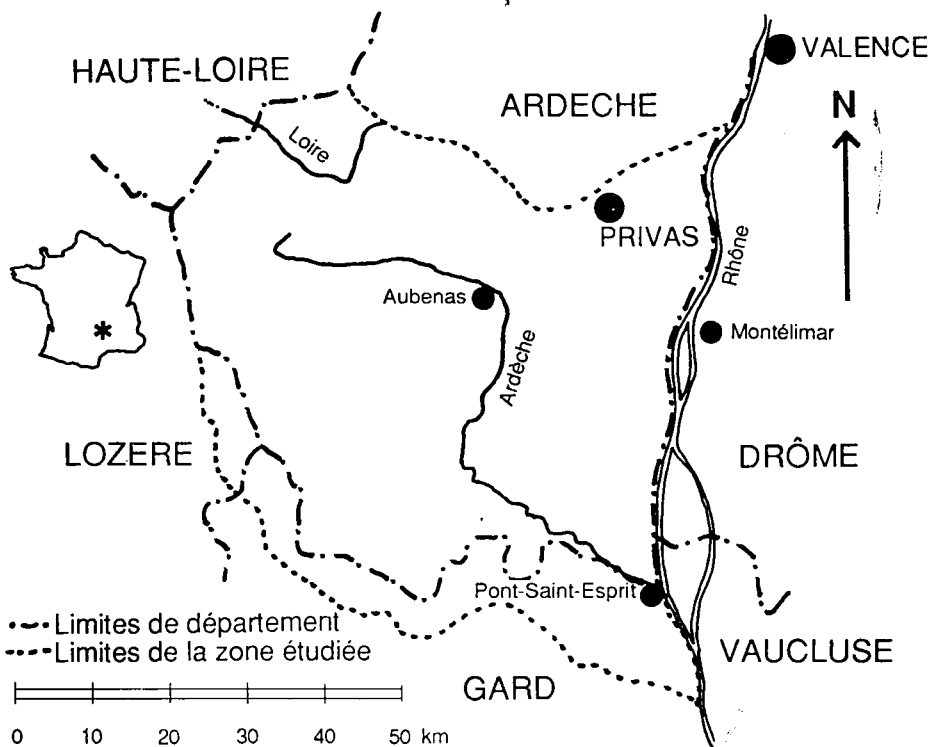


Figure 1. — Situation géographique de la région étudiée.

2. — RECHERCHE DES ADHÉRENCES

Pour montrer comment les calculs sont réalisés, nous prendrons un exemple schématique où les valeurs numériques peuvent être facilement vérifiées : considérons une table de contingence entre la pente et l'altitude (tableau 1).

Altitude Pente, % / m	500	600	700	800	900	1000	1100	Total
1 = 1-9	0	0	0	0	22	18	10	50
2 = 10-25	0	0	20	40	8	10	0	78
3 = 26-100	40	62	58	12	4	0	0	176
4 = > 100	135	40	21	0	0	0	0	196
Total	175	102	99	52	34	28	10	500

Tableau 1. — Exemple schématique de table de contingence entre la pente et l'altitude.

Ce tableau montre que les 10 relevés qui ont été réalisés autour de 1 100 mètres sont tous situés sur des pentes faibles. Si la pente et l'altitude étaient indépendantes, on trouverait seulement 1 relevé dans cette case de la table. En effet, il existe, en moyenne, 50 relevés sur 500 (soit un relevé sur 10) dans la classe de pente 1 ; puisque 10 relevés ont été réalisés dans la classe d'altitude 100, si la même proportion était respectée (c'est-à-dire si la pente et l'altitude étaient indépendantes) il devrait y avoir $10 \times 1/10 = 1$ relevé dans cette case.

Ce résultat pourrait aussi être obtenu en remarquant que 10 relevés sur 500 (soit 1 relevé sur 50) sont à l'altitude 1 100 ; si l'altitude et la pente étaient indépendantes, il y aurait exactement la même proportion parmi tous les relevés situés dans la classe de pente 1, c'est-à-dire que la fréquence attendue serait exactement égale à $50 \times 1/50 = 1$ relevé.

Or il existe 10 relevés dans cette case, soit dix fois plus ; c'est-à-dire qu'il existe, dans la région considérée, une « adhérence » entre les pentes faibles et l'altitude 1 100. Pour voir combien cette adhérence est forte, on calcule alors la probabilité de trouver 10 relevés dans cette case, en considérant que le tableau observé peut résulter d'un tirage de boules (représentant toutes les combinaisons possibles de l'altitude et de la pente) dans une urne. Pour faire un calcul exact on considère que le tirage s'est effectué sans remise, et que la distribution des probabilités correspondantes est la loi hypergéométrique ; on construit ainsi la table de contingence « réduite » qui considère seulement deux cas, pour l'altitude et la pente.

On calcule ensuite la probabilité P de trouver cette table à l'issue du tirage. Elle est égale à 4×10^{-11} . Cette probabilité est extrêmement faible, et on peut dire que les relevés situés autour de 1 100 mètres sont « très très » significativement liés à la pente de classe 1.

Ce calcul est effectué pour toutes les cases du tableau initial (en ajoutant éventuellement les probabilités des cas encore moins probables). On évite d'écrire des chiffres avec un très grand nombre de décimales, en remplaçant la probabilité par son cologarithme de base 2, c'est-à-dire par la quantité d'information correspondante, qui se mesure en binons, selon la convention adoptée internationalement depuis quelques années (CULLMAN, 1968). Cette quantité est égale à 34 binons.

Ce calcul, répété pour toutes les cases du tableau, montre que les relevés caractérisent un plateau encadré par des vallées fortement entaillées, où les pentes sont fortes aux basses altitudes.

3. — LES COMPENSATIONS DE FACTEURS

Pour voir si une espèce est indépendante de la combinaison de deux descripteurs, on compte le nombre de présences de l'espèce dans chacune des cases de la table de contingence relative à ces deux descripteurs.

Le quotient de cette fréquence observée par la fréquence attendue est la « fréquence corrigée » de l'espèce.

