

Zeitschrift: Boissiera : mémoires de botanique systématique
Herausgeber: Conservatoire et Jardin Botaniques de la Ville de Genève
Band: 27 (1978)

Artikel: Contribution à l'étude phyto-écologique et floristique du Vallon de la Rocheure (Parc National de la Vanoise)
Autor: Amandier, Louis / Gasquez, Jacques
Kapitel: 6: La végétation et le milieu
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-895586>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 26.12.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

6. La végétation et le milieu

6.1. Introduction

Pour analyser ou pour comparer entre eux les 188 relevés ou éléments de relevés réalisés en trois campagnes de terrain, il est très difficile d'utiliser des méthodes de classement et de calcul manuels. L'ordinateur apparaît donc comme un outil très utile. Il devient même indispensable, grâce à sa rapidité de calcul, dès que l'on veut mettre en œuvre des méthodes mathématiques élaborées, adaptées au traitement des données écologiques. Les méthodes utilisées ici se répartissent en deux familles:

- méthodes analytiques, permettant d'étudier le "comportement" de chaque espèce recensée vis-à-vis de chaque variable écologique observée (profils écologiques);
- méthodes globales, permettant d'exprimer une représentation spatiale simplifiée du nuage multidimensionnel des données floristiques et mésologiques (analyse factorielle des correspondances).

Cependant, avant de mettre en œuvre les divers traitements informatiques, il est indispensable de coder les données de terrain et de les transcrire sur un support informatique approprié. Nous décrirons succinctement ces diverses opérations.

6.2. Constitution du fichier des données

Les noms des taxons recensés sont codés à l'aide de leur numéro de rang dans le catalogue alphabétique de la flore de Fournier. Cette méthode est provisoire-

ment pratiquée au CEPE-L. Emberger de Montpellier, en attendant la parution complète de flores plus modernes (par exemple: "Flora europaea"). Le code des taxons associé d'une part, à celui de la strate de végétation (cf. Code écologique du CEPE) dans laquelle ils ont été recensés, et d'autre part, à celui de leur pourcentage de recouvrement, est alors transcrit sur un bordereau qui permet la perforation sur carte mécanographique (type 80 colonnes). L'ensemble des données floristiques de chaque relevé constitue le fichier CDR (*Cartes Détail Relevés*). Les états ou les classes des variables du milieu étant, pour la plupart, précodés sur le formulaire de relevé, il suffit de perforer les chiffres correspondants. Seules certaines variables notées en clair sur le formulaire d'inventaire doivent être codées *a posteriori*. Les données du milieu de chaque relevé phyto-écologique constituent le fichier CMR (*Cartes Maîtresses Relevés*). Une tabulation du fichier CMR donne la répartition des relevés dans chacune des classes de toutes les variables considérées (profils d'ensemble). A ce niveau, le phyto-écologue doit intervenir pour regrouper logiquement certaines classes insuffisamment échantillonnées avec leurs voisines, ou même les éliminer si elles sont peu significatives. Cette opération de contrôle permet, en outre, de déceler la plupart des erreurs résiduelles liées à la codification ou à la perforation. Le fichier de cartes perforées est alors chargé sur disque magnétique, prêt à recevoir les divers programmes de traitement. Il est intégré à la base de données du CEPE-L. Emberger, à la disposition d'éventuels utilisateurs.

6.3. L'interprétation phytosociologique

6.3.1. Introduction

L'intérêt de l'identification des groupements végétaux du Vallon de la Rocheure réside dans le fait que les unités ainsi décrites s'inscrivent dans un système de référence à caractère suffisamment général. Cela permet de situer le territoire étudié dans la région et de faire des comparaisons avec les régions voisines.

Au niveau de l'inventaire phytosociologique, la méthode mise en œuvre présente l'avantage d'être générale et de faire appel exclusivement à la composition floristique des phytocénoses pour caractériser les stations. La méthode phytosociologique d'inventaire de la végétation peut être appliquée à divers niveaux de perception; cela dépend de la surface du territoire étudié et des types de relation recherchés avec la végétation des territoires affines. Nous avons décidé de définir comme unités de base, les alliances en présence, sans chercher à reconnaître, ni nommer, les associations appartenant à chacune d'elles. Ce travail a été facilité d'une part, par l'existence de la clé des classes, ordres et alliances phytosociologiques de Guinochet (1970) et, d'autre part, par le fait qu'il nous a semblé que l'alliance était l'unité la plus apte à permettre la comparaison de données phytosociologiques au niveau régional. En effet, la définition et la reconnaissance d'associations nous auraient obligatoirement conduits à étudier souvent des unités plus fines (sous-associations et faciès) dont la valeur n'aurait été que très locale. Nous avons donc préféré utiliser le cadre plus général des alliances phytosociologiques en signalant les situations particulières qui pourraient justifier des études locales

plus approfondies. De plus, l'étude des relations de la végétation et du milieu par le calcul des informations mutuelles (voir paragraphe 6.4.) donne, au niveau local, des indications analytiques probablement plus précises quant à la définition de stations reconnaissables sur le terrain. Les hypothèses émises sur la base du classement des relevés et les résultats obtenus ont été vérifiées lors de l'établissement d'une carte phytosociologique du Vallon de la Rocheure à l'échelle 1/25 000. Cette représentation graphique a l'avantage de visualiser ainsi les relations spatiales qui existent entre les différentes alliances (cf. chapitre 7).

6.3.2. *Traitement des données phytosociologiques*

6.3.2.1. *Méthodes*

Le présent travail n'ayant pas pour but l'étude phytosociologique fine du territoire, le traitement des données phytosociologiques a été conduit selon une approche globale, à l'aide de méthodes de calcul appropriées. Ainsi, nous avons d'abord procédé à des classements non dirigés en regroupant des points sur des diagrammes d'analyse et en cherchant ensuite la correspondance des points avec les espèces; cette démarche permet de diminuer le risque des biais subjectifs introduits par une analyse strictement dirigée. Pour atteindre nos objectifs, nous avons utilisé l'analyse factorielle des correspondances (Cordier 1965; Benzécri 1966). Cette méthode d'ordination permet de comparer simultanément tous les éléments de deux ensembles (ici, les relevés et les espèces). Les résultats sont fournis sous la forme de diagrammes bidimensionnels qui sont une représentation avec le minimum de perte d'information des ressemblances entre les éléments de chaque ensemble. Ceux-ci sont définis par leurs proximités calculées à partir de leurs probabilités de s'associer aux mêmes éléments de l'autre ensemble (Romane 1972).

Dans la pratique, l'interprétation des résultats consiste, en travaillant avec trois ou quatre axes à la fois, à isoler des groupes de points qui se déplacent simultanément par rapport aux autres éléments de l'ensemble; ceux-ci constituent un groupe que l'on peut individualiser du reste. Par ailleurs, cette analyse permet de représenter les deux ensembles de points (relevés et espèces) d'une façon totalement comparable, ce qui introduit une correspondance directe entre un groupe de relevés et le groupe d'espèces qui a permis de le définir, ou *vice versa*. L'ensemble de nos relevés recouvrant un grand nombre de milieux largement distribués en altitude, a dû être traité à plusieurs reprises pour obtenir une discrimination suffisante dans chaque groupe isolé (Guinochet 1973). Nous avons procédé en deux étapes: en premier lieu, une analyse globale de tous les relevés puis, après avoir extrait une partie différenciée, le reste a été traité une nouvelle fois. A chaque fois, nous avons toujours fait correspondre un groupe de relevés à un groupe d'espèces. Pour ces derniers, nous avons recherché les espèces qui présentent un intérêt phytosociologique certain, ce qui nous a permis de donner une signification aux groupes de relevés. Enfin, l'interprétation topologique des diagrammes peut permettre de dégager des relations d'ordre entre les différents groupes.

Avant d'entrer dans le détail des interprétations que nous pouvons proposer, il est souhaitable de donner, ci-après, un aperçu des connaissances phytosociologiques disponibles. Au niveau local, la bibliographie phytosociologique est assez

réduite; citons, entre autres, les travaux de Barry (1960), Gensac (1972b) et Claudin & Gensac (1973) qui concernent le Parc de la Vanoise. Delpech (1970, 1971, 1972) a rapporté un certain nombre de données mais uniquement pour les prairies sur lesquelles portent ses recherches expérimentales. Les références régionales concernent des régions situées presque toutes au sud du Galibier (Tinée: Guinochet 1938; Oisans: Quantin & Nétien 1940; Nègre 1950); plus au nord, citons Pairaudeau (1960) qui a étudié la région des Aravis. Pratiquement, nous ferons surtout appel d'une part, à Braun-Blanquet (1954) qui a fourni une synthèse de toutes les données antérieures et, d'autre part, à la clé des classes, ordres et alliances de Guinochet (1970). Telles sont donc les références générales qui nous permettront de situer notre analyse phytosociologique de la végétation du Vallon de la Rocheure.

6.3.2.2. Principaux résultats

a) Analyse d'ensemble

La première analyse a donc porté sur l'ensemble des 188 listes d'espèces ou relevés. Cependant, nous n'avons retenu que les 444 espèces présentes plus de cinq fois sur 188 afin de ne pas trop alourdir la matrice sur laquelle figurent les coefficients d'abondance-dominance pour chaque espèce. Cette analyse a mis en évidence trois groupes de relevés, l'un de 12 relevés, le second de 29 relevés, enfin un troisième groupe de 147 relevés. La densité de ce dernier a nécessité la réalisation d'une seconde analyse après élimination des deux premiers groupes. Les deux premiers ensembles dégagés correspondent l'un à des relevés de marais, l'autre à des relevés de stations propres à l'étage subalpin.

C'est certainement le grand nombre d'espèces strictement liées à la présence de l'eau dans le sol qui a isolé le groupe I. Cependant, le faible nombre de relevés analysés par groupement est certainement responsable de l'éclatement de ce groupe et de la difficulté de relier les relevés de chaque alliance. Les 12 relevés qui constituent ce groupe correspondent à 5 alliances de marais et d'eaux circulantes (cf. annexe IV, A). Le relevé n° 1620 correspond au *Calthion* Tüxen, 1937, qui représente les groupements de stations inondées, généralement à plus basse altitude. L'ensemble des relevés n°s 180, 200, 552 et 90 appartient au *Cratoneurion commutati* Koch, 1928; il rassemble les stations des sources calcaires. Trois relevés (n°s 100, 110 et 1650) peuvent être rattachés au *Caricion fuscae* Koch, 1926; ils représentent les bas marais acidophiles. Trois autres (n°s 640, 551 et 1640) correspondent aux marais alcalins et font donc partie du *Caricion davallianae* Klika, 1934. Enfin, malgré sa proximité avec les relevés du *Cratoneurion commutati* Koch, 1928, dont il possède plusieurs espèces, nous isolons le relevé n° 230, car il s'agit en fait d'une station de laisse de torrent que nous avons rapportée au *Caricion bicoloris atrofuscae* Nordhagen, 1936.

Le groupe II est constitué de 29 relevés de stations subalpines. Ceux-ci se différencient en plusieurs sous-groupes (cf. fig. 15 et 16; annexe IV, A) correspondant à 7 alliances. On distingue d'une part, des relevés d'aulnaies (n°s 470 et 1200) rattachés à l'*Adenostylion alliariae* Br.-Bl., 1925; et, d'autre part, à proximité, des relevés (n°s 440, 560 et 1060) issus de prairies de fauches sur stations fraîches, appartenant au *Trisetum-Polygonion bistorti* Br.-Bl. & Tüxen, 1943. Un sous-groupe de 4 relevés (n°s 830, 460, 1610 et 1050) se définit très bien par de nombreuses espèces caractéristiques du *Festucion variae* Br.-Bl., 1925. Les sous-

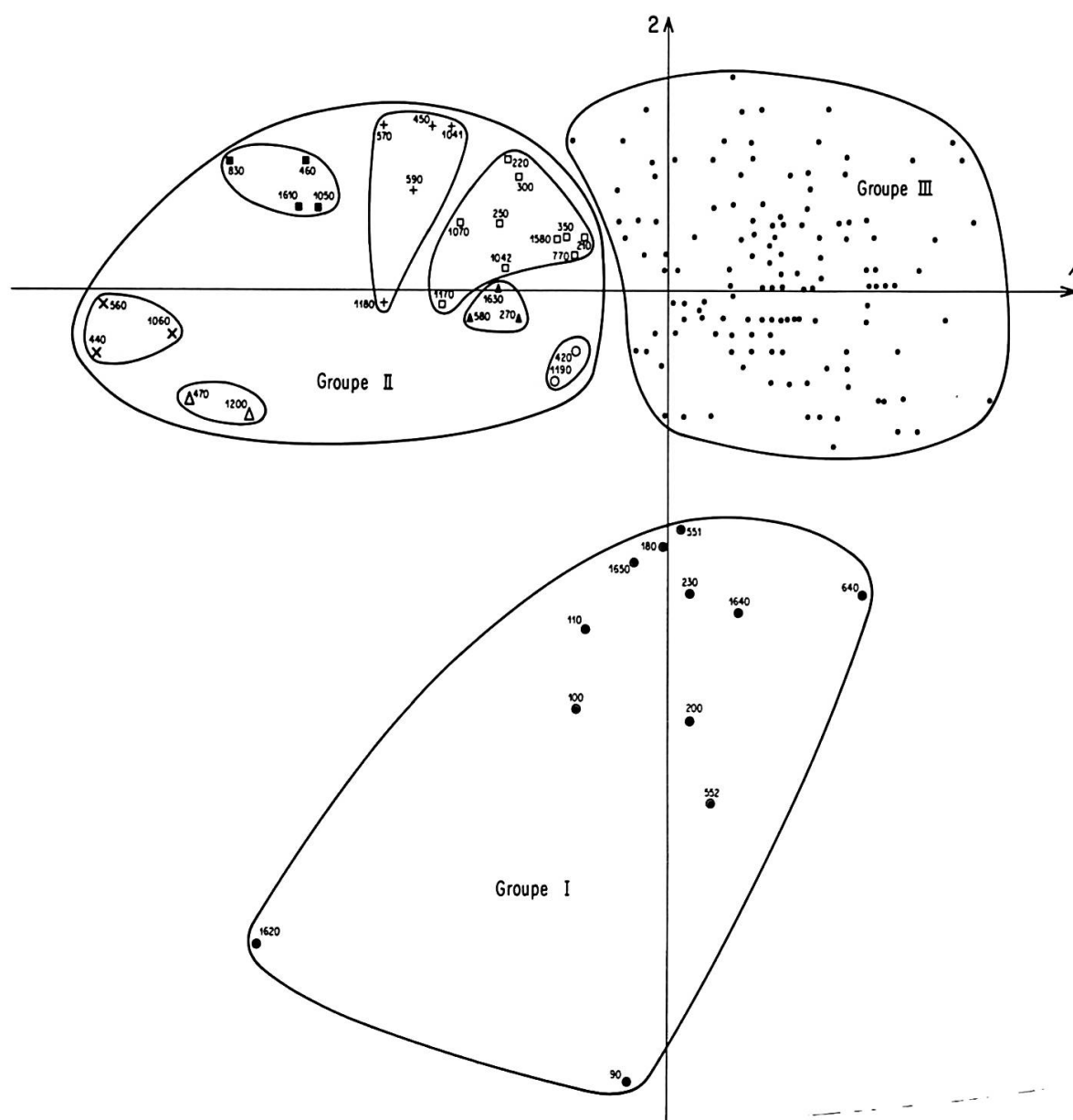


Fig. 15. — Diagramme selon les axes 1-2 de l'analyse factorielle des correspondances pour l'ensemble des relevés (188) et des espèces retenues (444) (cf. annexes I et IV, A).

