



**HAL**  
open science

## Composition des groupements phytosociologiques et exigences écologiques des espèces qui les constituent.

Freddy Devillez

► **To cite this version:**

Freddy Devillez. Composition des groupements phytosociologiques et exigences écologiques des espèces qui les constituent.. *Revue forestière française*, 2005, 57 (4), pp.311-325. 10.4267/2042/5053 . hal-03449343

**HAL Id: hal-03449343**

**<https://hal.science/hal-03449343>**

Submitted on 25 Nov 2021

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

## COMPOSITION DES GROUPEMENTS PHYTOSOCIOLOGIQUES ET EXIGENCES ÉCOLOGIQUES DES ESPÈCES QUI LES CONSTITUENT

FREDDY DEVILLEZ

Depuis les premières conférences internationales sur l'environnement (Berne 1979 ; Rio 1992) et la gestion durable des forêts (Strasbourg, Helsinki et Montréal), la demande européenne d'un accord entre gestion forestière et biodiversité a été traduite en termes juridiques. En témoigne par exemple l'accélération du processus de désignation de zones protégées en Europe dans le cadre de Natura 2000. Cependant, la mise en œuvre de cette intégration se révèle particulièrement difficile, tant les contextes d'application sont divers, les critères utilisés peu précis et les connaissances scientifiques incomplètes. Certains auteurs ont déjà proposé une méthode de quantification rapide de la valeur écologique des milieux pour intégrer la conservation de la nature dans l'aménagement des forêts ; Du Bus de Warnaffe et Devillez (2002) en ont fait la synthèse et présentent leur propre modèle.

Si le recensement de toutes les espèces d'une biocénose forestière et la connaissance complète du réseau de relations qui la structure sont irréalistes, il importe par contre d'identifier le plus exactement possible l'originalité de l'habitat en place à l'échelle locale. Idéalement, les études doivent intégrer plusieurs bio-indicateurs mais, pour simplifier l'approche et être plus rapidement opérationnel, nous admettons ici que la végétation peut être un indicateur intéressant de la qualité de l'habitat (Bersier et Meyer, 1995). Par ailleurs, il faut aussi pouvoir identifier les incidences de l'aménagement et de la gestion sur la végétation forestière et par voie de conséquence sur l'habitat (Deconchat et Ballent, 2001). L'originalité du présent travail réside surtout dans la recherche d'une méthode phytosociologique assistée par ordinateur et destinée à constituer des assemblages cohérents des groupes socio-écologiques constituant des groupements phytosociologiques bien précis et en équilibre fonctionnel. À ces derniers, on doit pouvoir opposer les groupes socio-écologiques traduisant une évolution régressive à la suite d'une perturbation ou encore traduisant une très grande hétérogénéité du milieu.

### LA COMPOSITION DES GROUPEMENTS VÉGÉTAUX

La bonne connaissance des fondements de la constitution des groupements végétaux est un préalable à l'appréciation de leur qualité. L'étude phytosociologique d'un territoire d'étendue restreinte s'appuie depuis toujours sur des relevés de la végétation, chacun de ceux-ci étant l'image d'une communauté végétale concrète. En comparant et en confrontant ces documents, il est possible de dégager et de définir des sociétés végétales de nature plus abstraite : les groupements phytosociologiques.

Quelles que soient les méthodes utilisées, depuis la plus ancienne et la plus classique, celle des tableaux successifs, jusqu'aux approches statistiques actuelles les plus sophistiquées, la démarche

intellectuelle qui conduit à la notion de groupement résulte de la comparaison d'individus dont on s'attache, par delà les caractères particuliers, à faire ressortir les caractères communs. Le groupement phytosociologique est donc une abstraction et les individus de groupements rencontrés ne rassemblent qu'une partie des caractères du groupement auquel ils appartiennent ; ils présentent des variations qui font qu'aucun individu ne ressemble exactement à un autre. Rappelons que l'association représente le groupement central dans la hiérarchie phytosociologique.