La probabilité de l'écart entre la fréquence observée et la fréquence attendue est calculée de la façon expliquée au paragraphe précédent.

4. — LES ADDITIONS DE FACTEURS

La combinaison de deux descripteurs dont les effets s'additionnent donne une table de contingence dans laquelle, comme précédemment, la probabilité de l'écart entre la fréquence observée et la fréquence attendue est calculée.

III. — ADHÉRENCE ENTRE LES FACTEURS ALTITUDE ET AGE DE LA ROCHE MÈRE

La combinaison de ces deux facteurs met en évidence les « adhérences » entre la limite altitudinale de répartition, de l'espèce et celle des roches mères sur lesquelles elle se développe. Pour les analyser, il faut rappeler la structure géologique de la dition.

1. — STRUCTURE GÉOLOGIQUE DE LA RÉGION

Roches primaires (schistes, migmatites et granites). — On les trouve de 100 mètres d'altitude jusqu'au-dessus de 1 500 m. Entre 200 et 400 m d'altitude, elles comprennent les schistes de l'extrémité nord du bassin houiller d'Alès.

Roches secondaires. —

Le Trias, essentiellement constitué de grès, est parfaitement individualisé entre 100 et 600 m d'altitude, à la base des Cévennes. Un deuxième massif triasique constitue une partie du plateau de Montselgues, accident géologique surélevé entre 100 et 1 400 m.

Le Lias est très peu présent dans la dition.

Le Dogger (Jurassique moyen), formé surtout de calcaires marneux et de marnes, se situe entre 300 et 600 m.

Le Malm (Jurassique supérieur) s'étage de 100 à 800 m. Il comprend principalement le Kimméridgien, qui donne des calcaires durs, ruiniformes, très particuliers. Il a une extension géographique importante : des parties très basses du sud du département avec le Bois de Païolive, jusqu'à la base du Coiron à près de 800 m d'altitude.

Le Crétacé inférieur, principalement constitué de calcaires durs, s'étage depuis des altitudes inférieures à 100 m, jusqu'à plus de 700 m. L'Urgonien y possède une grande importance géographique et altitudinale. Il constitue, en particulier, tout le plateau dans lequel sont creusées les Gorges de l'Ardèche, et il culmine à la Dent de Rez (719 m).

Le Crétacé supérieur est peu représenté.

Roches tertiaires. — Le Tertiaire est constitué de trois ensembles très différents :

— des dépôts sédimentaires sont présents dans les parties basses de la dition ;

— des coulées volcaniques s'étagent à deux niveaux :

- entre 600 et 900 m, des basaltes forment le plateau du Coiron,
- au-dessus de 1 300 m, se trouvent des basaltes formant la base du massif du Mézenc, et des phonolites constituant les « sucs » du plateau ardéchois.

Roches quaternaires. — Ce sont essentiellement des alluvions, mais aussi quelques émissions volcaniques. Les roches sédimentaires se trouvent surtout à des altitudes inférieures à 300 m, mais on peut trouver quelques dépôts nettement plus haut, le long des rivières. Les volcans récents sont répartis entre 500 et 1 200 m, principalement dans les Cévennes, au nord du « serre » du Tanargue.

2. — ADHÉRENCES

Les roches primaires occupent presque toutes les altitudes de la dition. Il sera alors facile de déterminer les limites des espèces calcifuges.

Au contraire, dans la dition, les calcaires se trouvent seulement jusqu'à 800 m d'altitude, ce qui va constituer une limite supérieure obligatoire pour les espèces calcicoles : les calcicoles paraissent être aussi des thermophytes.

Dans le cas de l'Ardèche, les profils combinés offrent une solution pour éclairer la question : les neutrophytes se trouvent aussi sur les basaltes qui se rencontrent jusqu'à 1400 m d'altitude.

120 espèces dont le comportement a paru intéressant a priori, ont été analysées.

3. — LIMITES ALTITUDINALES VRAIES

Limites supérieures.

Nous dirons qu'une espèce a une limite altitudinale supérieure « vraie » lorsqu'elle est insensible aux adhérences altitude-roche mère, en particulier si elle monte moins haut que les roches sur lesquelles elle est normalement installée. L'altitude est bien alors le facteur limitant, probablement à cause des basses températures.

Exemples :

200 m : *Populus nigra*.

400 m : *Asparagus acutifolius* (fig. 2), *Dorycnium hirsutum*, *Cistus albidus*, *Pinus halepensis*.

500 m : *Arbutus unedo*, *Aristolochia pistolochia*, *Carex glauca*, *Coris monspeliensis*, *Convolvulus cantabrica*, *Populus alba*, *Psoralea bituminosa*.

600 m : *Catananche caerulea*, *Clematis flammula*, *Euphorbia nicaeensis*, *Jasminum fruticans*.

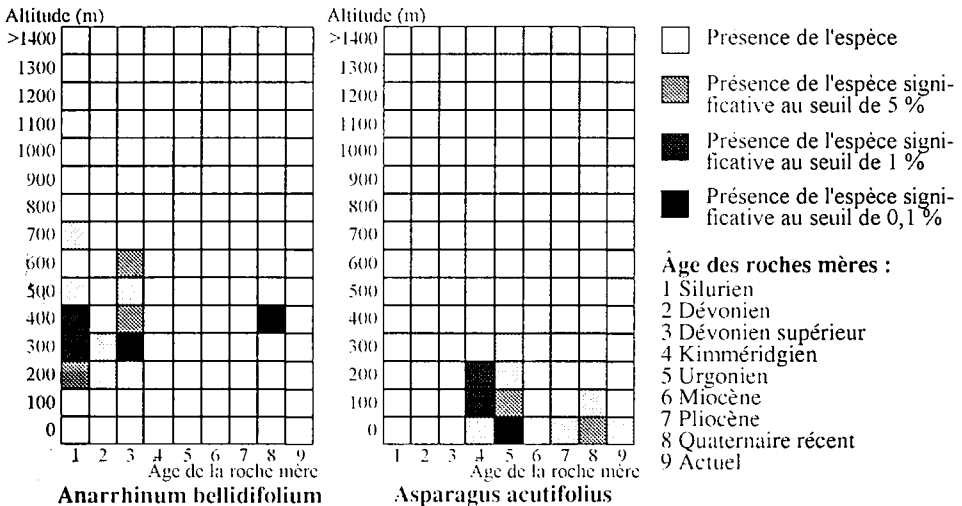


Figure 2. — Profils combinés altitude-âge de la roche mère : limite altitudinale supérieure « vraie ».