groupes suivants sont moins bien individualisés: deux sous-groupes assez importants représentent l'un (relevés n°s 1180, 590, 570, 450 et 1041) des pelouses thermophiles et calciphiles que nous avons rapportées au *Seslerion varia* Br.-Bl., 1925; et l'autre (relevés n°s 1170, 1042, 1070, 250, 220, 300, 1580, 350 et 770) représente un ensemble assez mal défini de prairies mésophiles qui se rapprochent du *Caricion ferrugineae* Br.-Bl., 1931. Enfin, trois relevés (n°s 580, 270 et 1630) de prairies eutrophisées ou de reposoirs à bestiaux font partie du *Chenopodion subalpinum* Br.-Bl., 1948, et deux relevés (n°s 470 et 1200) de rhodoraie typique doivent être rapportés au *Vaccinio-Piceion* Br.-Bl., 1938. La position des relevés dans le diagramme des axes 1 et 2 semble indiquer que l'axe 1 correspond à

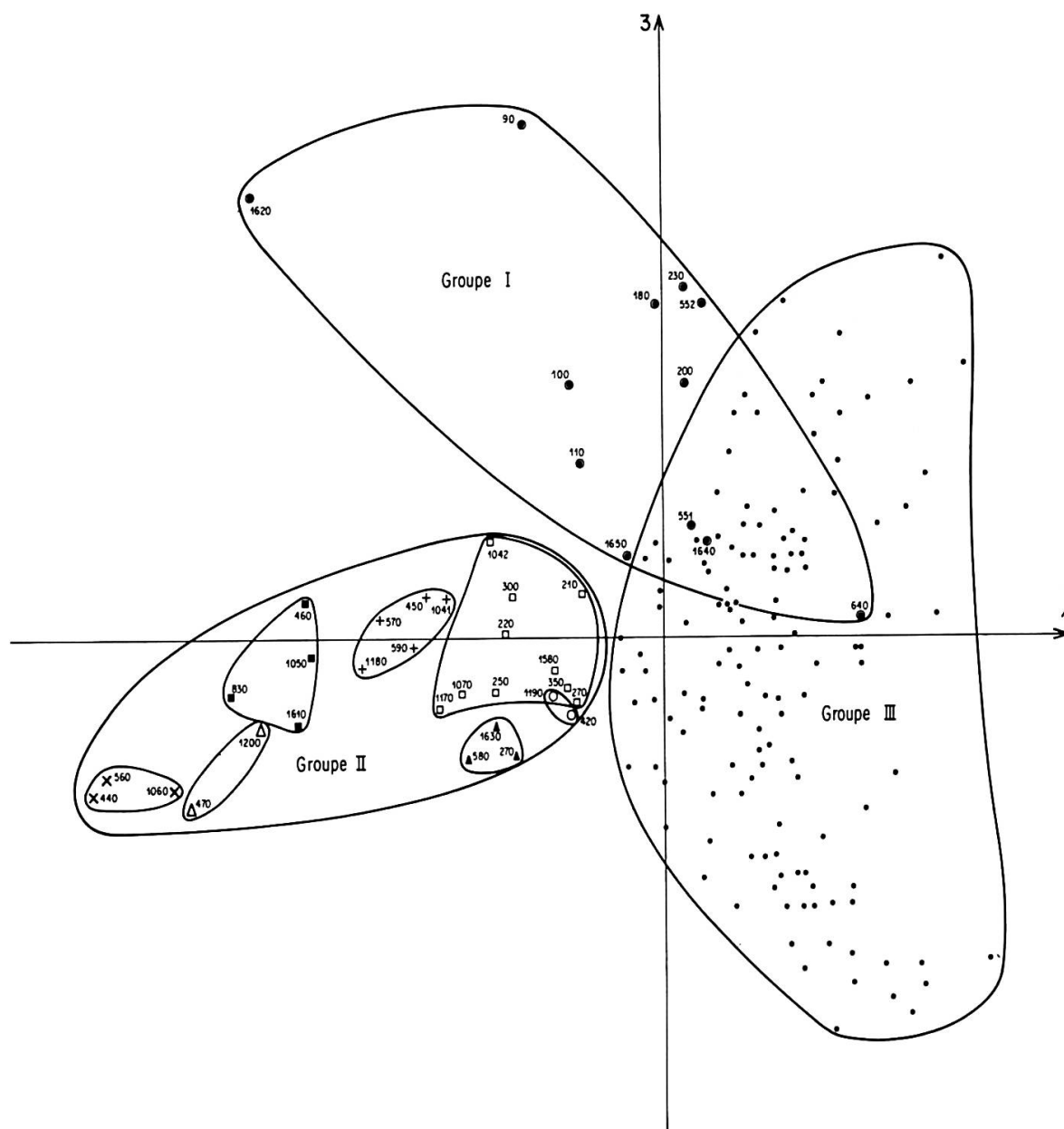


Fig. 16. — Diagramme selon les axes 1-3 de l'analyse factorielle des correspondances pour l'ensemble des relevés (188) et des espèces retenues (444) (cf. annexes I et IV, A).

un gradient altitudinal. En effet, les groupes les plus négatifs appartiennent à deux alliances typiquement subalpines (*Trisetum-Polygonum bistorti* Br.-Bl. & Tüxen, 1943; *Festucion variaie* Br.-Bl., 1925). Les autres groupes représentent des alliances dont l'extension se poursuit à l'étage alpin. Les relevés du *Vaccinio-Piceion* Br.-Bl., 1938, sont dans une position moyenne qui les situe certainement à proximité des rhodoraies appauvries se développant plus haut en altitude et des landes du *Loiseleurio-Vaccinion* Br.-Bl., 1926, de l'alpin inférieur. La position intermédiaire des relevés du *Chenopodium subalpinum* Br.-Bl., 1948, indique soit que ces stations sont azonales, soit que le nombre d'espèces caractéristiques est très réduit, ce qui a tendance à les rapprocher du point d'origine du diagramme.

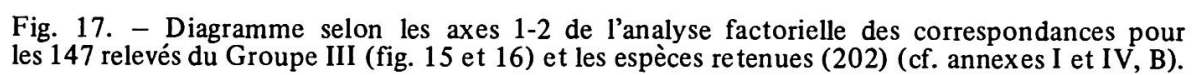
Le groupe III (147 relevés) qui a fait l'objet d'une analyse plus détaillée est principalement constitué de groupements de l'étage alpin. Cependant, malgré la présence de relevés du *Caricion ferrugineae* Br.-Bl., 1931, et du *Seslerion variaie* Br.-Bl., 1925, dans le groupe II, il n'est pas exclu que l'on puisse retrouver des relevés rapportés à ces alliances à l'étage alpin.

b) Analyse détaillée du groupe III

Les 147 relevés du groupe III issus de l'analyse globale ont été traités, en tenant compte des 202 espèces présentes plus de 4 fois. Le pourcentage d'inertie pris en compte par les cinq premiers axes factoriels n'est pas très élevé; seuls les trois premiers ont une participation supérieure à 5%; par conséquent, nous tiendrons essentiellement compte de ces trois axes. L'observation simultanée des images obtenues sur les diagrammes des axes 1-2 et 1-3 (fig. 17 et 18) conduit à définir des groupes de relevés, puis des groupes d'espèces qui leur sont associés (annexe IV, B), à partir desquels nous avons cherché à identifier les espèces caractéristiques d'unités phytosociologiques en confrontant nos résultats avec des données générales (Braun-Blanquet 1954; Guinochet 1970). Le diagramme des axes 1-2 (fig. 17) scinde les 147 relevés en huit unités dont l'une, très étalée, est divisée en trois. D'autre part, le groupe le plus proche de l'origine est en réalité composite, car dans le diagramme des axes 1-3 (fig. 18) il éclate en quatre parties. Dans le diagramme des axes 1-2 (fig. 17 et annexe IV, B) l'axe 1 permet d'opposer les combes à neige sur substrats acides du *Salicion herbaceae* Br.-Bl., 1926, aux éboulis calcaires (groupe 10)¹ du *Thlaspion rotundifolii* Br.-Bl., 1926. Entre ces deux extrêmes, on peut reconnaître quelques relevés (groupe 2) du *Caricion ferrugineae* Br.-Bl., 1931, et un petit groupe (groupe 5) apparenté à l'*Arabidion coeruleae* Br.-Bl., 1926. Les groupes 4 et 11, difficiles à séparer, correspondent respectivement au *Caricion curvulae* Br.-Bl., 1925, et au *Festucion variaie* Br.-Bl., 1925; cette difficulté de séparer ces 2 groupes provient peut-être du fait qu'à la limite entre le subalpin et l'alpin, il est difficile de placer une frontière précise entre les deux groupements. Assez près de l'origine du diagramme s'individualise un groupe (groupe 3) que l'on peut rapporter au *Nardion* Br.-Bl., 1926. Les relevés les plus individualisés par l'axe 2 appartiennent au *Thlaspion rotundifolii* Br.-Bl., 1926; la discrimination s'effectue selon un gradient de fixation de l'éboulis et de fermeture de la couverture végétale. Les relevés les plus négatifs correspondent aux éboulis les plus mobiles à *Geum reptans* L.; puis un groupe central est caractérisé par *Cerastium latifolium* L., *Petrocallis pyrenaica* (L.) R. Br. et *Linaria alpina* (L.) Miller; enfin, quelques relevés sur des sols à éléments plus fins et moins mobiles, sont caractérisés par *Gypsophila repens* L., *Galium helveticum* Weigel et *Campanula cochleariifolia* Lam.

Malgré leur faible participation, il est possible de rechercher une signification écologique aux axes des diagrammes de l'analyse factorielle. L'axe 1 pourrait représenter un gradient de pH, depuis les positions acides du *Salicion herbaceae* Br.-Bl., 1926, jusqu'aux situations basiques du *Thlaspion rotundifolii* Br.-Bl., 1926.

¹ Nous avons provisoirement considéré que tous les éboulis basiques (sur calcaires et sur schistes) appartenaient à l'alliance du *Thlaspion rotundifolii* Br.-Bl., 1926, bien que nous n'ayons jamais rencontré *Thlaspi rotundifolium* (cf. section 7.2).



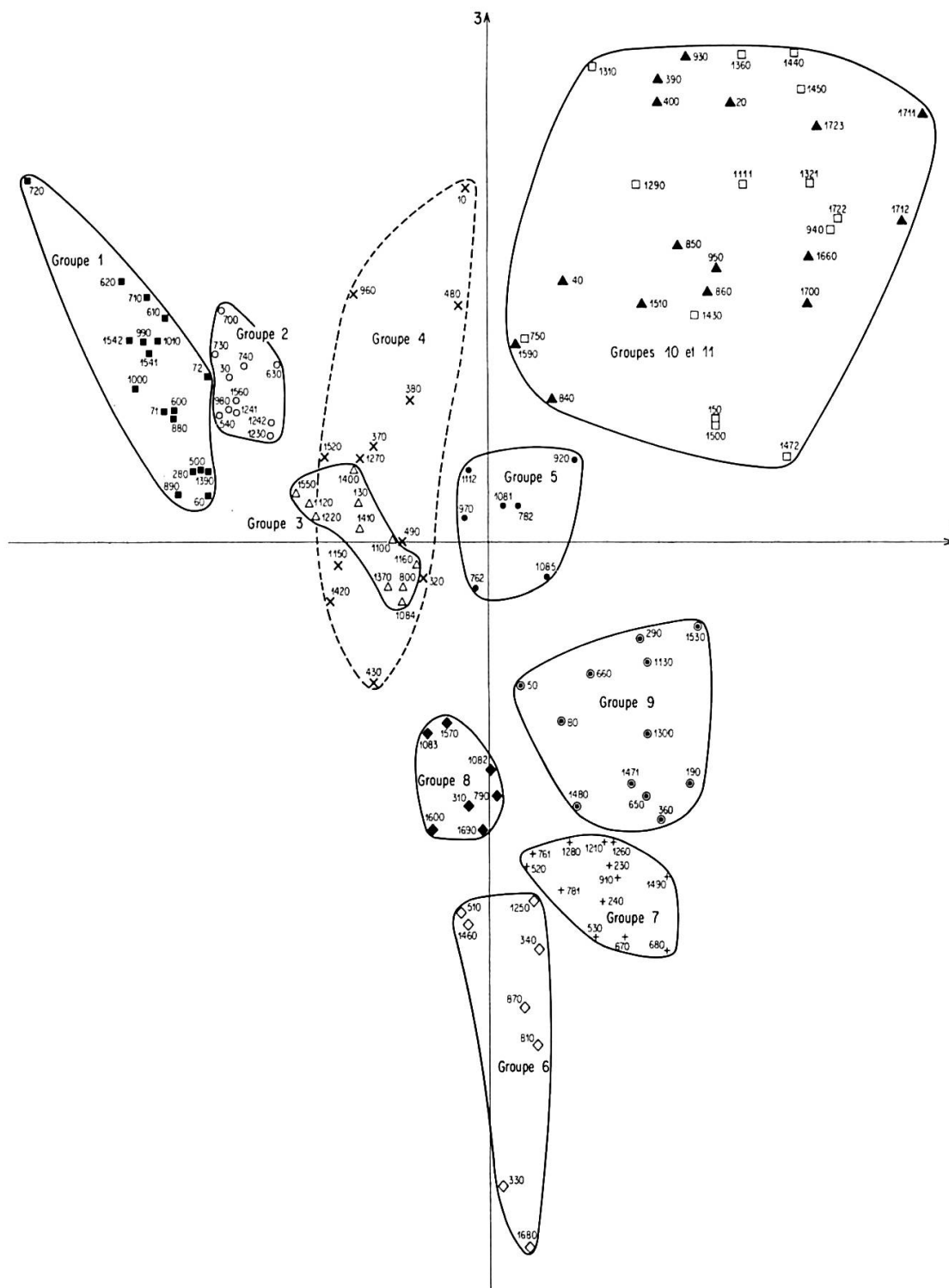


Fig. 18. — Diagramme selon les axes 1-3 de l'analyse factorielle des correspondances pour les 147 relevés du Groupe III (fig. 15 et 16) et les espèces retenues (202) (cf. annexes I et IV, B).