Braun-Blanquet (1952) et son école se sont essentiellement attachés à la composition floristique, l'association étant définie comme une combinaison originale d'espèces dont certaines lui sont particulièrement attachées. Tout le système est fondé sur une échelle de fidélité de chaque espèce par rapport à un groupement phytosociologique donné. Par la suite, on a donné de plus en plus d'importance aux groupes socio-écologiques en raison de leur valeur indicatrice des caractéristiques du milieu, des actions, anthropiques et de leur histoire. Ils constituent des ensembles d'espèces qui végètent souvent ensemble dans des conditions particulières. En fait, les deux approches sont complémentaires, les espèces les plus fidèles au groupement appartenant normalement à un même groupe socio-écologique. À l'opposé, les espèces **compagnes** appartiennent aux groupes socio-écologiques secondaires. Selon Duvigneaud (1946), « *un groupe qui atteint un maximum de développement et de vitalité des espèces qui le composent pour un ensemble de conditions écologiques et géographiques bien déterminées forme le noyau caractéristique d'une association, dont, dans la plupart des cas, il fixe aussi la physionomie* ».

Le groupement végétal correspond donc à la réunion d'un certain nombre de groupes socio-écologiques intriqués les uns dans les autres, mais dans des conditions de milieu compatibles avec les exigences de tous les groupes. Dans la hiérarchie phytosociologique classique, l'amplitude des exigences des espèces constituant les groupes sera d'autant plus large que l'on s'adresse à de grandes associations, alliances, ordres ou classe. Par contre, lorsque l'on descend au niveau des sous-associations, des variantes ou des faciès, les groupes socio-écologiques sont de plus en plus constitués d'espèces à exigences étroites.

L'aire de distribution de certains groupements phytosociologiques peut être très vaste et couvrir divers territoires phytogéographiques. Dans ce cas, on observe par exemple que les groupements s'enrichissent vers le nord d'espèces boréales et vers le sud d'espèces méridionales (Duvigneaud, 1946). Les groupes socio-écologiques n'ont donc pas entièrement la même composition en raison d'espèces différentielles géographiques. Les gradients climatiques engendrent aussi, par effet de compensation, des différences dans les exigences écologiques des espèces et donc de composition des groupes socio-écologiques. Il faut tenir compte aussi de ces variables supplémentaires.

## LA COMPOSITION DES GROUPES SOCIO-ÉCOLOGIQUES

Dans les pays d'Europe occidentale, on connaît relativement bien les principales exigences écologiques des espèces grâce à des travaux de compilation importants ; parmi ceux qui intéressent le plus la Wallonie et les régions limitrophes, citons notamment Tanghe (1967), Jermy *et al.* (1968), Noirfalise (1984), Thanghe et Godard (1991). Classiquement les espèces sont assemblées en groupes socio-écologiques par affinités d'exigences correspondant à leur optimum, à leur plus grande fréquence ou à leur meilleur développement. Mais certains auteurs fournissent en plus sur des échelles chiffrées le minimum et le maximum admis par l'espèce pour certaines caractéristiques de la station (Ellenberg *et al.*, 1991 ; Rameau *et al.*, 1989). Ils peuvent ainsi structurer la végétation en groupes d'espèces indicatrices d'un type de milieu bien précis. Toute cette évolution va dans le sens d'une meilleure compréhension des relations entre le milieu et la végé-

tation. De purement descriptive au départ, la phytosociologie est reconnue de plus en plus comme étant une démarche intéressante pour appréhender le fonctionnement des écosystèmes en prenant en compte les théories des successions et du métaclimax (Larson et Oliver, 1996).

Il n'en reste pas moins vrai que toutes ces informations ne sont pas nécessairement encodées dans une banque de données et restent lourdes à manipuler si on veut comparer de nombreux relevés de végétation associant des groupes socio-écologiques peu éloignés les uns des autres.