Il y a une forte adhérence entre les espèces acidophiles qui ne peuvent descendre plus bas que les roches primaires (200 m pour *Anarrhinum bellidifolium*), ainsi que pour les espèces calcicoles qui ne peuvent monter plus haut que les roches sédimentaires secondaires (800 m pour *Asparagus acutifolius*).

700 m : *Erica scoparia*, *Genista scorpius*, *Helianthemum apenninum*, *Carex hallerana*, *Ononis minutissima* (mais 400 m sur le Kimméridgien au nord de la dition).

800 m : *Anarrhinum bellidifolium* (fig. 2), *Erica arborea*, *Pinus pinaster*.

900 m : *Brachypodium sylvaticum*, *Bromus erectus*, *Micropyrum tenellum*.

1 100 m : *Crataegus monogyna*, *Erica cinerea*.

1 200 m : *Ranunculus bulbosus*.

Limites inférieures.

Les espèces ayant une limite altitudinale inférieure « vraie », descendent moins bas que les roches sur lesquelles elles se développent ; leur absence en basse altitude est habituellement due à la sécheresse estivale.

Exemples :

1 200 m : *Poa chaixii*.

1 100 m : *Genista anglica* (qui, en Ardèche, peut descendre à 900 m dans des conditions stationnelles particulières) se trouve en plaine dans l'ouest de la France, comme *Oxalis acetosella*.

900 m : *Centaurea nigra* (qui descend parfois à 6-700 m sur les alluvions en bord de rivière), *Polygonum bistorta*, *Prenanthes purpurea*.

800 m : *Fagus sylvatica* (mais il descend à 700 m en face nord du Coiron et à 200-500 m dans la forêt de Valbonne et dans celle de Saint-Vincent-de-Barrès), *Nardus stricta*, *Phyteuma spicatum*.

700 m : *Picea abies*, *Abies alba*.

500 m : *Quercus petraea* (parfois à 200-300 m dans les vallées humides).

300 m : *Cytisus purgans*, *Deschampsia flexuosa*, *Epilobium angustifolium*.

C'est le cas aussi quand on trouve des limites altitudinales différentes au nord et au sud de la dition. Par exemple *Rhamnus saxatilis*, *Ononis minutissima*, *Narcissus requienii* montent à la limite supérieure des calcaires urgoniens (700 m au sud), alors qu'ils ne dépassent pas 400 m sur les calcaires kimméridgiens au nord, qui culminent pourtant à 800 m. Ici aussi la limite supérieure des calcaires urgoniens semble coïncider avec la limite altitudinale vraie de ces trois espèces.

Limites inférieures et supérieures « vraies ».

Digitalis purpurea, qui se cantonne sur les roches primaires et triasiques, (à l'exception des calcaires), occupe la tranche altitudinale comprise entre 300 et 1 400 m. Elle semble craindre le froid des trop hautes altitudes ainsi que la chaleur et la sécheresse de la zone méditerranéenne.

Ilex aquifolium a un comportement identique, occupant la tranche altitudinale comprise entre 300 et 1 200 m. Il peut toutefois descendre jusqu'à 100 m dans les vallons humides.

4. — LIMITES ALTITUDINALES INFLUENCÉES PAR LA GÉOLOGIE

De nombreuses espèces présentent des compensations de facteurs entre l'altitude et la roche mère. A altitude égale, les roches basaltiques noires, accumulant fortement la chaleur, sont plus chaudes que les calcaires. De même, les roches siliceuses primaires occupant les vallées encaissées, bien exposées et abritées du vent du nord, donnent, à altitude égale, des stations plus chaudes que les calcaires du Bas-Vivarais, soumis aux vents froids.

Certaines espèces vivant sur toutes les roches mères montent plus haut sur les schistes et sur les basaltes que sur calcaire. Ce sont des thermophytes indifférentes qui vivent sur plusieurs roches. Leur limite supérieure (en mètres) est :

présents de	Calcaires	Basaltes	Roches siliceuses
	100 m à 800 m	500 m à 1 500 m	100 m à 1 100 m
<i>Acer monspessulanum</i>	700	700	1 000
<i>Amelanchier ovalis</i>	700	900	1 000
<i>Euphorbia characias</i>	500	600	600
<i>Helichrysum stoechas</i>	400	600	700
<i>Phillyra angustifolia</i>	300		700
<i>Phillyrea latifolia</i>	500		700
<i>Quercus ilex</i>	500		800
<i>Rhamnus alaternus</i>	700		900
<i>Juniperus oxycedrus</i>	700	700	900

Certaines espèces neutrophytes montent plus haut sur les basaltes que sur les calcaires.

Elles sont exclues des roches primaires et triasiques, trop acides. Leur limite supérieure (en mètres) est :

	Calcaires	Basaltes
<i>Eryngium campestre</i>	700	900
<i>Coronilla emerus</i>	700	900
<i>Cytisus sessilifolius</i>	700	900
<i>Hippocrepis comosa</i>	600	800
<i>Orlaya grandiflora</i>	400	600

En moyenne, les roches basaltiques font gagner 200 mètres à ces espèces. Il est possible que ces roches très sombres accumulent la chaleur et ainsi compensent une altitude plus forte.

Enfin, certaines thermophytes montent plus haut sur les roches calcaires chaudes que sur les roches siliceuses des Cévennes. Leur limite supérieure (en mètres) est :

	Calcaires	Roches siliceuses
<i>Coronilla minima</i>	700	600
<i>Dorycnium pentaphyllum</i>	700	600
<i>Pistacia terebinthus</i>	500	400
<i>Prunus mahaleb</i>	800	700

Ces espèces montent en général 100 m plus haut sur roches calcaires que sur roches acides.