L'axe 2 semble indiquer assez nettement le degré d'évolution du substrat; il suggère ainsi la distribution des relevés depuis le *Thlaspion rotundifolii* Br.-Bl., 1926, jusqu'au *Festucion variaie* Br.-Bl., 1925, qui représente ici les pelouses rases et thermophiles de l'alpin inférieur. L'observation du diagramme des axes 1-3 (fig. 18) permet de découvrir quatre nouveaux groupes qui se trouvaient précédemment confondus. Le groupe 6 est formé de relevés représentant le *Loiseleurio-Vaccinion* Br.-Bl., 1926. Quelques relevés (groupe 7) de stations d'écologie comparable, mais situées à une altitude plus élevée, appartiennent à l'*Oxytropo-Elynion* Br.-Bl., 1948. Un groupe plus important (groupe 8) est constitué par des relevés représentant le *Seslerion variaie* Br.-Bl., 1925. Entre ces trois unités se dégage un groupe de relevés (groupe 8) appartenant à l'*Arabidion coeruleae* Br.-Bl., 1926. Cependant, la composition floristique (*Salix reticulata* L., *Salix retusa* L., *Veronica aphylla* L., *Carex ornithopoda* Willd.) de ces stations et leur écologie (ces relevés se situent généralement sur des loupes de solifluxion faiblement colonisées) qui se différencient bien des combes à neige sur calcaire de l'*Arabidion coeruleae* Br.-Bl., 1926, contribuent largement à les rapprocher des stations bien exposées de l'*Oxytropo-Elynion* Br.-Bl., 1948.

Le troisième axe est assez délicat à interpréter; cependant, on peut remarquer qu'il isole les différentes alliances selon un gradient d'exposition de la station opposant les pelouses ventées du *Loiseleurio-Vaccinion* Br.-Bl., 1926, à celles, plus abritées, du *Festucion variaie* Br.-Bl., 1925. Cette hypothèse pourrait ainsi peut-être expliquer l'éclatement du groupe du *Caricion curvulae* Br.-Bl., 1925, dont l'amplitude écologique en altitude est assez large.

6.4. L'interprétation analytique de l'information phyto-écologique

6.4.1. Profils écologiques

La répartition des présences d'une espèce *E* dans les diverses classes d'un facteur *L*, constitue le profil écologique de l'espèce *E* pour le facteur *L*. Cette distribution rend compte du "comportement" de cette espèce vis-à-vis des divers états du facteur envisagé (Godron 1968; Daget & al. 1972). Plusieurs types de profils écologiques peuvent être établis à partir d'un ensemble de relevés:

- le profil des fréquences absolues est établi à partir du nombre de présences, ou d'absences, de l'espèce *E* dans chacune des classes du facteur *L*;
- le profil des fréquences relatives: dans chaque classe *K*, le nombre des présences *U(K)* ou d'absences *V(K)* de l'espèce *E* est rapporté à l'effectif *R(K)* des relevés présents dans la classe *K*;
- le profil des fréquences corrigées: pour diminuer les écarts entre les profils des espèces rares et ceux des espèces fréquentes, il a été proposé un indice appelé "indice de fréquence corrigée"; il est obtenu en pondérant les fréquences relatives

		FACTEUR L						Ensemble des relevés
		Classe 1	Classe 2	...	Classe K	...	Classe NK	
ESPÈCE E	Profil d'ensemble	R (1)	R (2)	...	R (K)	...	R (NK)	$NR = \sum_1^{NK} R(K)$
	Profil des fréquences absolues	U (1)	U (2)	...	U (K)	...	U (NK)	$\sum_1^{NK} U(K) = U(E)$
		V (1)	V (2)	...	V (K)	...	V (NK)	$\sum_1^{NK} V(K) = V(E)$
	Profil des fréquences relatives	$\frac{U(1)}{R(1)}$	$\frac{U(2)}{R(2)}$...	$\frac{U(K)}{R(K)}$...	$\frac{U(NK)}{R(NK)}$	$\frac{\sum_1^{NK} U(K)}{\sum_1^{NK} R(K)} = \frac{U(E)}{NR}$
		$\frac{V(1)}{R(1)}$	$\frac{V(2)}{R(2)}$...	$\frac{V(K)}{R(K)}$...	$\frac{V(NK)}{R(NK)}$	$\frac{\sum_1^{NK} V(K)}{\sum_1^{NK} R(K)} = \frac{V(E)}{NR}$
	Profil des fréquences corrigées	$\frac{U(1)}{R(1)} \cdot \frac{NR}{U(E)}$	$\frac{U(2)}{R(2)} \cdot \frac{NR}{U(E)}$...	$\frac{U(K)}{R(K)} \cdot \frac{NR}{U(E)}$...	$\frac{U(NK)}{R(NK)} \cdot \frac{NR}{U(E)}$	$\frac{U(E)}{NR} \cdot \frac{NR}{U(E)} = 1$
		$\frac{V(1)}{R(1)} \cdot \frac{NR}{V(E)}$	$\frac{V(2)}{R(2)} \cdot \frac{NR}{V(E)}$...	$\frac{V(K)}{R(K)} \cdot \frac{NR}{V(E)}$...	$\frac{V(NK)}{R(NK)} \cdot \frac{NR}{V(E)}$	$\frac{V(E)}{NR} \cdot \frac{NR}{V(E)} = 1$

Fig. 19. — Profils écologiques d'une espèce E pour un facteur écologique L (in Guillermin (1969) repris par Daget & al. 1972).

des présences $\left(\frac{U(K)}{R(K)}\right)$ ou des absences $\left(\frac{V(K)}{R(K)}\right)$

de l'espèce E dans chaque classe K du facteur L , par l'inverse de la fréquence relative moyenne

des présences $\left(\frac{NR}{U(E)}\right)$ ou des absences $\frac{NR}{V(E)}$

de l'espèce dans l'ensemble des relevés NR (cf. fig. 19).

Le profil écologique des fréquences corrigées qui tient compte de la fréquence moyenne de l'espèce dans l'ensemble des relevés permet de déceler les similitudes écologiques de "comportement" qui n'apparaissent pas au seul examen des profils des fréquences absolues.

Si la fréquence corrigée $\frac{UK}{R(K)} \cdot \frac{NR}{U(E)}$ est égale à 1, c'est que $U(K) = U(E) \cdot \frac{R(K)}{NR}$ c'est-à-dire que la fréquence absolue des présences de l'espèce est strictement proportionnelle à l'effectif des relevés $R(K)$; on considère alors que l'espèce est indifférente à la classe K .

Si la fréquence corrigée est supérieure, ou inférieure à 1, l'espèce est plus souvent, ou moins souvent, présente dans la classe K que dans l'ensemble des relevés. Elle est alors *sensible* à la classe K . Des tests statistiques permettent de montrer à partir de quel seuil de probabilité l'inégalité de répartition des présences est significative (profils indicés: Gauthier & al., sous presses).

L'ordinateur reçoit l'instruction de n'imprimer que les 50 meilleurs profils écologiques pour chaque facteur, afin de limiter le volume des sorties et de ne pas s'encombrer de résultats *a priori* peu significatifs. La théorie de l'information permet en effet de classer les profils par rang décroissant de contenu informatif. L'ordinateur effectue le calcul de la quantité d'information apportée par l'observation de la présence — ou de l'absence — d'une espèce vis-à-vis des états ou des classes d'un facteur écologique. Cette quantité, qui exprime la *valeur indicatrice* de l'espèce, est appelée *information mutuelle espèce-facteur* (fig. 20).

$$\hat{I}(LE) = \sum_1 \frac{UK}{NR} \log_2 \frac{UK}{RK} \cdot \frac{NR}{UE} + \sum_1 \frac{VK}{NR} \log_2 \frac{VK}{RK} \cdot \frac{NR}{VE}$$

Les 50 meilleurs profils écologiques doivent ensuite être ordonnés suivant l'axe de variation du facteur. La figure 21a donne l'exemple de l'interprétation du facteur "pH du premier horizon du sol". Les espèces, dont les exigences écologiques vis-à-vis du facteur considéré sont identiques, forment des groupes d'espèces indicatrices généralement imbriqués en "écaillés" (Godron 1967). Sur la figure 21a, les "écaillés" indiquent des seuils de pH situés entre 5,5 et 6, entre 6 et 6,5, entre 6,5 et 7, entre 7,5 et 8. Si la lecture des profils se fait dans l'autre sens, il apparaît que le seuil de neutralité (entre 6,5 et 7) est écologiquement très important. Il est lié à la teneur en calcaire actif du sol et à la saturation du complexe absorbant par le calcium, tous facteurs essentiels pour la nutrition des végétaux. Les calculs d'information mutuelle ont été effectués pour l'ensemble des facteurs rapportés dans l'annexe III; pour la clarté de la lecture, nous n'avons fait figurer que l'inter-

FACTEUR		Nb. de classes	Entropie - facteur	Nb. de relevés	C L A S S E S										
pH du premier horizon		8	2, 837	184	très acide - 4,5		5,0	acide 5,5		6,0	neutre 6,5		7,0	basique 7,5 8,0+	
rang des espèces	Nom des espèces	Fréquence absolue des présences	Entropie - espèce	Information mutuelle espèce - facteur	PROFIL D'ENSEMBLE										
					15	11	19	42	21	32	40	34			
					PROFILS CORRIGÉS										
1	<i>Saxifraga oppositifolia</i>	48	0,828	0,269	0	0	40	18	54	155	344	214			
2	<i>Geum montanum</i>	54	0,873	0,243	272	216	179	129	97	21	0	10			
3	<i>Sesleria caerulea</i>	62	0,922	0,203	0	0	46	70	56	176	237	157			
4	<i>Alchimilla pentaphyllea</i>	28	0,615	0,198	394	238	242	109	0	20	0	0			
5	<i>Nardus stricta</i>	45	0,802	0,176	190	185	193	165	97	12	0	12			
6	<i>Campanula cochleariifolia</i>	25	0,573	0,163	0	0	0	35	0	183	73	303			
7	<i>Plantago alpina</i>	51	0,852	0,161	192	131	227	137	103	33	0	21			
8	<i>Potentilla aurea</i>	60	0,911	0,153	81	139	177	146	175	47	0	27			
9	<i>Anthoxanthum alpinum</i>	52	0,859	0,151	165	160	167	151	134	44	0	10			
10	<i>Veronica bellidioides</i>	23	0,544	0,148	266	290	294	114	38	0	0	0			
11	<i>Sibbaldia procumbens</i>	40	0,755	0,141	122	292	242	120	65	57	0	13			
12	<i>Alopecurus gerardi</i>	25	0,573	0,136	441	66	193	105	70	0	0	43			
13	<i>Polytrichum sexangulare</i>	27	0,602	0,129	408	185	143	81	0	21	0	100			
14	<i>Salix reticulata</i>	25	0,573	0,125	0	0	0	70	35	206	441	108			
15	<i>Leontodon hispidus</i>	62	0,921	0,116	197	53	187	98	98	111	0	43			
16	<i>Gnaphalium supinum</i>	26	0,588	0,115	424	128	186	67	101	22	70	20			
17	<i>Trifolium nivale</i>	40	0,755	0,110	61	41	121	175	219	57	0	27			
18	<i>Hieracium peletierianum</i>	19	0,479	0,108	0	0	152	230	230	30	0	0			
19	<i>Ranunculus pyrenaicus</i>	21	0,512	0,106	350	0	184	125	166	0	0	25			
20	<i>Thymus alpestris</i>	29	0,629	0,105	0	0	0	120	241	99	0	149			

Fig. 20. — Exemple de calculs destinés à l'établissement du profil d'ensemble et des profils corrigés: cas du facteur "pH du premier horizon" pour les 20 espèces apportant le plus d'information mutuelle espèce-facteur.

pH du premier horizon du sol	C L A S S E S								
	très acide		acide		neutre		basique		
	<4,5	5,0	5,5	6,0	6,5	7,0	7,5	8,0>	
<i>Polytrichum sexangulare</i>									A C I D O P H I L E S
<i>Senecio incanus</i>									
<i>Sedum alpestre</i>									
<i>Geum reptans</i>									
<i>Alchimilla pentaphyllea</i>									
<i>Nardus stricta</i>									
<i>Veronica bellidiodēs</i>									
<i>Sibbaldia procumbens</i>									
<i>Avena versicolor</i>									
<i>Luzula spicata</i>									
<i>Alopecurus gerardi</i>									N E U T R O P H I L E S
<i>Veronica fruticans</i>									
<i>Juncus jacquini</i>									
<i>Plantago alpina</i>									
<i>Anthoxanthum alpinum</i>									
<i>Gnaphalium supinum</i>									
<i>Ranunculus pyrenaicus</i>									
<i>Potentilla aurea</i>									
<i>Gregoria vitaliana</i>									
<i>Trifolium nivale</i>									
<i>Hieracium peletierianum</i>									
<i>Potentilla grandiflora</i>									
<i>Gentiana kochiana</i>									
<i>Carex caryophyllea</i>									
<i>Astragalus campestris</i>									
<i>Polygonum viviparum</i>									
<i>Anthyllis alpestris</i>									
<i>Pedicularis verticillata</i>									
<i>Biscutella levigata</i>									
<i>Bartsia alpina</i>									
<i>Silene acaulis</i>									
<i>Festuca varia</i>									
<i>Galium helveticum</i>									
<i>Saxifraga oppositifolia</i>									
<i>Sesleria cœrulea</i>									
<i>Salix reticulata</i>									
<i>Helianthemum alpestre</i>									
<i>Sedum atratum</i>									
<i>Dryas octopetala</i>									
<i>Salix retusa</i>									
<i>Herniaria alpina</i>									
<i>Campanula cochleariifolia</i>									
<i>Petrocallis pyrenaica</i>									
<i>Carex rupestris</i>									

Exemples de profils écologiques corrigés: ordination des groupes d'espèces en fonction des classes de facteurs.

Fig. 21a. — "pH du premier horizon".