Bartoli et Largier (1992) ont très bien compris cette problématique puisqu'ils proposent d'utiliser la banque de données de la *Flore forestière française* (Rameau *et al.*, 1989) pour établir un diagnostic écologique des stations. Plus tard, Bartoli *et al.* (2000) mettent au point le logiciel "ECOFLORE" qui utilise les "écogrammes" informatisés de cette même flore, largement connus : l'axe des abscisses traçant les exigences trophiques, l'axe des ordonnées correspondant aux exigences hydriques. Pour une espèce donnée, le logiciel calcule ce que les auteurs appellent un barycentre moyen ou lieu géométrique de la zone de la grille qui circonscrit ses exigences hydriques et trophiques. Le même calcul peut être fait à partir de toutes les espèces d'un relevé de végétation ou encore de plusieurs relevés de végétation. Il est possible de faire intervenir des pondérations, dites internes, et accordant plus ou moins de poids à chacun des axes ou des pondérations, dites externes, prenant en compte le degré d'abondance-dominance de chaque espèce. Les tests qui ont été réalisés montrent la bonne précision du logiciel pour fournir un diagnostic écologique moyen d'une station ou d'un ensemble de stations. Il permet aussi de détecter rapidement les relevés aberrants et se prête à simuler rapidement les effets de poids plus ou moins importants accordés aux espèces indicatrices.

## LE MODÈLE EFOR

Au fil du temps, nous avons eu l'occasion de tester sur nos relevés l'intérêt et la fiabilité des informations contenues dans divers répertoires écologiques. Nous avons été ainsi amenés à réaliser une synthèse des informations fournies par Tanghe (1967), Jermy *et al.* (1968), Noirfalise (1986), Tanghe et Godard (1991), Ellenberg *et al.* (1991), Rameau *et al.* (1989). Cette recherche s'est matérialisée par la constitution d'une banque de données adaptée au territoire couvert par la *Nouvelle flore de la Belgique, du Grand-Duché de Luxembourg, du Nord de la France et des Régions voisines* (Lambinon *et al.*, 2004). Cette banque fournit les principales exigences écologiques de chaque ptéridophyte ou spermatophyte forestier, ainsi que d'une série de bryophytes. On y distingue deux types de variables. Les premières sont dites secondaires car elles contiennent peu d'informations liées à la station ou sont d'expression purement qualitative. Les espèces sont simplement classées dans des groupes socio-écologiques très classiques qui ont trait à la forme biologique, la distribution géographique et les niveaux photiques. Deux variables suivantes permettent de calculer les niveaux hydriques et trophiques des stations à l'aide de classes numériques définies pour chaque variable ; il importe de préciser ici que c'est la gamme des classes colonisées par chaque espèce qui est fournie.

Cette banque de données couvre actuellement 532 espèces : 48 bryophytes, 20 ptéridophytes et 464 spermatophytes (101 espèces ligneuses, 272 hémicryptophytes, 73 géophytes et 18 thérophytes). Les traits de vie suivants ont été répertoriés.

### La forme biologique et la distribution géographique en Europe

Ces informations tout à fait générales résultent de la compilation des données de la littérature dont les références sont citées et auxquelles on ajoutera le concept de forme biologique issu de

Raunkiaer (1934). Ces traits de vie peuvent traduire de subtiles nuances topoclimatiques ou microclimatiques au sein d'une même région.

### Les niveaux photiques

L'appartenance des espèces à l'une ou l'autre des catégories photiques n'est vraiment bien connue que pour les essences forestières, aussi bien au stade adulte que juvénile. Cette connaissance empirique et expérimentale, indispensable à l'aménagement et à la sylviculture, se fonde sur l'acquis de nombreuses générations de forestiers. Par contre, pour les espèces herbacées, à quelques exceptions près, l'approche a été simplement empirique et procède de la comparaison de l'abondance des individus d'une espèce donnée dans des habitats plus ou moins clairiérés. La très grande variation de l'éclairement en fonction des heures de la journée, des saisons, de la météorologie exige en effet un échantillonnage très important pour avoir une bonne estimation de l'éclairement relatif. Par ailleurs, sous le couvert des arbres, les zones d'ombre et les taches de soleil ne sont pas réparties de manière uniforme et leur distribution varie continuellement tout au long de la journée.

Selon Noirfalise (1984) et Rameau *et al.* (1989), on se contente de distinguer les héliophiles (espèces de lumière), les sciaphiles (espèces d'ombre) et les intermédiaires qui sont les espèces mi-sciaphiles et mi-héliophiles. En jouant sur les zones de tolérance, on obtient finalement les cinq catégories suivantes : les sciaphiles, les sciaphiles à intermédiaires, les intermédiaires, les intermédiaires à héliophiles et les héliophiles.