IV. — COMPENSATION DE FACTEURS ENTRE L'ALTITUDE ET L'EXPOSITION

L'opposition de versant « adret-ubac » est un phénomène très connu. Les espèces montent généralement plus haut sur le versant exposé au sud que sur celui exposé au nord, plus froid. Cet effet est très évident dans les vallées et pour les espèces bien visibles.

Il est intéressant de rechercher si cette compensation de facteurs entre l'altitude et l'exposition est un phénomène généralisable à toutes les espèces et s'il présente des cas particuliers.

L'exposition est codée en huit classes (N, N-E, E, S-E, S, S-O, O, N-O), outre les terrains plats. Les altitudes sont regroupées en classes de 100 mètres d'amplitude. La classe inférieure va de 0 à 100 m, la classe supérieure rassemble les altitudes situées au-dessus de 1 500 m. Les terrains plats ne donnant pas, en général, de résultats intéressants, ne sont pas analysés.

La table de contingence altitude-exposition comprend alors $15 \times 8 = 120$ cases utiles. Ce grand nombre de possibilités exige que les espèces analysées aient été trouvées suffisamment souvent pour que des résultats significatifs puissent apparaître. C'est pourquoi nous avons retenu seulement 142 espèces, rencontrées plus de 20 fois (sauf pour une espèce localisée : *Genista anglica*, trouvée 15 fois) .

1. — EXEMPLES TYPIQUES

La très grande majorité des espèces testées présente une réponse plus ou moins nette à l'exposition en fonction de l'altitude.

L'Ardèche est marquée par d'intenses contrastes climatiques entre le sud-est méditerranéen (température moyenne = 13°C, précipitations = 800 mm, altitude < 200 m) et le nord-ouest montagnard (t° moyenne = 6 à 7°C, P > 2 000 mm, altitude jusqu'à 1 700 m).

En altitude, les espèces vont être limitées par les basses températures. En plaine, c'est le manque d'eau qui est le facteur limitant.

Pour la plupart des espèces dont la répartition altitudinale est étudiée, le diagramme de répartition en fonction de l'exposition a une forme « en croissant » : ces espèces montent plus haut au sud et descendent plus bas au nord.

Exemples : *Dorycnium hirsutum*, *Buxus sempervirens*, *Cephalaria leucantha*, *Deschampsia flexuosa* (fig. 3), *Eryngium campestre*, *Cytisus scoparius*, *Senecio adonidifolius*, *Sorbus aria*.

Certaines espèces ne rencontrent pas, en Ardèche, toute l'étendue des conditions climatiques qu'elles pourraient accepter.

De nombreuses « méditerranéennes » supportent, plus au sud, des températures et des sécheresses beaucoup plus fortes. Leur diagramme de répartition « en croissant » est alors tronqué vers le bas. Ces espèces montent plus haut en versant sud (ou sud-est) qu'en versant nord. Exemples : *Asparagus acutifolius*, *Cistus salvifolius* (fig. 3), *Coris monspeliensis*, *Coronilla emerus*, *Euphorbia nicaeensis*, *Juniperus oxycedrus*, *Phillyrea latifolia*.

De nombreuses espèces montagnardes et médio-européennes supportent, à des altitudes ou des latitudes plus élevées, des températures basses et des périodes humides longues. Leur diagramme de répartition en Ardèche est alors tronqué vers le haut : ces espèces descendent plus bas en versant nord qu'en versant sud. Exemples : *Abies alba*, *Deschampsia flexuosa*, *Fagus sylvatica*, *Oxalis acetosella*, *Picea abies*, *Potentilla erecta*, *Prenanthes purpurea*, *Sambucus racemosa*, *Vaccinium myrtillus* (fig. 3).