Altitude	C L A S S E S											
	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56
<i>Crepis conizaefolia</i>												
<i>Trisetum flavescens</i>												
<i>Polygonum bistorta</i>												
<i>Achillea tanacetifolia</i>												
<i>Campanula rhomboidalis</i>												
<i>Onobrychis viciifolia</i>												
<i>Rumex arifolius</i>												
<i>Briza media</i>												
<i>Helianthemum ovatum</i>												
<i>Chrysanthemum leucanthemum</i>												
<i>Polygala alpestris</i>												
<i>Trifolium repens</i>												
<i>Carlina acaulis</i>												
<i>Carex sempervirens</i>												
<i>Plantago serpentina</i>												
<i>Dryas octopetala</i>												
<i>Aster bellidiastrum</i>												
<i>Juniperus communis</i>												
<i>Selaginella spinosa</i>												
<i>Alchimilla vulgaris</i>												
<i>Anthyllis vulneraria</i>												
<i>Cobresia bellardii</i>												
<i>Agrostis rupestris</i>												
<i>Sibbaldia procumbens</i>												
<i>Salix herbacea</i>												
<i>Gnaphalium supinum</i>												
<i>Veronica alpina</i>												
<i>Achillea nana</i>												
<i>Cardamine alpina</i>												
<i>Bupleurum ranunculoïdes</i>												
<i>Carduus defloratus</i>												
<i>Trifolium pratense</i>												
<i>Festuca rubra</i>												
<i>Euphorbia cyparissias</i>												

Classe	Tranche	d'altitude	Classe	Tranche	d'altitude
45	2 000	à 2 250	51	2 500	à 2 550
46	2 250	à 2 300	52	2 550	à 2 600
47	2 300	à 2 350	53	2 600	à 2 650
48	2 350	à 2 400	54	2 650	à 2 700
49	2 400	à 2 450	55	2 700	à 2 750
50	2 450	à 2 500	56	2 750	à 3 000

Fig. 21b. — "Altitude".

Recouvrement de la végétation	C L A S S E S							
	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Arabis alpina</i>								
<i>Saxifraga biflora</i>								
<i>Galium helveticum</i>								
<i>Leontodon montanus</i>								
<i>Linaria alpina</i>								
<i>Saxifraga oppositifolia</i>								
<i>Campanula cochleariifolia</i>								
<i>Veronica alpina</i>								
<i>Trifolium pratense</i>								
<i>Calamintha alpina</i>								
<i>Euphorbia cyparissias</i>								
<i>Festuca macrophylla</i>								
<i>Potentilla grandiflora</i>								
<i>Hieracium peletierianum</i>								
<i>Cetraria islandica</i>								
<i>Pulsatilla vernalis</i>								
<i>Sempervivum arachnoideum</i>								
<i>Cobresia bellardii</i>								
<i>Trifolium thalii</i>								
<i>Potentilla aurea</i>								
<i>Chrysanthemum leucanthemum</i>								
<i>Anthoxanthum odoratum</i>								
<i>Gentiana bavarica</i>								
<i>Leontodon hispidus</i>								
<i>Carex foetida</i>								
<i>Plantago montana</i>								
<i>Lotus corniculatus</i>								
<i>Plantago alpina</i>								
<i>Nardus stricta</i>								
<i>Euphrasia minima</i>								
<i>Sagina linnaei</i>								
<i>Avena versicolor</i>								
<i>Crepis aurea</i>								
<i>Campanula rotundifolia</i>								
<i>Cardamine resedifolia</i>								

Classe	recouvrement	Classe	recouvrement
2	< 9 %	6	36 % à 49 %
3	9 % à 16 %	7	49 % à 64 %
4	16 % à 25 %	8	64 % à 81 %
5	25 % à 36 %	9	81 % à 100 %

Fig. 21c. — "Recouvrement de la végétation".

Humidité apparente de la station	C L A S S E S						
	1	2	3	4	5	6	7
<i>Campanula cochleariifolia</i>							
<i>Aster alpinus</i>							
<i>Sempervivum arachnoideum</i>							
<i>Draba aizoides</i>							
<i>Carex rupestris</i>							
<i>Bupleurum ranunculoïdes</i>							
<i>Hieracium peletierianum</i>							
<i>Leontopodium alpinum</i>							
<i>Senecio doronicum</i>							
<i>Helianthemum italicum</i>							
<i>Festuca varia</i>							
<i>Festuca macrophylla</i>							
<i>Sedum atratum</i>							
<i>Minuartia verna</i>							
<i>Cobresia bellardii</i>							
<i>Pulsatilla vernalis</i>							
<i>Erigeron uniflorum</i>							
<i>Potentilla grandiflora</i>							
<i>Galium asperum</i>							
<i>Achillea nana</i>							
<i>Polygonum viviparum</i>							
<i>Salix reticulata</i>							
<i>Salix herbacea</i>							
<i>Homogyne alpina</i>							
<i>Crataeumeron falcatum</i>							
<i>Alchimilla glaberrima</i>							
<i>Saxifraga aizoides</i>							
<i>Gentiana bavarica</i>							
<i>Crepis aurea</i>							
<i>Arabis bellidifolia</i>							
<i>Deschampsia caespitosa</i>							
<i>Cirsium spinosissimum</i>							
<i>Festuca violacea</i>							
<i>Carex davalliana</i>							
<i>Equisetum palustre</i>							
<i>Salix caesia</i>							
<i>Taraxacum officinale</i>							
<i>Veronica alpina</i>							
<i>Gnaphalium supinum</i>							
<i>Plantago alpina</i>							
<i>Sibbaldia procumbens</i>							
<i>Alchimilla pentaphyllea</i>							

Classes humidité apparente

1 Station très sèche

2 Station sèche

3 Station assez sèche

4 Station moyenne

Classes humidité apparente

5 Station assez humide

6 Station très humide

7 Station extrêmement humide

Fig. 21d. — "Humidité apparente de la station".

Pente	C L A S S E S											
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	11	12
<i>Plantago alpina</i>												
<i>Carex fætida</i>												
<i>Deschampsia caespitosa</i>												
<i>Alchimilla pentaphyllea</i>												
<i>Alopecurus gerardi</i>												
<i>Gnaphalium supinum</i>												
<i>Nardus stricta</i>												
<i>Anthoxanthum odoratum</i>												
<i>Phleum alpinum</i>												
<i>Crepis aurea</i>												
<i>Poa alpina</i>												
<i>Veronica bellidioides</i>												
<i>Festuca macrophylla</i>												
<i>Bupleurum ranunculoides</i>												
<i>Astragalus campestris</i>												
<i>Lotus corniculatus</i>												
<i>Kæleria vallesiana</i>												
<i>Scutellaria alpina</i>												
<i>Galium asperum</i>												
<i>Anthyllis vulneraria</i>												
<i>Potentilla grandiflora</i>												
<i>Helianthemum italicum</i>												
<i>Euphrasia hirtella</i>												
<i>Helianthemum ovatum</i>												
<i>Leontopodium alpinum</i>												
<i>Sesleria caerulea</i>												
<i>Festuca varia</i>												
<i>Globularia cordifolia</i>												
<i>Campanula cochleariifolia</i>												

Classe	pente %
0	de 0% à 0,9%
1	de 1% à 3,9%
2	de 4% à 8,9%
3	de 9% à 15%

Classe	pente %
4	de 16% à 24%
5	de 25% à 35%
6	de 36% à 48%
7	de 49% à 63%

Classe	pente
8	de 64% à 80%
9	de 81% à 99%
11	de 100% à 250%
12	supérieure à 250%

Fig. 21e. — "Pente".

Type d'utilisation	C L A S S E S					
	8	7	5	6	4	3
<i>Saxifraga oppositifolia</i>						
<i>Gentiana verna</i>						
<i>Cobresia bellardii</i>						
<i>Agrostis rupestris</i>						
<i>Festuca varia</i>						
<i>Sesleria caerulea</i>						
<i>Campanula cochleariifolia</i>						
<i>Saxifraga exarata</i>						
<i>Juniperus communis</i>						
<i>Sibbaldia procumbens</i>						
<i>Nardus stricta</i>						
<i>Avena versicolor</i>						
<i>Campanula scheuchzeri</i>						
<i>Hieracium glaciale</i>						
<i>Ranunculus aduncus</i>						
<i>Gentiana kochiana</i>						
<i>Plantago alpina</i>						
<i>Deschampsia caespitosa</i>						
<i>Anthoxanthum odoratum</i>						
<i>Trifolium pratense</i>						
<i>Agrostis vulgaris</i>						
<i>Alchimilla vulgaris</i>						
<i>Crepis conizaefolia</i>						
<i>Silene inflata</i>						
<i>Trisetum flavescens</i>						
<i>Polygonum bistorta</i>						
<i>Ranunculus steveni</i>						
<i>Lathyrus pratensis</i>						
<i>Centaurea uniflora</i>						
<i>Briza media</i>						
<i>Carum carvi</i>						
<i>Trollius europaeus</i>						
<i>Trifolium montanum</i>						
<i>Carduus defloratus</i>						
<i>Helianthemum ovatum</i>						
<i>Onobrychis viciifolia</i>						
<i>Trifolium repens</i>						
<i>Biscutella levigata</i>						
<i>Campanula rhomboidalis</i>						
<i>Rumex arifolius</i>						
<i>Centaurea montana</i>						
<i>Dactylis glomerata</i>						
<i>Phleum pratense</i>						
<i>Tragopogon pratensis</i>						
<i>Veronica chamaedrys</i>						

Classe type d'utilisation

3 Fauche et pâture

4 Pâturage bovin

5 Pâturage ovine

6 Pâturage mixte ovine-bovin

7 Influence des herbivores sauvages

8 Pas d'influences notables

Fig. 21f. — "Type d'utilisation".

Profondeur de la couche meuble	C L A S S E S				
	9	1	2	3	4
<i>Artemisia genepi</i>					
<i>Hutchinsia alpina</i>					
<i>Juniperus communis</i>					
<i>Galium helveticum</i>					
<i>Carex rupestris</i>					
<i>Festuca alpina</i>					
<i>Arabis alpina</i>					
<i>Saxifraga oppositifolia</i>					
<i>Campanula cochleariifolia</i>					
<i>Achillea nana</i>					
<i>Saxifraga exarata</i>					
<i>Herniaria alpina</i>					
<i>Saxifraga biflora</i>					
<i>Doronicum grandiflorum</i>					
<i>Poa minor</i>					
<i>Sedum atratum</i>					
<i>Draba aizoides</i>					
<i>Saxifraga aizoon</i>					
<i>Gentiana campestris</i>					
<i>Luzula spicata</i>					
<i>Euphrasia minima</i>					
<i>Campanula scheuchzeri</i>					
<i>Plantago alpina</i>					
<i>Phleum alpinum</i>					
<i>Nardus stricta</i>					
<i>Alchimilla glaberrima</i>					
<i>Alopecurus gerardi</i>					
<i>Geum montanum</i>					
<i>Plantago montana</i>					
<i>Leontodon hispidus</i>					
<i>Alchimilla pentaphyllea</i>					
<i>Potentilla aurea</i>					
<i>Carex foetida</i>					
<i>Trifolium pratense</i>					
<i>Trisetum flavescens</i>					
<i>Anthoxanthum odoratum</i>					
<i>Crepis aurea</i>					
<i>Gnaphalium supinum</i>					
<i>Sibbaldia procumbens</i>					
<i>Crepis conizaefolia</i>					
<i>Deschampsia caespitosa</i>					
<i>Polygonum bistorta</i>					
<i>Rumex arifolius</i>					

Classe	couche meuble du sol	Classe	couche meuble du sol
1	Sol de 0 à 15 cm	4	Sol de plus de 60cm
2	Sol de 15 à 30 cm	9	Roche affleurante
3	Sol de 30 à 60 cm		

Fig. 21g. — "Profondeur de la couche meuble".

Distribution de la matière organique dans le profil	C L A S S E S				
	0	1	2	3	4
<i>Saxifraga oppositifolia</i>					
<i>Campanula cochleariifolia</i>					
<i>Saxifraga exarata</i>					
<i>Bartsia alpina</i>					
<i>Polygonum viviparum</i>					
<i>Avena versicolor</i>					
<i>Cetraria islandica</i>					
<i>Pulsatilla vernalis</i>					
<i>Alopecurus gerardi</i>					
<i>Sibbaldia procumbens</i>					
<i>Gnaphalium supinum</i>					
<i>Plantago alpina</i>					
<i>Alchimilla pentaphyllea</i>					
<i>Euphrasia minima</i>					
<i>Anthoxanthum odoratum</i>					
<i>Geum montanum</i>					
<i>Alchimilla vulgaris</i>					
<i>Nardus stricta</i>					
<i>Gregoria vitaliana</i>					
<i>Veronica allionei</i>					
<i>Plantago serpentina</i>					
<i>Trifolium pratense</i>					
<i>Carduus defloratus</i>					
<i>Chrysanthemum leucanthemum</i>					
<i>Crepis conizaefolia</i>					
<i>Helianthemum ovatum</i>					
<i>Centaurea uniflora</i>					
<i>Agrostis vulgaris</i>					
<i>Trifolium repens</i>					
<i>Silene inflata</i>					
<i>Avena parlatorei</i>					
<i>Stachys densiflorus</i>					
<i>Campanula rhomboidalis</i>					
<i>Potentilla grandiflora</i>					
<i>Carlina acaulis</i>					
<i>Senecio doronicum</i>					
<i>Trifolium montanum</i>					
<i>Geranium silvaticum</i>					
<i>Festuca rubra</i>					
<i>Pulmonaria angustifolia</i>					
<i>Trisetum flavescens</i>					
<i>Polygonum bistorta</i>					
<i>Rumex arifolius</i>					
<i>Deschampsia caespitosa</i>					

Classe matière organique

0 Pas de matière organique

1 Matière organique fibreuse

2 Fraction organique dominant la fraction minérale

3 Fraction organique dominée par la fraction minérale

4 Matière organique bien répartie dans le profil

Fig. 21h. – “Distribution de la matière organique dans le profil”.

prétation de quelques facteurs qui sont très représentatifs (fig. 21a à 21h). Cependant, la totalité des données et des résultats est disponible au CEPE-L. Emberger.

6.4.2. Qualité de l'échantillonnage et importance écologique des divers facteurs

Le profil d'ensemble d'un facteur donne la répartition des relevés dans chaque classe, leurs fréquences absolues RK . En divisant ces fréquences par le nombre total de relevés NR , on obtient des fréquences relatives qui peuvent être assimilées, si les relevés sont suffisamment nombreux, à des probabilités de présence et d'absence. Si un facteur a été bien échantillonné, les relevés sont également répartis entre ses diverses classes; ces états sont alors équiprobables, un relevé a des chances égales de se trouver dans n'importe quelle classe et l'indétermination relative à ce facteur est grande. Cette indétermination peut être estimée en calculant l'entropie $\hat{H}L$ de ce facteur, donnée par:

$$\hat{H}(L) = \sum_{K=1}^{NK} \frac{RK}{NR} \log_2 \frac{NR}{RK}$$

La valeur maximale de cette entropie-facteur qui correspond au meilleur échantillonnage possible pour le facteur considéré, c'est-à-dire celui qui comporte un nombre égal de relevés dans toutes ses classes, est égale au \log_2 du nombre de classes:

$$H(L) \text{ max} = \log_2 NK$$

L'équitabilité de l'échantillonnage d'un facteur L est appréciée par le rapport:

$$Q(L) = \frac{\hat{H}(L)}{H(L) \text{ max}}$$

La figure 22 qui exprime, en abscisse, l'entropie-facteur calculée et, en ordonnée, l'entropie-facteur maximale, donne une image de l'équitabilité de l'échantillonnage phyto-écologique du Vallon de la Rocheure. Les facteurs qui se situent près de la première bissectrice [$Q(L) = 100\%$] sont les plus équitablement échantillonnés.