### Les niveaux trophiques

Beaucoup d'auteurs se contentent d'établir une relation entre le pH du sol et les divers groupes socio-écologiques en utilisant la gamme des espèces acidophiles à calcicoles. Toutefois, les espèces végétales sont surtout sensibles à la disponibilité en éléments nutritifs. Cette dernière est principalement fonction de la nature de la roche mère et de la nature de la litière (De Tillesse et Devillez, 1995). Pratiquement, il n'est nécessaire de passer par des analyses chimiques très

onéreuses que si l'on désire une grande précision dans la connaissance des ressources minérales. Sinon, le type d'humus est largement reconnu comme étant un bon indicateur de synthèse des caractéristiques physico-chimiques des sols car il traduit bien la disponibilité en éléments nutritifs.

**TABEAU I** Les cotes attribuées pour chaque catégorie trophique selon la nomenclature des humus de Baize et Jabiol (1995)

Catégorie trophique	Cote
mor .....	0
dysmoder .....	1
moder .....	2
hémimoder .....	3
dysmull .....	4
oligomull .....	5
mésomull .....	6
mésomull à eumull .....	7
eumull .....	8
eumull à eumull calcique .....	9
eumull calcique .....	10
eumull carbonaté .....	11

Pour toutes ces raisons, nous avons choisi d'établir nos groupes socio-écologiques sur la base du lien entre les espèces et le type d'humus, ce qui revient à adopter une nomenclature presque identique à celle de la *Flore forestière française* (Rameau *et al.*, 1989). Dans le même temps, nous avons attribué à chaque catégorie une valeur chiffrée, sur une échelle linéaire, allant de 0 à 11 (tableau I, ci-contre) et correspondant à la nomenclature des humus de Baize et Jabiol (1995). De ce point de vue, la simili-

tude avec les répertoires d'Ellenberg *et al.* (1991) est plus grande. Cette façon de faire va faciliter les calculs et comparaisons dont il sera question plus loin<sup>(1)</sup>.

Seules quelques espèces très spécialisées ne croissent que sur un seul type d'humus, alors que de nombreuses autres sont largement indifférentes. En toute logique, il est donc indispensable de fournir les deux extrémités de la zone écologiquement compatible. Ce phénomène est accentué par le fait que notre gamme des exigences trophiques englobe aussi la zone de tolérance des espèces en vue de mieux cerner le concept de compatibilité entre divers groupes socio-écologiques constituant un relevé de végétation, comme nous le verrons plus loin. Le tableau II (ci-dessous) fournit quelques exemples.

**TABEAU II** Les cotes trophiques minimales et maximales de quelques espèces, suivant un gradient trophique ascendant

Taxon	Minimum	Maximum	Groupe
<i>Comarum palustre</i> .....	0	0	Mor
<i>Carex nigra</i> .....	0	2	Mor à moder
<i>Holcus mollis</i> .....	0	4	Mor à mull dystrophe
<i>Ilex aquifolium</i> .....	0	11	Mor à mull carbonaté
<i>Calamagrostis canescens</i> .....	1	2	Dysmoder à moder
<i>Agrostis canina</i> .....	1	6	Dysmoder à mull mésotrophe
<i>Fagus sylvatica</i> .....	1	11	Dysmoder à mull carbonaté
<i>Senecio sylvaticus</i> .....	2	5	Moder à mull oligotrophe
<i>Pulmonaria longifolia</i> .....	2	7	Moder à mull méso-eutrophe
<i>Acer pseudoplatanus</i> .....	2	11	Moder à mull carbonaté
<i>Agrostis stolonifera</i> .....	3	6	Moder mulleux à mull mésotrophe
<i>Hyacinthoides non scripta</i> .....	3	8	Moder mulleux à mull eutrophe
<i>Festuca gigantea</i> .....	4	8	Mull dystrophe à eutrophe
<i>Ranunculus ficaria</i> .....	4	11	Mull dystrophe à carbonaté
<i>Thalictrum flavum</i> .....	5	8	Mull oligotrophe à eutrophe
<i>Geranium robertianum</i> .....	5	11	Mull oligotrophe à carbonaté
<i>Lamium purpureum</i> .....	6	8	Mull mésotrophe à eutrophe
<i>Listera ovata</i> .....	6	11	Mull mésotrophe à carbonaté
<i>Lactuca perennis</i> .....	8	11	Mull eutrophe à carbonaté
<i>Quercus pubescens</i> .....	10	11	Mull calcique à carbonaté