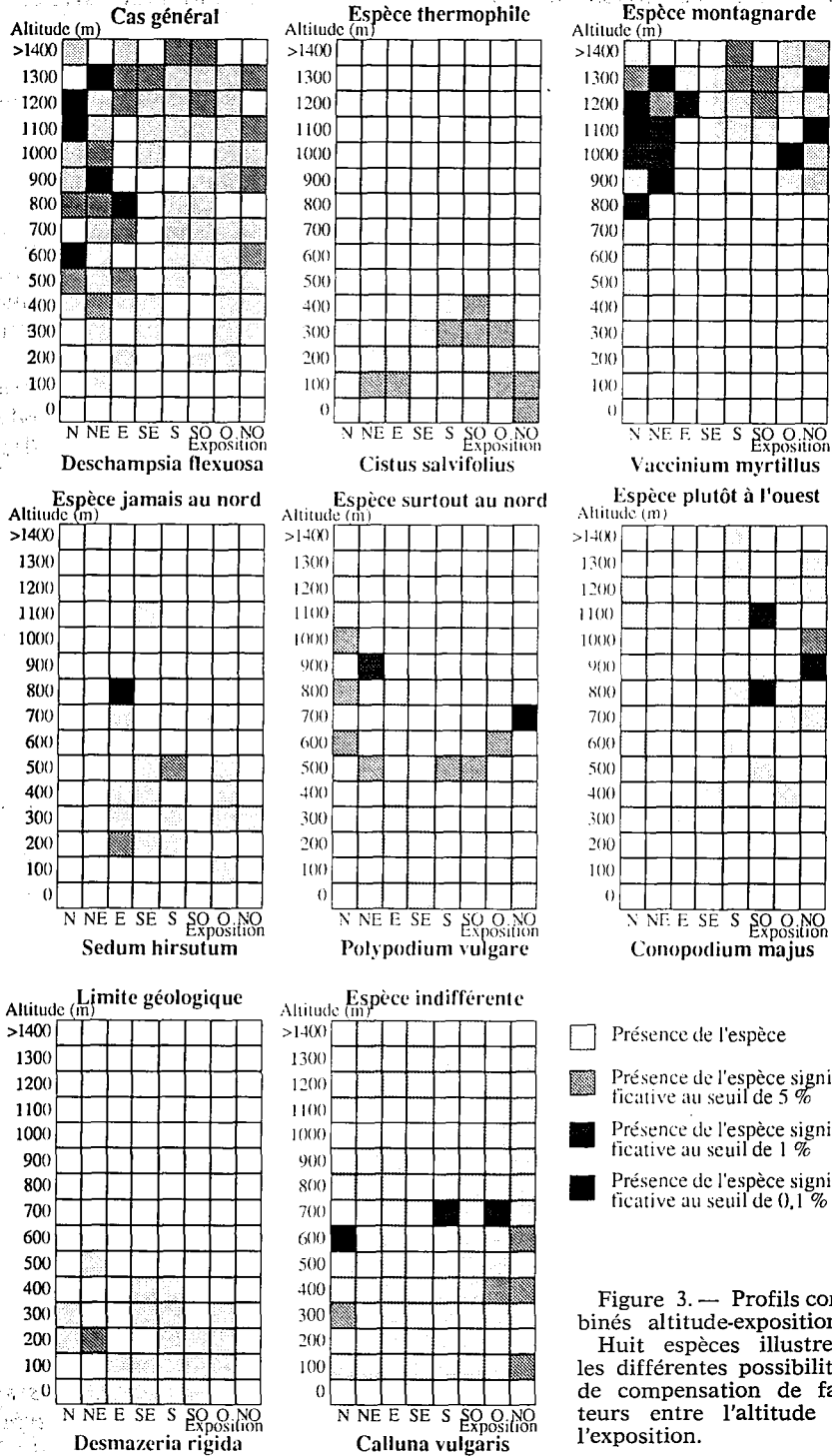


Figure 3. — Profils combinés altitude-exposition. Huit espèces illustrent les différentes possibilités de compensation de facteurs entre l'altitude et l'exposition.

Le cas extrême est représenté par *Empetrum nigrum* qui n'est présent, en faible quantité, qu'en orientation nord, sous le sommet du Mézenc (1 754 m).

2. — CAS PARTICULIERS

Certaines espèces qui ont une très grande amplitude altitudinale ne subissent pas, ou très peu, d'effet d'exposition dans la région étudiée. C'est le cas d'*Achillea millefolium* et de *Calluna vulgaris* (fig. 3).

D'autres espèces, qui ont une limite altitudinale pour des raisons pédologiques, ne semblent pas, non plus sensibles à l'exposition. Tel est le cas de *Desmazeria rigida* (fig. 3) et de *Sedum sediforme* qui se trouvent sur tous les calcaires, sans effet adret-ubac. Dans les Alpes calcaires, elles peuvent monter plus haut et leur limite altitudinale, dans l'Ardèche, résulte de l'adhérence des calcaires et des basses altitudes.

D'autres espèces enfin, bien que trouvant, dans la dition, une limite altitudinale supérieure qui semble être liée au froid, ne montrent pas d'effet d'exposition, c'est le cas d'*Arbutus unedo* et de *Pistacia terebinthus*. La cause de ce phénomène n'est pas évidente.

Certaines espèces sont exclues (ou presque) des orientations sud ou nord. Considérant leur amplitude altitudinale assez grande, ces exclusions ne semblent pas dues à des causes thermiques ou hydriques. Il est beaucoup plus probable que le rayonnement solaire direct est en cause.

Ainsi, *Orlaya grandiflora* et *Sedum hirsutum* (fig. 3) sont toujours exclues des orientations nord. Ce sont bien des espèces héliophiles.

Erica scoparia, *Juniperus communis*, *Polypodium vulgare* (fig. 3), *Vincetoxicum hirundinaria* sont presque exclues des versants exposés au sud. Ces espèces semblent craindre les expositions les plus ensoleillées.

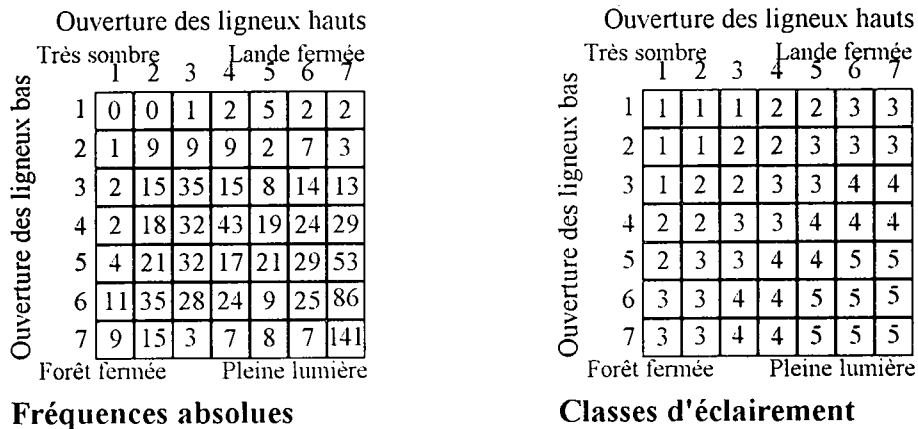
Genista anglica, et *Conopodium majus* (fig. 3), espèces considérées comme atlantiques (FOURNIER, 1961) ou sub-atlantiques (DUPONT, 1962), sont plutôt localisées en versant ouest. Quant à *Helleborus foetidus*, subatlantique, elle monte nettement plus haut en altitude, en secteur ouest. Ces versants profitent des dernières pluies atlantiques, peu fréquentes en Ardèche.

V. — ADDITION DES FACTEURS RECOUVREMENT DES LIGNEUX HAUTS ET DES LIGNEUX BAS

Pour apprécier la quantité de lumière qui arrive au niveau d'un végétal quand il se trouve dans une strate inférieure, on peut réaliser des mesures physiques, mais elles sont difficiles à systématiser quand on fait de nombreux relevés de végétation.