Il n'est pas étonnant d'y trouver les facteurs auxquels nous avons eu recours pour stratifier l'échantillonnage:

		Facteur
Q (altitude)	= 0.965	n° 4
Q (pente)	= 0.965	n° 23
Q (exposition)	= 0.919	n° 21
Q (nature de la roche)	= 0.826	n° 10
Q (type d'utilisation)	= 0.800	n° 32

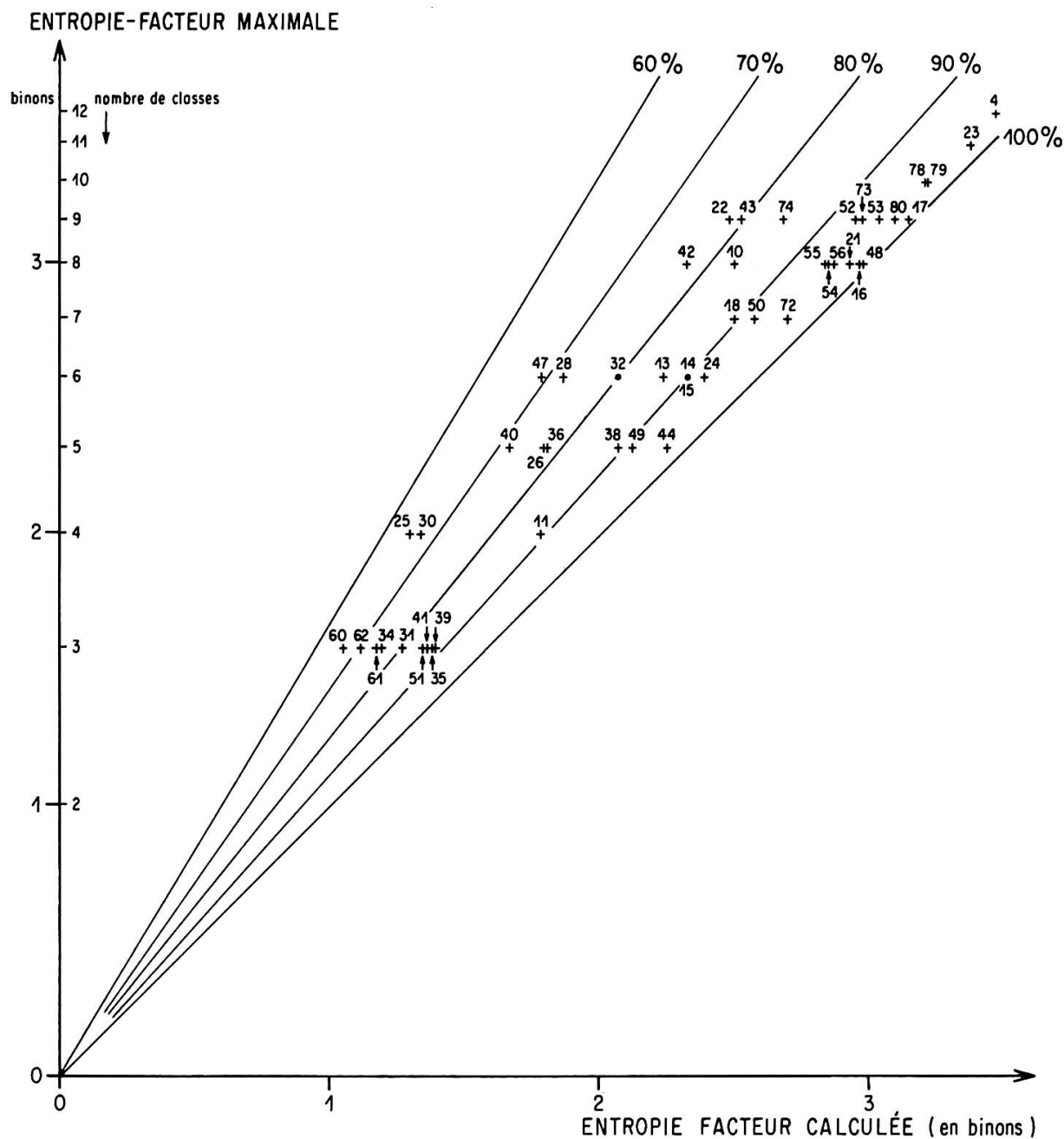


Fig. 22. — Comparaison des entropies-facteurs calculées et maximales pour les divers facteurs écologiques retenus (cf. annexe III, A).

Sont assez équitablement échantillonnés les facteurs physiologiques utilisés pour délimiter les stations:

		<i>Facteur</i>
Q (ouverture des herbacés)	= 0.952	n° 29
Q (structure horizontale de la végétation)	= 0.920	n° 24
Q (recouvrement des pierrailles)	= 0.896	n° 14
Q (recouvrement de la terre fine)	= 0.895	n° 15

INFORMATION MUTUELLE MOYENNE
DES 50 PREMIÈRES ESPÈCES
POUR CHAQUE FACTEUR (en binons)

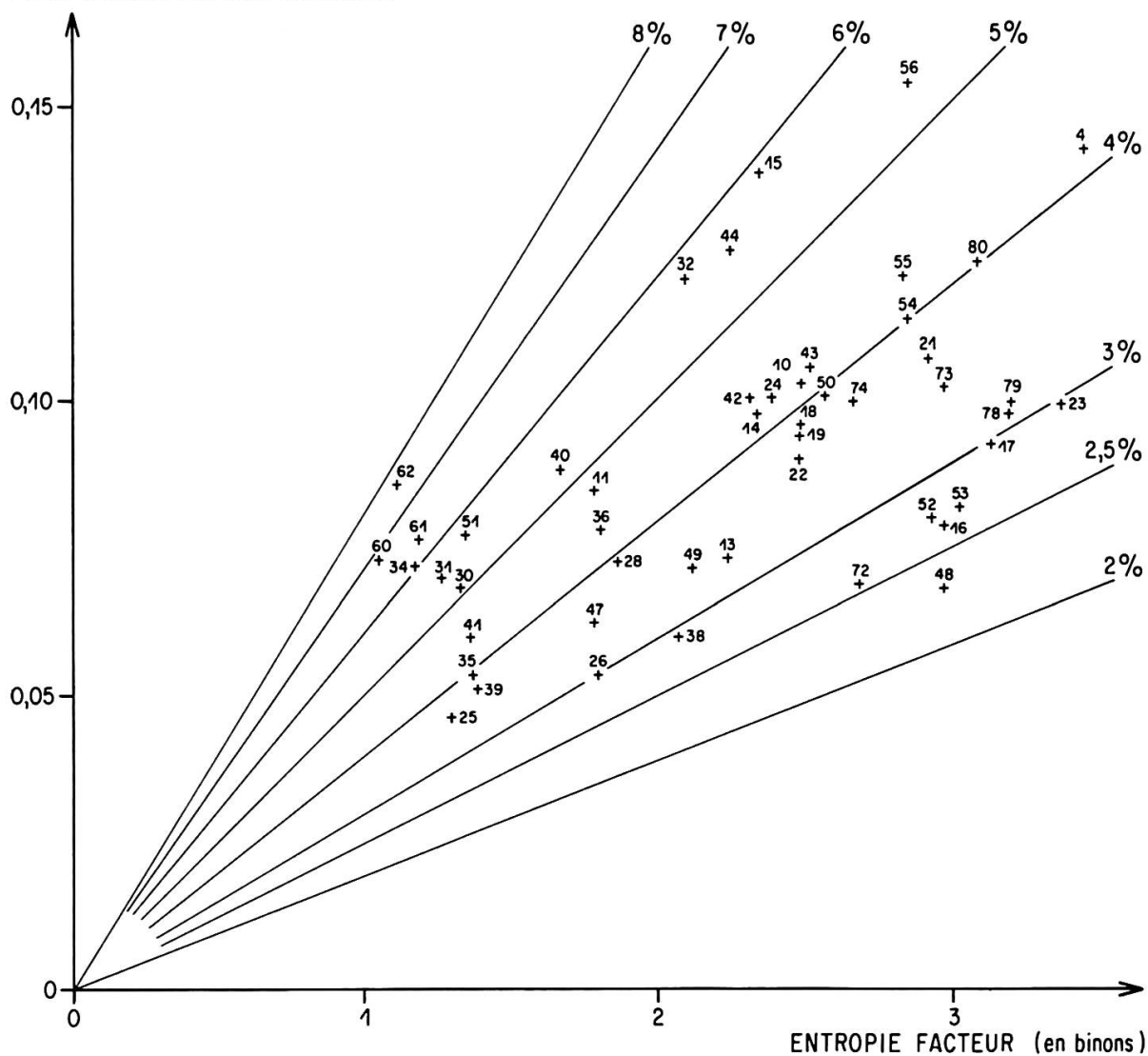


Fig. 23. — Relations entre l'information mutuelle moyenne espèce-facteur et l'entropie-facteur (cf. annexe III, A).

D'autres facteurs se trouvent aussi équitablement échantillonnés *a posteriori* tels:

		Facteur
Q (pH du premier horizon)	= 0.946	n° 54
Q (humidité apparente de la station)	= 0.890	n° 18
Q (texture du premier horizon)	= 0.951	n° 72
Q (distribution de la matière organique dans le profil) . .	= 0.953	n° 44

Certains facteurs tels la réaction à l'acide chlorhydrique des horizons 1 et 2 se trouvent peu équitablement échantillonnés:

		<i>Facteur</i>
Q (réaction à HCl de l'horizon 1).	= 0.702	n° 61
Q (réaction à HCl de l'horizon 2).	= 0.702	n° 62

mais l'information qu'ils apportent relativement à la teneur en calcaire des horizons du sol est partiellement redondante avec celle qu'apporte la connaissance du pH, les horizons contenant du calcaire actif ayant un pH supérieur à 7.

Le calcul de l'information mutuelle espèce-facteur permet de déterminer quels sont, parmi les facteurs¹ écologiques analysés, ceux qui jouent un rôle important sur la distribution des espèces, c'est-à-dire de déceler les "facteurs actifs". Le moyen le plus commode est de calculer la moyenne de l'information mutuelle espèce-facteur pour les 50 espèces qui apportent le plus d'information. La comparaison de cette information mutuelle moyenne à l'entropie-facteur à l'aide d'un graphique (fig. 23) donne une hiérarchisation de l'activité des facteurs et permet éventuellement de choisir ceux qui pourraient faire l'objet d'un échantillonnage complémentaire. Les facteurs mal échantillonnés sont situés sur la partie gauche du graphique et les facteurs bien échantillonnés sur la partie droite. Les facteurs actifs sont placés sur la partie supérieure du graphique, tandis que les facteurs ayant un rôle secondaire ou peu défini sont situés vers la partie inférieure.

On note, à l'examen de la distribution des points, que:

- bien que mal échantillonnés, les facteurs: réaction à HCl des 3 premiers horizons et de l'altérite (nos 60, 61, 62, 51), ainsi que le degré d'hydromorphie du sol (n° 34) et le type phytotrophique (n° 41) jouent un grand rôle dans la répartition des végétaux;
- les facteurs bien échantillonnés et actifs sont l'altitude (n° 4), le pH des horizons (nos 54, 55, 56, 50), la nature (n° 40) et la répartition de la matière organique (n° 44) ainsi que ceux qui sont indirectement liés à la morphogenèse et à la dynamique de la végétation, tels le recouvrement des pierrailles (n° 14) et la terre fine (n° 15) et la structure horizontale de la végétation (n° 24).

Pour affiner le diagnostic phyto-écologique du Vallon de la Rocheure, il serait souhaitable de poursuivre l'échantillonnage en apportant des relevés complémentaires dans les classes mal représentées des facteurs du régime hydrique (type d'hydromorphie, drainage interne) et du type phytotrophique.

6.4.3. Conclusion

L'examen de la figure 23 montre que les facteurs qui, à partir de notre échantillonnage, semblent jouer un rôle actif sur la répartition des espèces et donc des phytocénoses sont divers et nombreux, même si l'on considère certaines redondances inévitables. Cette constatation est à rapprocher de ce que l'on sait par

¹ Nous avons utilisé le terme "facteur" aussi bien dans le sens de "variable" que de "facteur".

ailleurs de la grande diversité des biotopes de la haute montagne. Les facteurs actifs sont, par exemple, l'altitude, le pH du sol, l'évolution du sol, l'importance du recouvrement total de la végétation, la nature et l'intensité de l'influence humaine, etc. Les espèces qui, à l'examen des profils écologiques (cf. fig. 21a à 21h), apportent beaucoup d'informations, sont également très nombreuses, ce qui complique un peu l'élaboration d'une synthèse et la constitution de groupes écologiques hiérarchisés selon l'importance d'intervention des facteurs. Aussi, avons-nous recherché une représentation simplifiée des phénomènes grâce à l'utilisation d'une méthode de calcul qui, prenant en considération toutes les variables à la fois, dégage des groupes d'espèces qui seront délimités et définis après une analyse pertinente. C'est ainsi que nous avons été conduits à utiliser l'analyse factorielle des correspondances en prenant comme point de départ les résultats de l'information mutuelle relatifs aux facteurs qui représentent le mieux l'ensemble des facteurs actifs mais, bien entendu, en essayant d'éviter toute redondance.

6.5. L'interprétation synthétique de l'information phyto-écologique

6.5.1. Introduction

Dans le but d'interpréter d'une manière globale les résultats obtenus précédemment (cf. chap. 6.4.), nous avons fait appel à l'analyse factorielle des correspondances. L'application de cette méthode a déjà donné lieu à des travaux significatifs (Lacoste & Roux 1971, 1972) pour la mise en évidence des corrélations entre des stations et des variables écologiques. Nous avons préféré, en ce qui nous concerne, partir des résultats des calculs de l'information mutuelle espèces-facteurs pour comparer la répartition des espèces en fonction des divers états des facteurs ainsi que l'a proposé Romane (1972). Afin de ne pas manipuler une matrice trop importante, nous avons retenu les facteurs généraux du milieu que nous considérons comme étant les plus actifs et nous avons ajouté certains facteurs édaphiques¹ tels "la texture" et "la couleur des horizons", dont l'interprétation des profils écologiques est très difficile, ce qui correspond à 175 états de facteurs représentant 24 facteurs. De la même façon, nous n'avons retenu que les 50 espèces qui apportent le plus d'informations pour chaque facteur considéré, soit, au total 312 espèces. Ainsi, l'analyse a porté non sur la présence ou l'absence des espèces, mais sur les valeurs des fréquences corrigées obtenues par les calculs d'information mutuelle (cf. chap. 6.4.).