On peut utiliser la notion de « couvert angulaire » (GODRON *et al.*, 1968) qui exprime la proportion de la voûte céleste occultée par la végétation des strates supérieures ou par les accidents de terrain (falaises, rochers, etc...). Ce couvert angulaire est apprécié et noté, en huitièmes (ou « octas ») au niveau du toit de chaque strate. C'est probablement la méthode la plus adaptée à la recherche des besoins en lumière des végétaux, au cours d'une campagne de relevés. Toutefois, le couvert angulaire est difficile à apprécier pour les strates basses surmontées de strates supérieures. Les mesures de recouvrement des herbacées, ligneux bas et ligneux hauts qui sont faites systématiquement dans les relevés peuvent préciser les besoins en lumière des végétaux.

Le recouvrement des ligneux a été estimé selon 7 classes (GODRON *et al.*, 1968) allant de 1 (recouvrement > 90 %) à 7 (recouvrement = 0 %). La table de contingence du recouvrement des ligneux hauts et des ligneux bas (fig. 4) possède donc 49 cases, allant des milieux les plus sombres (1 × 1) aux milieux en pleine lumière (7 × 7).



Fréquences absolues

Classes d'éclaircissement

Figure 4. — Tables de contingence du recouvrement des ligneux hauts et bas.

La première grille indique le nombre de relevés trouvés dans chaque case de la table de contingence.

Le code de l'ouverture des ligneux est :

- 1 = recouvrement supérieur à 90 % ;
- 2 = recouvrement compris entre 75 % et 90 % ;
- 3 = recouvrement compris entre 50 % et 75 % ;
- 4 = recouvrement compris entre 25 % et 50 % ;
- 5 = recouvrement compris entre 10 % et 25 % ;
- 6 = recouvrement compris entre 0 % et 10 % ;
- 7 = recouvrement nul.

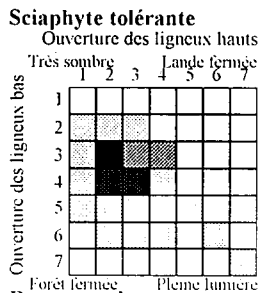
La deuxième grille montre le regroupement des 49 cases en 5 classes d'égal éclaircissement suivant un code croissant de 1 : très peu de lumière, à 5 : pleine lumière.

Ce tableau est beaucoup trop fragmenté pour permettre de déterminer les sciaphytes, les mésohéliophytes et les héliophytes. Il faut le réduire en opérant des regroupements. Il est commode que le nombre de classes soit impair (GODRON *et al.*, 1968). Trois classes apporteraient trop peu d'informations. Nous avons effectué un regroupement en 5 classes (fig. 4).

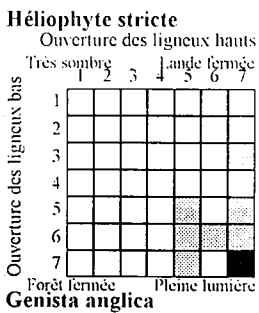
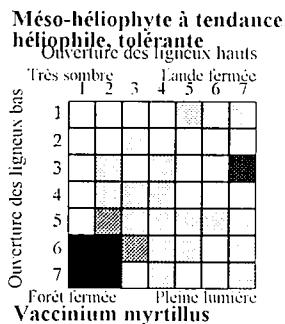
La méthode expliquée précédemment permet de tracer un tableau des profils combinés ligneux hauts/ligneux bas dont chacun des quatre coins correspond à un milieu bien particulier. Le profil d'ensemble (fréquence des relevés dans chaque case, fig. 4), montre toutefois que certaines combinaisons sont rares, notamment les formations ligneuses hautes denses ayant une strate ligneuse basse dense et les formations ligneuses basses fermées sans ligneux hauts.

1. — ANALYSE DE L'ÉCOLOGIE DES ESPÈCES

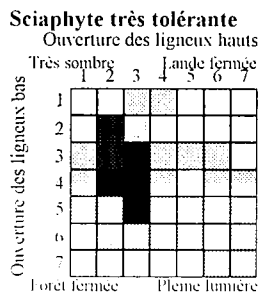
La figure 5 montre dix exemples de comportement d'espèces de la strate herbacée vis-à-vis du recouvrement des ligneux bas et hauts.



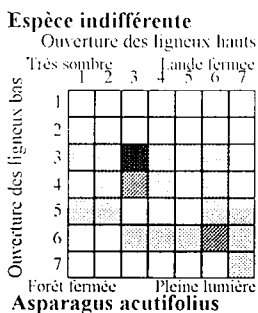
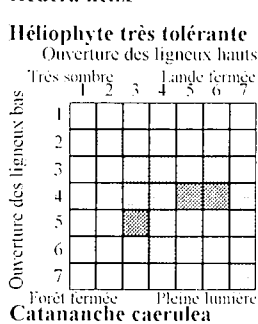
Ruscus aculeatus



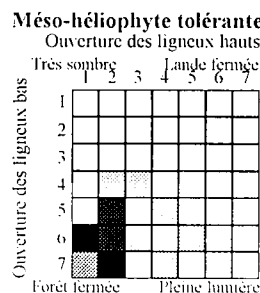
Genista anglica



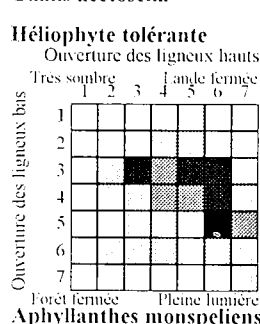
Hedera helix



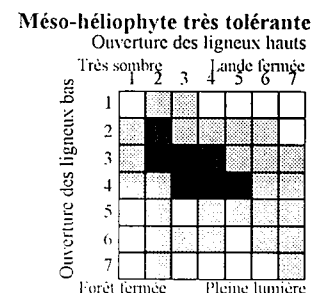
Asparagus acutifolius



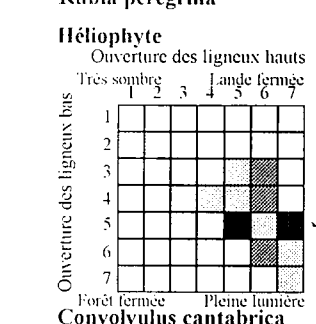
Oxalis acetosella



Aphyllanthes monspeliensis



Rubia perigrina



Convolvulus cantabrica

□ Présence de l'espèce

▨ Présence de l'espèce significative au seuil de 5 %

■ Présence de l'espèce significative au seuil de 1 %

■ Présence de l'espèce significative au seuil de 0,1 %

Code des recouvrements :

1 Recouvrement supérieur à 90 %

2 Recouvrement compris entre 75 % et 90 %

3 Recouvrement compris entre 50 % et 75 %

4 Recouvrement compris entre 25 % et 50 %

5 Recouvrement compris entre 10 % et 25 %

6 Recouvrement compris entre 0 % et 10 %

7 Recouvrement nul

Figure 5. — Profils combinés du recouvrement des ligneux bas et hauts. Dix espèces illustrent les différentes possibilités de comportement en fonction de la quantité de lumière traversant les strates ligneuses basse et haute.