¹ Les facteurs retenus pour l'analyse sont indiqués entre guillemets dans le chapitre 6.5.

6.5.2. Résultats

6.5.2.1. Interprétation des axes

Avant d'analyser les diagrammes issus de l'analyse factorielle, l'observation du pourcentage de variation absorbée par chaque axe permet de décider du nombre d'axes que l'on pourra retenir pour interpréter les résultats. Les pourcentages de contribution sont de 18,21% pour le premier axe, 12,85% pour le second, 10,40% pour le troisième, 5,71% et 4,89% respectivement pour le quatrième et le cinquième. Les faibles valeurs des deux derniers pourcentages et le grand écart existant entre le troisième et le quatrième nous conduisent à ne retenir que les trois premiers axes.

La recherche systématique d'une éventuelle signification écologique de chaque axe s'appuie sur l'observation de la participation de chaque état de facteur pour l'axe considéré. La comparaison de la participation et de l'ordonnée sur l'axe de chaque état de facteur est nécessaire pour définir l'état de facteur le plus fortement corrélé avec l'axe. Pour représenter ces valeurs, nous avons construit des graphiques où en abscisse sont portées les coordonnées des états des facteurs sur l'axe considéré et en ordonnée les valeurs correspondantes des participations. Nous avons ainsi figuré les états des facteurs dont les participations pour chaque axe sont les plus importantes. Les facteurs dont la variation est fortement corrélée avec un axe donné, sont ceux dont la distance entre valeurs extrêmes (amplitude des coordonnées sur cet axe) est grande et dont la participation de ces valeurs extrêmes est forte. L'intérêt de cette représentation est de visualiser les facteurs indicateurs d'un axe par la hauteur et la largeur de la cloche formée en reliant, dans l'ordre, les différentes classes du facteur. Ainsi un axe sera d'autant mieux représenté par des facteurs que ceux-ci seront tous en cloche. De même un axe sera mal représenté et interviendra donc peu dans l'analyse, s'il est impossible d'observer de telles courbes, soit qu'elles soient aplaties, soit que seules quelques classes d'un facteur interviennent (cf. fig. 24, 25 et 26). A la lecture de la figure 24, on peut considérer que l'axe 1 traduit le degré d'"ouverture de la strate herbacée" associé à une variation du "nombre d'horizons". D'autre part, l'axe 1 est bien représenté par l'utilisation humaine ("type d'utilisation", "profondeur de la couche meuble du sol"). De même, le graphe pour l'axe 2 (fig. 25) montre une forte relation avec "l'humidité apparente de la station", la "pente", le "type d'humus" et le "pH du premier horizon". Pour l'axe 3, le graphe (fig. 26) montre qu'il y a peu de facteurs bien corrélés, ceci explique le faible pourcentage d'inertie absorbée par cet axe. Quelques facteurs interviennent partiellement comme la variation du "type d'humus", du "type d'utilisation", de la "distribution de la matière organique", et du "nombre d'horizons". D'autre part, certains facteurs peuvent avoir de fortes participations sur les deux premiers axes. Si l'on observe sur le diagramme de la figure 27 la représentation de quelques facteurs, ceux qui sont corrélés avec un seul axe sont assez parallèles à celui-ci (le "type d'utilisation" avec l'axe 1; l'"humidité apparente de la station" avec l'axe 2); en revanche, ceux qui interviennent sur chaque axe sont en diagonale (le "pH du premier horizon"). Dans le diagramme des axes 1 et 3 (fig. 28), aucun facteur ne suit entièrement l'axe 3; tous n'y participent que pour quelques classes, les autres sont plus actives sur l'axe 1 (le "type d'humus", l'"humidité apparente de la station").

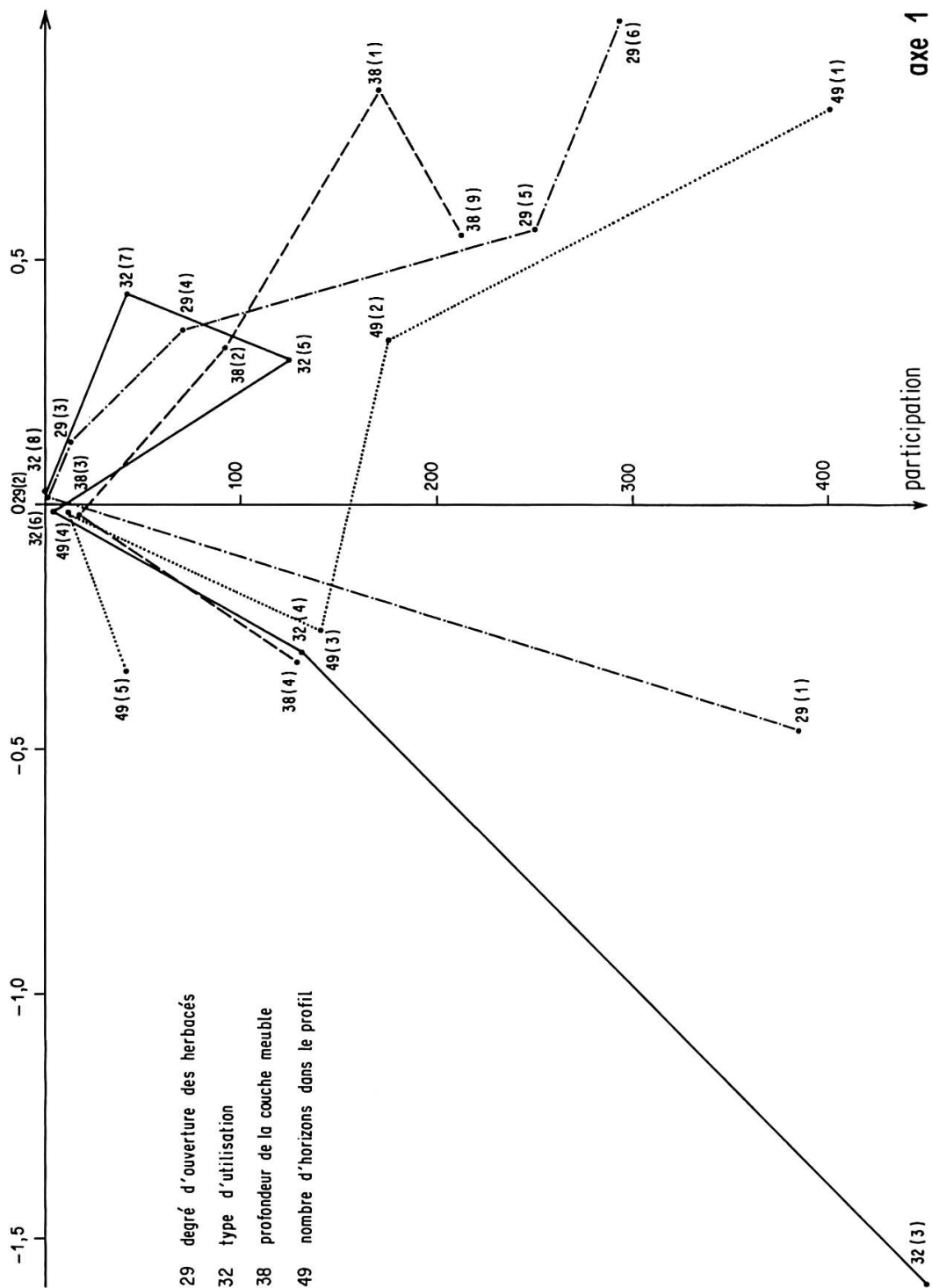


Fig. 24. — Participation et coordonnées des états de certains facteurs sur l'axe 1 de l'analyse factorielle des correspondances appliquée à 175 états de 24 facteurs et 312 espèces (cf. annexe III, B).

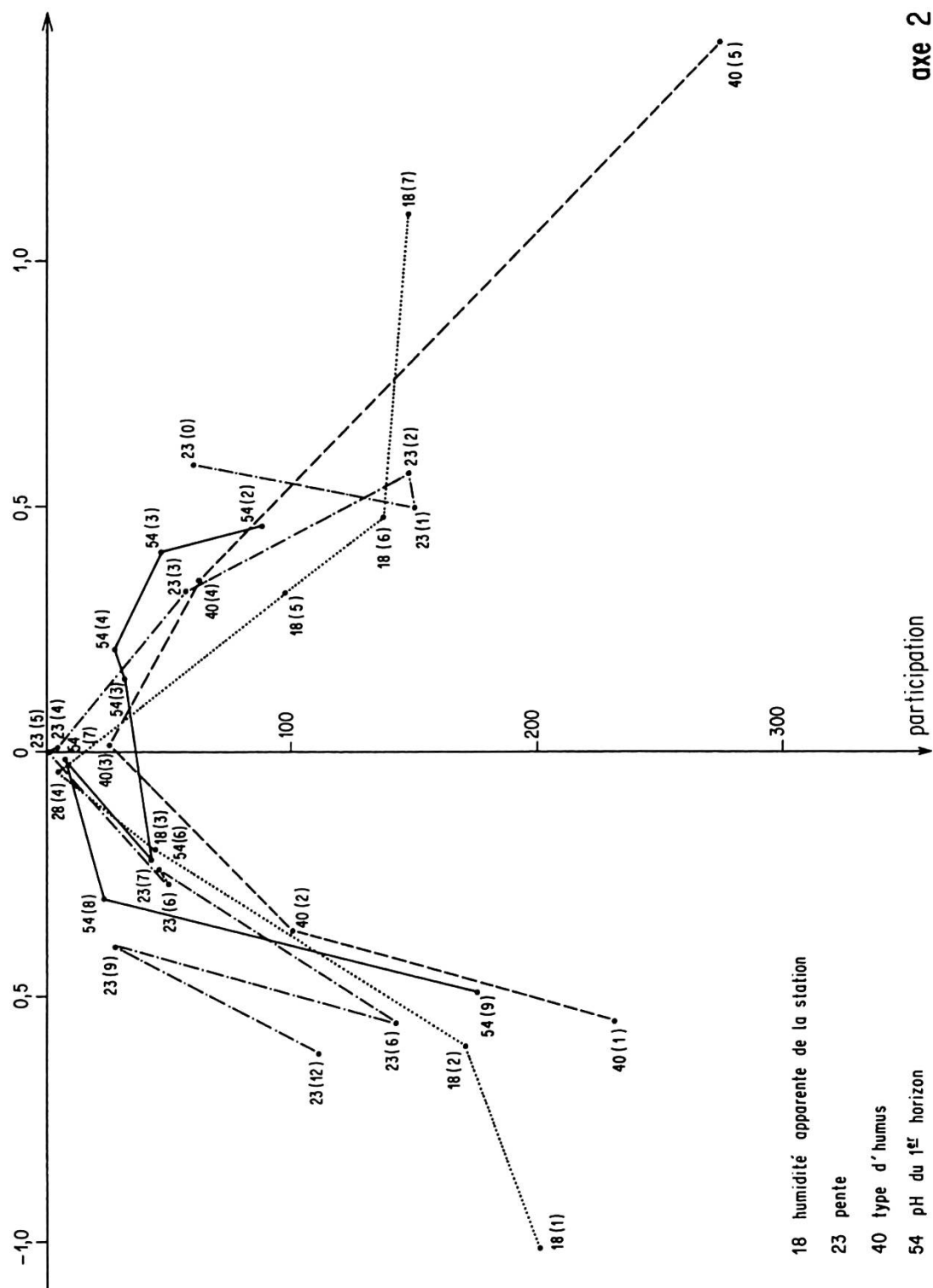


Fig. 25. — Participation et coordonnées des états de certains facteurs sur l'axe 2 de l'analyse factorielle des correspondances appliquée à 175 états de 24 facteurs et 312 espèces (cf. annexe III, B).

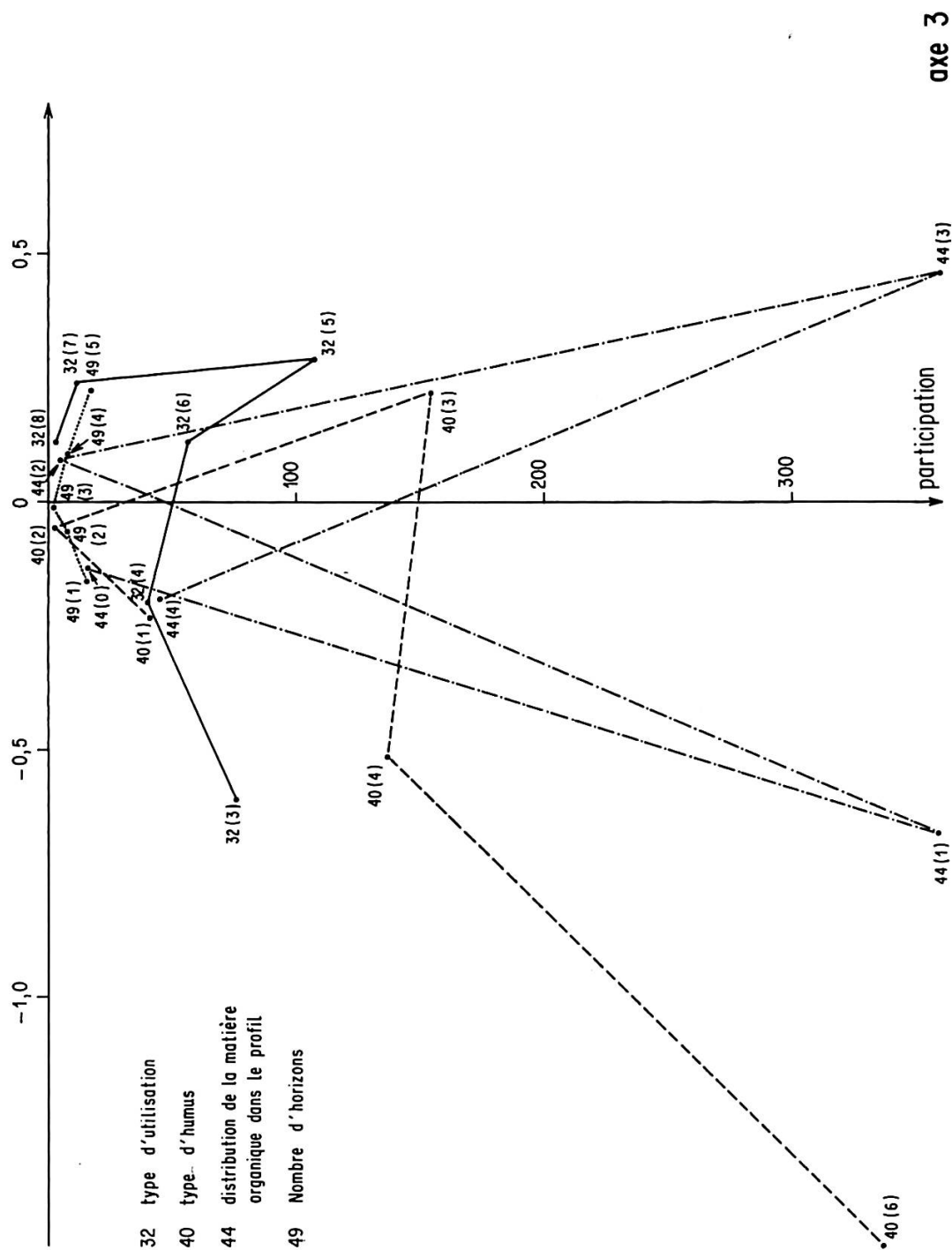


Fig. 26. — Participation et coordonnées des états de certains facteurs sur l'axe 3 de l'analyse factorielle des correspondances appliquée à 175 états de 24 facteurs et 312 espèces (cf. annexe III, B).