La répartition des fréquences corrigées dans chacune des 5 classes d'éclairement donne l'amplitude du profil de l'espèce. Le test de probabilité met en évidence les fréquences corrigées significativement représentatives d'une classe. Il est utile pour déterminer l'optimum de répartition. Avec l'amplitude et l'optimum nous avons établi le profil écologique de l'espèce.

On peut alors distinguer trois types d'espèces : les sciaphytes qui ont leur optimum dans les classes 1 ou 2, les héliophytes qui ont leur optimum dans les classes 4 ou 5 et les méso-héliophytes qui ont leur optimum dans la classe 3.

Il n'est pas utile de distinguer les espèces ayant leur optimum dans les classes 1 ou 2 et 4 ou 5. En effet, nous n'avons trouvé aucune espèce ayant son optimum dans la classe 1. D'autre part, les héliophytes de prairies et de tourbières ont leur optimum dans la classe 5, car ces formations n'ont pas de ligneux bas ; celles de garrigues et landes, dans la classe 4 car elles possèdent toujours des ligneux bas.

La combinaison des optimums et des amplitudes donne 18 possibilités théoriques très strictes (fig. 6).

Sept combinaisons n'ont jamais été trouvées. Elles correspondent aux sciaphytes, aux méso-héliophytes à tendance sciaphile et aux méso-héliophytes à faible amplitude. La liste des espèces est donnée à la figure 6.

2. — DISCUSSION

En observant les effectifs par classes, on s'aperçoit que toutes les espèces testées peuvent vivre à la lumière dans la classe 4, et presque toutes, dans la classe 5. Par contre, de nombreuses espèces sont éliminées des milieux sombres : classe 2 et surtout 1.

Très peu d'espèces peuvent vivre dans les milieux les plus sombres et elles n'y sont jamais entièrement cantonnées.

Les méso-héliophytes ont toujours une assez forte amplitude écologique et/ou une tendance héliophile marquée.

Les héliophytes sont de loin les plus nombreuses.

Certaines espèces semblent indifférentes à l'intensité de l'éclairement. Elles couvrent toutes les classes et semblent posséder plusieurs optimums : *Asparagus acutifolius* (fig. 5), *Urtica dioica*, *Centaurea pectinata* (optimums 2 et 5), *Ranunculus bulbosus* (2 et 4), *Vincetoxicum hirundinaria* (1 et 3) à tendance sciaphile.

La conclusion générale de tous ces faits est qu'il n'existe pas d'espèce sciaphile au sens strict, puisque la lumière est vitale pour les végétaux chlorophylliens. Les espèces trouvées en milieu sombre sont soit des vernales, développées avant la foliaison des arbres, soit des méso-héliophiles qui profitent de l'absence de compétition, soit des espèces qui recherchent l'humidité.

VI. — CONCLUSION

Les profils écologiques combinés permettent de considérer deux descripteurs simultanément.

Cette méthode est parfaitement adaptée à l'étude des adhérences entre descripteurs, des compensations et des additions de facteurs mais elle présente toutefois deux limites techniques.

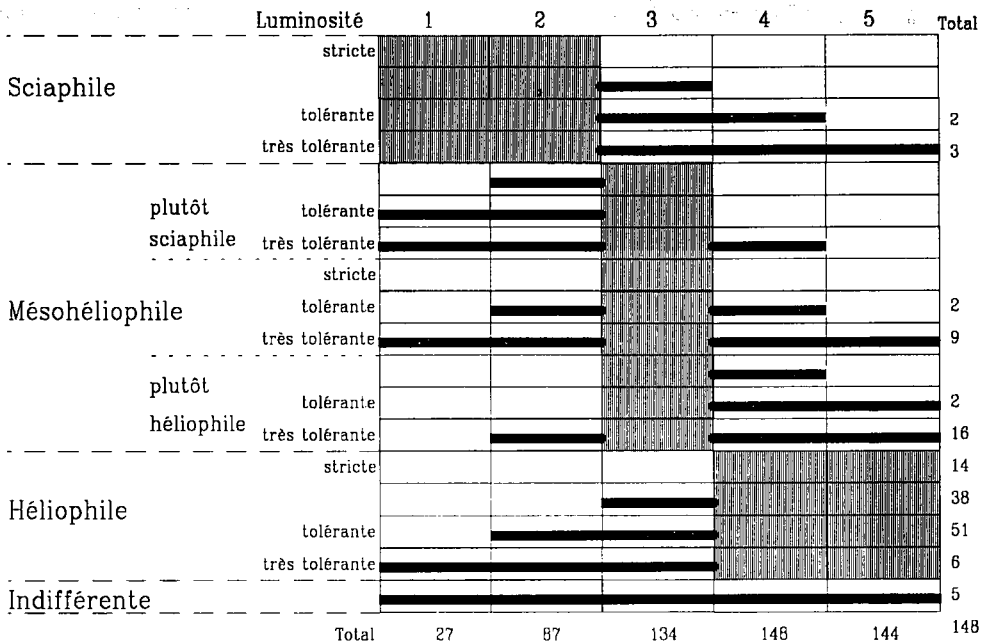


Figure 6. — Profils des espèces en fonction de l'éclairement.