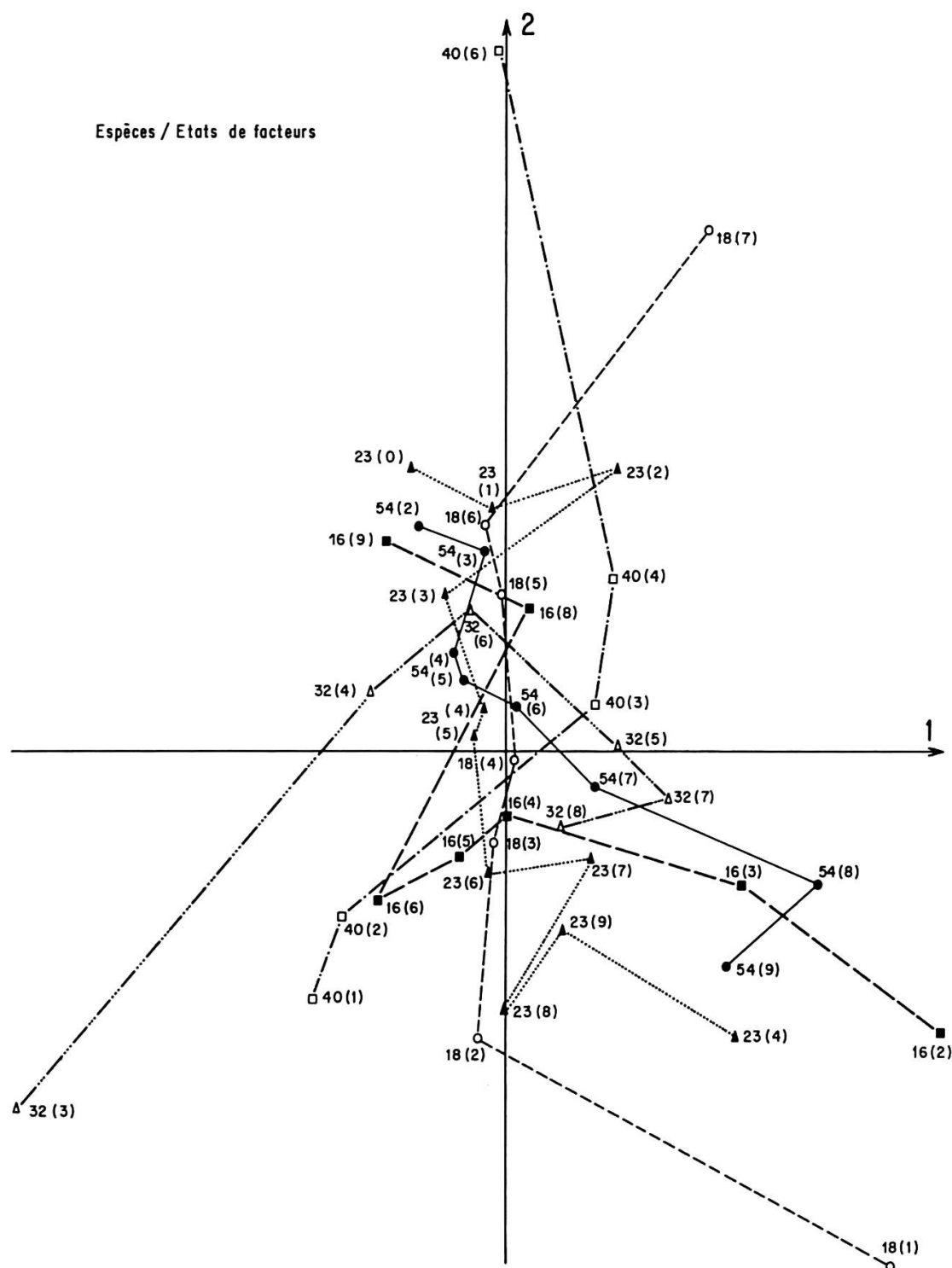
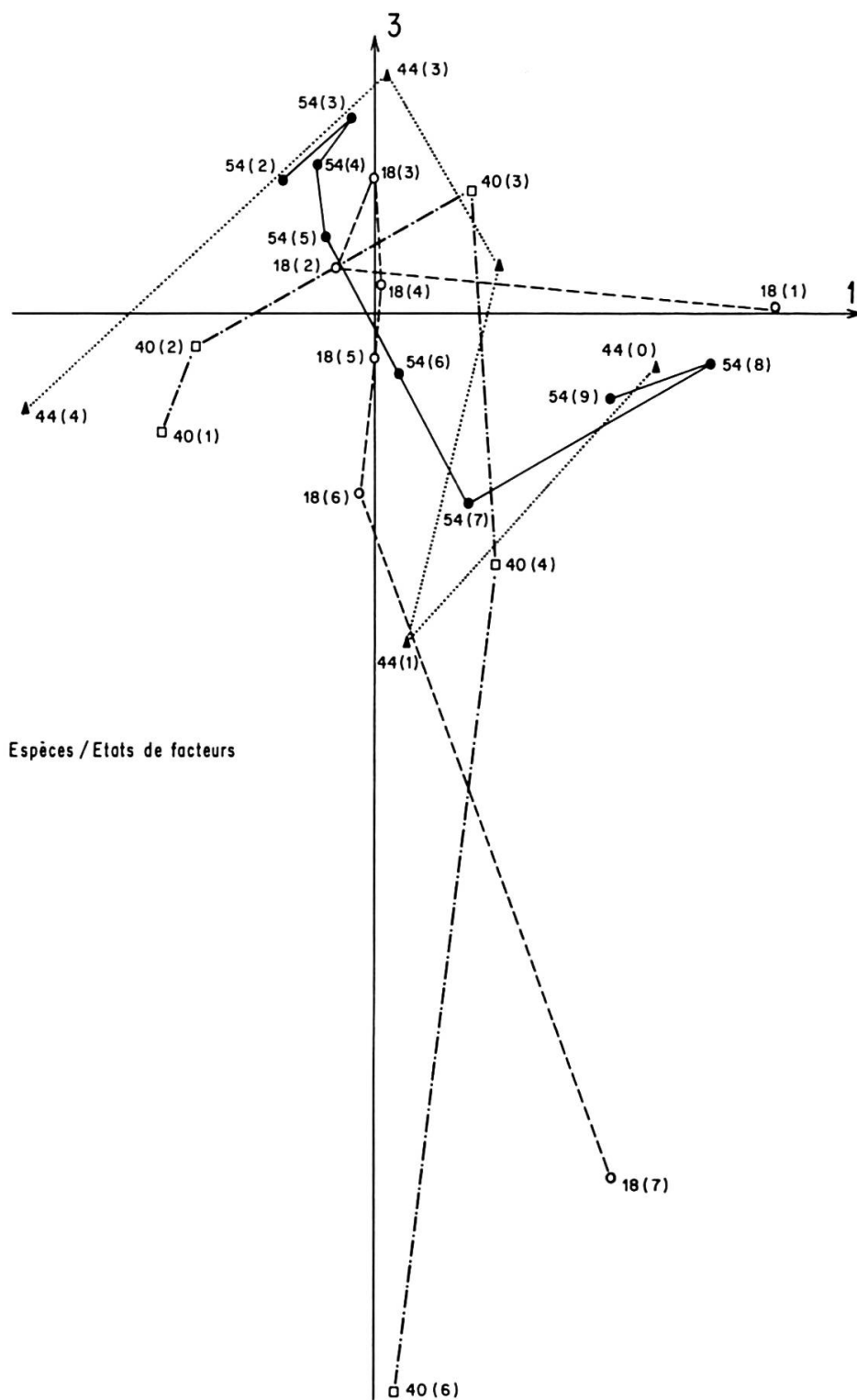


Fig. 27. — Coordonnées des états de certains facteurs et modalités (liaisons) des divers états de chaque facteur considéré sur les axes 1-2 de l'analyse factorielle des correspondances appliquée à 175 états de 24 facteurs et 312 espèces (cf. annexe III, B).



Espèces / Etats de facteurs

Fig. 28. — Coordonnées des états de certains facteurs et modalités (liaisons) des divers états de chaque facteur considéré sur les axes 1-3 de l'analyse factorielle des correspondances appliquée à 175 états de 24 facteurs et 312 espèces (cf. annexe III, B).

6.5.2.2. Recherche des groupes

La propriété de l'analyse factorielle des correspondances de représenter de façon comparable les deux ensembles de variables permet de rechercher des groupes homologues d'états de facteurs et d'espèces et ainsi de dégager des relations entre des espèces et des états de facteurs. Comme nous l'avons précisé plus haut, nous n'utiliserons que les trois premiers axes, les suivants n'étant pas assez discriminants. Nous avons, à partir de ces trois directions, recherché pour chaque état de facteur quels étaient les points qui restaient voisins les uns des autres dans chacune des projections (plans 1-2; 1-3; 2-3), ce qui nous a permis de cerner des groupes d'états de facteurs ou d'espèces correspondants. La définition est d'autant plus délicate que le groupe formé est proche de l'origine des axes. Nous avons pu définir de cette façon sept grands groupes, eux-mêmes composés d'unités d'un nombre inférieur (cf. fig. 29 et 30, et annexe V). Quatre de ceux-ci sont proches de l'origine et se composent de la plupart des états moyens des facteurs: les trois autres, bien individualisés, représentent les états extrêmes des facteurs à forte participation.

Le groupe I correspond (fig. 29 et 30; annexe V) aux stations très sèches, basiques, à végétation ouverte, sol quasi nul et sans matière organique. Les groupes VI et VII représentent aussi des stations sèches et calcaires. Le groupe II représente les marécages (stations saturées d'eau, hydromorphie permanente, tourbe et matière organique fibreuse). Le groupe III représente les stations fauchées et pâturées de l'étage subalpin. Les groupes IV et V sont très difficiles à caractériser, leur position proche de l'origine des axes réunit à la fois de nombreux états moyens de facteurs et la plupart des espèces ubiquistes. Dans ces groupes matérialisés sur les figures 29 et 30, nous avons pu faire correspondre, à chaque petite unité d'états de facteurs, un groupe homologue d'espèces (annexe V). Il est ainsi possible d'observer les espèces qui présentent des coordonnées comparables et de définir les états de facteurs dont elles peuvent être indicatrices. Si l'on observe, par exemple, les ensembles les mieux individualisés dans le groupe I, il se dégage trois unités; la plus isolée correspond à une station très sèche [18(1)] et à un substrat de cargneule ou de gypse [10(405)], deux espèces seulement correspondent à ces états: *Carex rupestris* Bellardi et *Festuca alpina* Suter étroitement liées aux stations très sèches. La deuxième unité représente des stations à végétation ouverte, à sol de 0 à 15 cm avec un seul horizon sans matière organique. Les espèces liées à cette unité sont: *Galium helveticum* Weigel, *Poa minor* Gaudin, *Hutchinsia alpina* (L.) R. Br. et *Campanula cenisia* L. qui croissent dans les éboulis calcaires. La troisième unité est très voisine de la précédente, mais avec une végétation un peu plus fermée et un sol moins grossier avec des sables et des pierrailles; les espèces réunies dans cette unité sont caractéristiques des éboulis calcaires à éléments fins: *Cerastium latifolium* L., *Petrocallis pyrenaica* (L.) R. Br., *Gypsophila repens* L., *Herniaria alpina* Vill., *Saxifraga oppositifolia* L., *Linaria alpina* (L.) Miller. Les deux petits groupes VI et VII correspondent aussi à des stations sèches, basiques, à pentes plus faibles (pentes inférieures à 100%); on y trouve associées des espèces de versants chauds et stables, telles *Leontopodium alpinum* Cass., *Globularia cordifolia* L., *Koeleria vallesiana* (Suter) Gaudin pour le premier, et, *Aster alpinus* L., *Helianthemum italicum* (L.) Pers., *Astragalus campestris* L., *Anthyllis vulneraria* L. subsp. *alpestris* Hegetschw., pour le second. Il est remarquable de noter que toutes ces unités de stations calcaires s'ordonnent selon un gradient de fermeture de la couverture végétale. De plus, la comparaison avec l'analyse phytosociologique