La lumière arrivant au niveau de la strate herbacée est classée selon un code croissant de 1 : très peu de lumière, à 5 : pleine lumière. Les chiffres de la colonne de droite indiquent le nombre d'espèces, parmi les 148 testées, ayant le comportement défini à gauche du tableau. Les chiffres de la ligne du bas indiquent le nombre d'espèces dans chaque classe d'éclairement.

Sciaphytes tolérantes : *Galium odoratum*, *Ruscus aculeatus* (fig. 8).

Sciaphytes très tolérantes : *Coronilla emerus*, *Tamus communis*, *Hedera helix* (fig. 8).

Méso-héliophytes tolérantes : *Mycelis muralis*, *Oxalis acetosella* (fig. 8).

Méso-héliophytes très tolérantes : *Brachypodium sylvaticum*, *Clematis flammula*, *Deschampsia flexuosa*, *Erica cinerea*, *Genista pilosa*, *Helleborus foetidus*, *Polypodium vulgare*, *Rubia peregrina* (fig. 8), *Smilax aspera*.

Méso-héliophytes plutôt héliophiles tolérantes : *Poa chaixii*, *Solanum dulcamara*.

Méso-héliophytes plutôt héliophiles très tolérantes : *Ajuga reptans*, *Arnica montana*, *Bonjeania hirsuta*, *Bupleurum rigidum*, *Digitalis purpurea*, *Epilobium angustifolium*, *Phyteuma spicatum*, *Prenanthes purpurea*, *Roripa pyrenaica*, *Rubus idaeus*, *Rumex acetosella*, *Senecio nemorensis*, *Vaccinium myrtillus* (fig. 8).

Héliophytes strictes : *Cirsium palustre*, *Eriophorum angustifolium*, *Genista anglica* (fig. 9), *Parnassia palustris*, *Pedicularis sylvatica*, *Plantago serpentina*, *Potentilla rupestris*, *Scorzonera humilis*, *Silene saxifraga*, *Viola palustris*, *Viola tricolor*.

Héliophytes : *Alchemilla xanthochlora*, *Argyrobolium zanonii*, *Convolvulus cantabrica* (fig. 9), *Helichrysum stoechas*, *Ruta angustifolia*, *Satureja montana*, *Sedum hirsutum*, *Stypa offneri*, *Stypa pennata*, *Teucrium polium*.

Héliophytes tolérantes : *Alliaria petiolata*, *Anthoxanthum odoratum*, *Aphyllanthes monspeliensis* (fig. 9), *Aristolochia pistolochia*, *Asplenium septentrionale*, *Bromus erectus*, *Carex humilis*, *Cephalaria leucantha*, *Euphorbia, characia*, *E. nicaensis*, *Hippocrepis comosa*, *Nardus stricta*, *Ononis minutissima*, *Sedum acre*, *S. album*, *S. ochroleucum*, *S. nicaense*, *S. rupestre*, *Teucrium flavum*, *T. montanum*.

Héliophytes très tolérantes : *Brachypodium retusum*, *Catananche caerulea* (fig. 9), *Psoalea bituminosa*, *Saponaria ocyroides*, *S. officinalis*, *Teucrium chamaedrys*, *T. scorodonia*.

Indifférentes : *Asparagus acutifolius* (fig. 9), *Centaurea pectinata*, *Ranunculus bulbosus*, *Urtica dioica*, *Vincetoxicum hirsundinaria*.

La combinaison d'un descripteur possédant n classes avec un autre en possédant m , donne un profil combiné de $n \times m$ classes. Quand m et n sont élevés, comme c'est souvent le cas pour l'âge de la roche mère, l'altitude, etc., le tableau obtenu est difficilement analysable.

L'étude simultanée de N descripteurs pris deux à deux donne $N(N-1)/2$ combinaisons. Pour chaque espèce étudiée, la masse des données obtenues est très importante et difficilement maîtrisable.

Avant d'utiliser les profils combinés, il est donc bon de vérifier que l'on a assez de relevés à traiter, de choisir les descripteurs à combiner, et les espèces à analyser.

Si la compensation de facteurs entre l'altitude et l'exposition peut être généralisée à presque toutes les espèces étudiées la mise en évidence de cas particuliers éclaire des aspects intéressants de l'écologie de certaines plantes. C'est ainsi que l'extension de quelques espèces atlantiques en Vivarais se fait essentiellement sur les versants ouest encore soumis à l'influence océanique.

L'utilisation des profils combinés permet de bien faire la différence entre les espèces calcicoles et les thermophiles qui ont souvent, en Bas-Vivarais calcaire, des limites altitudinales du même ordre.

De même l'addition des effets de deux facteurs est très bien mise en évidence par cette méthode.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- CULLMANN, 1968. — *Codage et transmission de l'information*. Eyrolles, Paris, 142 pp.
- DAGET Ph. et GODRON M., 1982. — *Analyse de l'écologie des espèces dans les communautés*. Masson, Paris, 163 pp.
- DUPONT P., 1962. — *La flore atlantique européenne. Introduction à l'étude du secteur ibéro-atlantique*. Documents pour les cartes des productions végétales. Toulouse, C.N.R.S., 415 pp.
- ELLENBERG P., 1954. — Über einige Fortschritte der kausalen Vegetationkunde. *Vegetatio*. V VI : 199-211.
- FOURNIER P., 1946. — *Les quatre flores de France*. Lechevalier, Paris, 1106 pp.
- GODRON M., 1965. — *Les principaux types de profils écologiques*. Montpellier, C.E.P.E.-C.N.R.S., 8 pp.
- GODRON M., DAGET Ph., EMBERGER L., LONG G., LE FLOC'H E., POISSONET J., SAUVAGE J.-P., 1968. — *Code pour le relevé méthodique de la végétation et du milieu*. C.N.R.S., Paris, 292 pp.
- LEMME G., 1978. — *Précis d'écologie végétale*. Masson, Paris, 304 pp.
- MANDIN J.-P., 1990. — *Essai de chorologie écologique sur la flore vasculaire du Vivarais méridional (France)*. Nouveau Doct. Ecol. Univ. Sci. Tech. Languedoc, Montpellier, 229 + 262 pp.