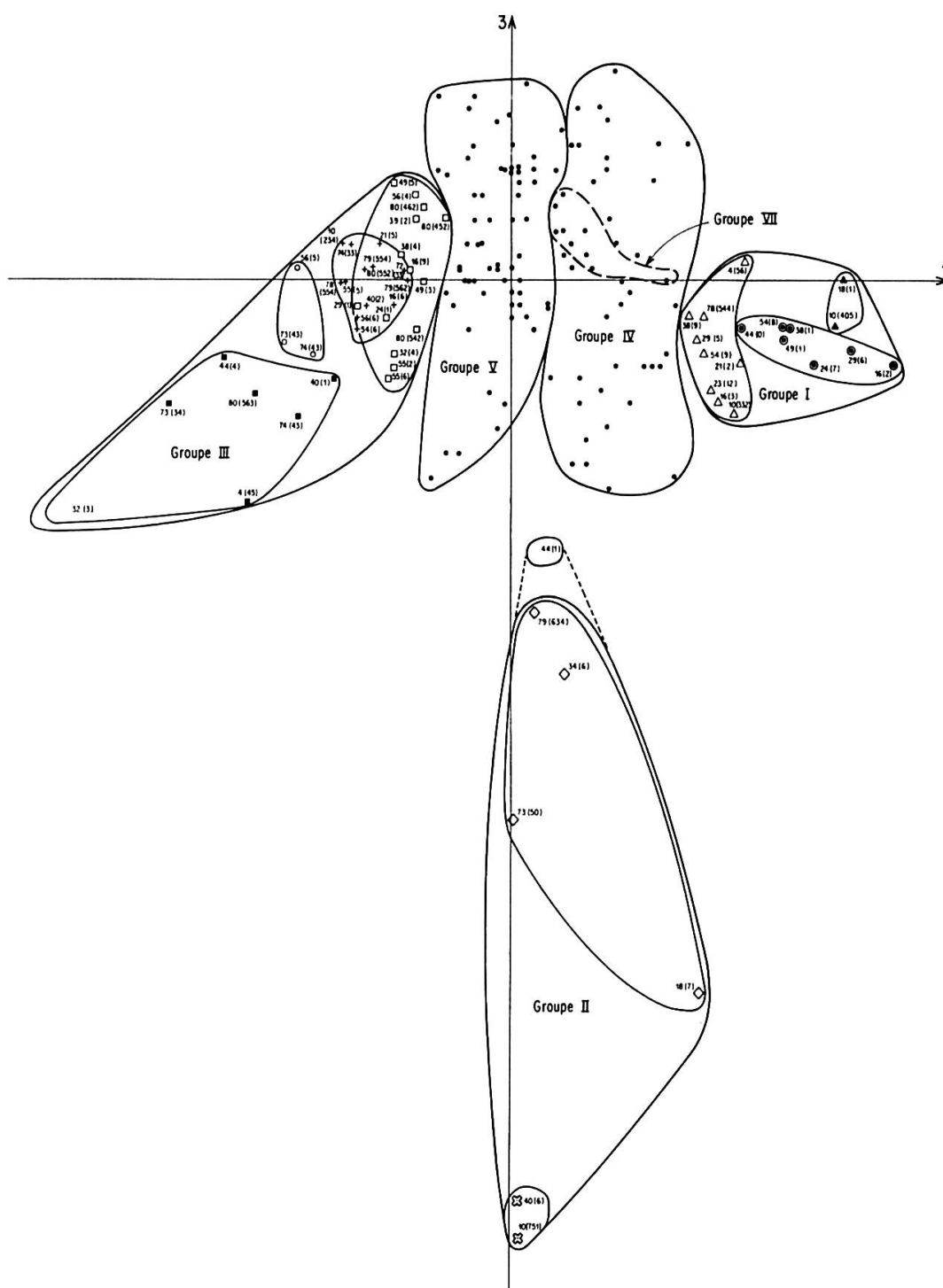


Fig. 30. — Diagramme selon les axes 1-3 de l'analyse factorielle des correspondances appliquée à 175 états de 24 facteurs et 312 espèces: représentation des états des facteurs (cf. annexe III, B et annexe V).

détaillée (fig. 18 et 19) montre une relation assez étroite entre le groupe du *Thlaspion rotundifolii* divisé en sous-groupes correspondant à la fermeture de la végétation et le groupe I de cette analyse. Les groupes VI et VII correspondent plus ou moins au groupe de relevés du *Festucion variaie* de l'étage alpin inférieur de l'analyse phytosociologique (cf. chapitre 6.3.). Le groupe II (fig. 29 et 30, annexe V) sépare les stations de tourbières sans eau apparente à *Carex flava* L., *Carex goodenoughi* Gay et *Carex davalliana* Sm. des stations de marécages à mousses et eaux libres à *Cratoneuron commutatum* (Hedw.) Roth, *Equisetum palustre* L., et *Scirpus pauciflorus* Lightf. Le groupe III est composé aussi de trois principales sous-unités: la sous-unité la plus extrême correspond à la plus forte influence humaine (fauche et pâture, matière organique homogène dans le profil, stations dont l'altitude est inférieure à 2250 m); elle est caractérisée par un très grand nombre d'espèces; la comparaison de cette liste avec l'analyse phytosociologique (annexe IV, A) permet de reconnaître les espèces des deux alliances subalpines des prés de fauche: le *Festucion variaie* et le *Trisetum-Polygonum bistorti*. Les deux autres sous-unités correspondent à des stations au sol évolué, à humus de "mull-moder" et à végétation assez fermée; les espèces correspondant à ces états de facteurs appartiennent toutes aux prairies pâturées subalpines, les unes fraîches et d'ubac, les autres plus thermophiles en adret.

Ainsi, il est possible de faire correspondre à chaque groupe des états de facteurs, un groupe d'espèces qui lui est lié, d'autant mieux que l'on s'éloigne de l'origine des axes du diagramme. L'analyse factorielle des correspondances permet d'obtenir une représentation synthétique et globale des résultats fournis à partir de l'information mutuelle, facteur par facteur. Elle met en évidence les facteurs les plus marquants du milieu; mais elle permet principalement une recherche de synthèse quant à la signification écologique de chaque espèce puisque l'analyse est construite à partir des valeurs des profils écologiques corrigés de chaque espèce. Cette analyse n'est cependant pas parfaite; il aurait été intéressant de la reprendre en écartant les facteurs de "texture" et de "couleur des horizons" qui, à cause du nombre élevé de classes, ont fait intervenir des espèces souvent ubiquistes, ce qui a eu pour conséquence de diminuer le pouvoir séparateur de l'analyse. Il ne faut cependant pas vouloir tout faire dire à un tel calcul: malgré les précautions, certains facteurs sont plus ou moins redondants et ont tendance à exagérer certaines conditions stationnelles.

Malgré la différence des démarches entre les deux méthodes d'interprétation des relevés (méthode phytosociologique et méthode phyto-écologique du CEPE-L. Emberger), et notamment si l'on considère le caractère analytique de la seconde, il est possible, dans certains cas, de reconnaître des groupes d'espèces qui sont des caractéristiques d'unités phytosociologiques décrites, lesquelles correspondent à des conditions écologiques définies par les états de facteurs liés à la présence de ces espèces, telles qu'elles apparaissent lors de l'analyse phyto-écologique.

6.5.3. Conclusion

L'observation des résultats de l'information mutuelle et des diagrammes de l'analyse factorielle des correspondances (espèces/états de facteurs) permet de constater que les variables écologiques utilisées définissent cinq grands facteurs écolo-

giques synthétiques: le pH du sol ("pH de chaque horizon"), l'humidité du sol ("humidité apparente de la station", "degré d'hydromorphie"), l'évolution du sol ("pente", "profondeur de la couche meuble", "type d'humus", "distribution de la matière organique", "nombre d'horizons"), le degré de fermeture de la couverture végétale ("structure horizontale de la végétation", "ouverture des herbacés") et l'influence humaine ("type d'utilisation", "altitude", "pente"). Dans notre région, ces cinq grands facteurs ne varient pas indépendamment; à côté des nombreuses stations aux conditions moyennes, toutes les conditions extrêmes n'existent pas. Ainsi, les stations à très faible influence humaine sont presque toujours sèches, basiques, calcaires, à végétation ouverte, sans sol, sur pente forte, alors qu'il existe des stations humides, non acides, à végétation plus ou moins fermée où l'influence humaine est plus ou moins marquée.

Le schéma de la figure 31 est une tentative de représentation synthétique des différentes conditions écologiques le plus souvent rencontrées dans le Vallon de la Rocheure. Les cinq facteurs synthétiques sont matérialisés par des courbes groupées en faisceau; plus les conditions extrêmes de plusieurs facteurs sont proches, plus la probabilité est grande pour qu'elles se trouvent toujours réunies dans une même station. La partie commune des courbes représentant chaque facteur correspond aux stations caractérisées par plusieurs états moyens de facteurs; plus les courbes sont longuement confondues, plus il existe de stations de ce type. Nous avons voulu représenter par des distances (arbitraires) le degré de corrélation entre les valeurs extrêmes de deux facteurs. Il apparaît donc que les conditions de "sécheresse", "basicité", "absence de sol", "absence d'influence humaine" et "rareté de la végétation" (partie supérieure de la figure 31) sont presque toujours réunies dans une station donnée (rattachée par exemple au *Thlaspion rotundifolii*). A l'opposé, les stations humides existent indépendamment des autres conditions écologiques (par ex. groupements azonaux des marécages). Les facteurs dont la variation est la plus dépendante semblent être l'"évolution du sol", l'"influence humaine" et la "fermeture de la végétation"; les deux premiers n'étant presque pas séparés.

A la lecture de ce schéma, on peut conclure qu'il existe, dans le Vallon de la Rocheure, un grand nombre de stations aux conditions écologiques moyennes (pour un territoire de haute montagne) mais que l'influence humaine y est très grande dans des stations très évoluées pédologiquement et à la végétation fermée. Il existe cependant de nombreuses stations sèches et non exploitées sur substrat calcaire. La faible importance des stations humides et très acides montre que le Vallon de la Rocheure présente deux aspects: des stations ensoleillées et chaudes et des stations fortement exploitées par la fauche et la pâture. Ainsi, le calcul des relations végétation-milieu par l'information mutuelle permet de dégager des groupes d'espèces présentant des profils écologiques comparables pour chaque facteur. L'existence assez générale de groupes écologiques en écaïles (Godron 1967), et le fait qu'une espèce peut présenter des corrélations élevées avec plusieurs facteurs différents nous ont conduits à rechercher des représentations synthétiques des relations espèces-facteurs actifs. L'analyse factorielle des correspondances portant sur les valeurs des profils écologiques corrigés permet de dégager les facteurs prépondérants et les espèces les plus fortement liées aux états de facteurs, regroupés ou non. La relation avec l'interprétation phytosociologique est assez grande en ce qui concerne les alliances dont l'écologie est assez particulière; par ailleurs, des unités phytosociologiques liées à des caractères difficiles à observer (par exemple: la durée d'enneigement pour les combes à neige) n'apparaissent pas dans une telle analyse.

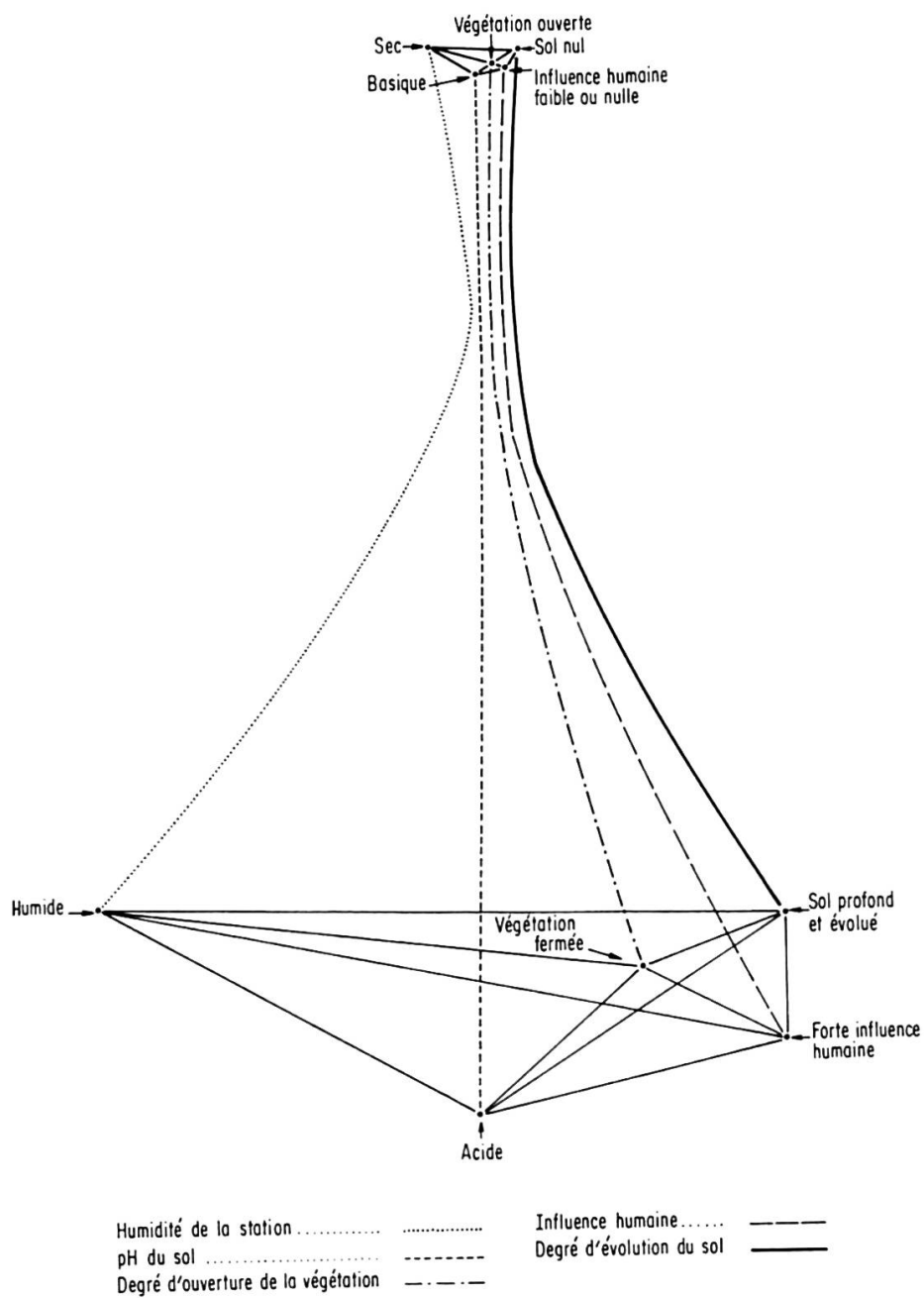


Fig. 31. — Essai de représentation schématique des facteurs écologiques synthétiques suggérant le poids relatif des grandes unités du Vallon de la Rocheure.

De la même façon, la faible importance prise par les groupes d'espèces et d'états de facteurs caractérisant les stations de marais et la forte représentation des pâturages mésophiles tiennent au type d'échantillonnage utilisé qui nous a conduit à situer au moins un relevé dans chaque unité de groupement reconnaissable. L'observation des facteurs les plus actifs et des espèces qui leur correspondent permet de définir les groupements végétaux du Vallon.

En termes généraux, on peut dire que le Vallon de la Rocheure est peu humide (rareté des marais) et peu acide (rareté de substrats cristallins), plutôt sec et chaud (influence des substrats calcaires) et très marqué par l'influence humaine (importance des prairies de fauche et des bons pâturages). Cette synthèse est développée dans la carte phyto-écologique de Lanserlia. En effet, pour construire la légende, nous avons utilisé ces facteurs très actifs qui représentent les différentes entrées du tableau. La combinaison de leurs états nous a permis de définir les unités cartographiques qui correspondent aux groupes obtenus lors de l'analyse factorielle (cf. chap. 8).