Les espèces avec deux optima trophiques bien marqués aux extrémités de l'échelle traduisent vraisemblablement une réponse à des contraintes bien précises. Citons, par exemple, *Teucrium scorodonia* qui colonise les forêts acides en même temps que les pelouses sur roches calcaires. Il en serait de même pour *Sorbus aria* et *Sorbus torminalis*. Chez d'autres espèces, comme *Genista pilosa* et *Frangula alnus*, ce comportement peut s'expliquer par la présence de divers écotypes.

Jusqu'à ce point, on observe peu de différences avec la banque de données de Rameau *et al.* (1989) utilisées par le logiciel ECOFLORE (Bartoli *et al.*, 2000), si ce ne sont les adaptations

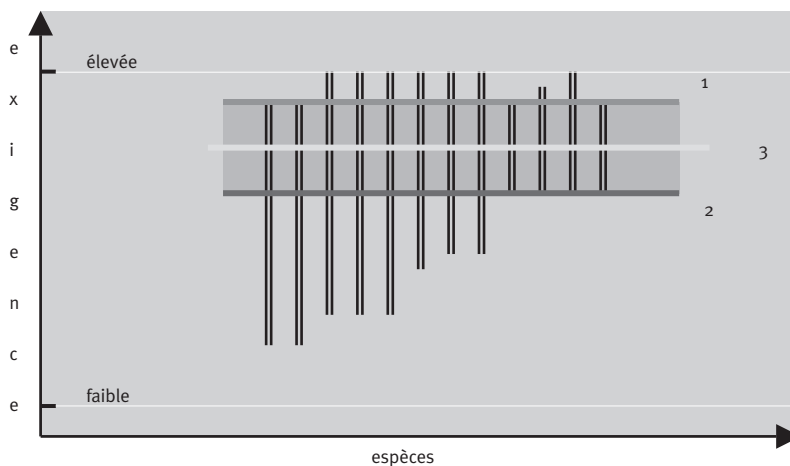
(1) Il est difficile d'insérer dans cette échelle les besoins en nitrate qui caractérisent certaines espèces. L'information se trouve ailleurs dans la banque de données de manière qualitative : espèce nitrocline ou nitrophile.

régionales et l'utilisation d'une échelle chiffrée. Mais les modes de calcul seront complètement différents, de même que l'interprétation des résultats.

La principale utilisation d'ECOFLORE réside dans le calcul d'une moyenne, pondérée ou non, des exigences trophiques et hydriques de l'ensemble des espèces d'un relevé ou d'un groupe de relevés exprimées par une valeur dénommée le "barycentre". Cette façon de faire est évidemment nécessaire lorsque l'on recherche un seul indicateur pour les exigences trophiques et hydriques. Dans notre approche, les exigences trophiques et hydriques indiquées par l'ensemble des espèces d'un relevé ou d'un groupe de relevés sont estimées séparément. L'expérience nous a en effet montré que les groupes socio-écologiques combinant des exigences hydriques et trophiques ne fournissent pas toujours des informations très précises. Cette façon de faire ne nous imposant plus le calcul d'une moyenne, nous préférons visualiser toute la gamme des exigences trophiques des espèces d'un relevé de végétation. Ceci est obtenu en croisant les tables Access®, contenant les relevés de végétation et la banque de données des exigences écologiques, avec une présentation graphique réalisée sur Excel® (figure 1, ci-dessous). Le principe en est simple : selon le gradient d'exigence, les espèces se positionnent par rapport à leur minimum et leur maximum. Il se dessine une zone d'exigence commune à toutes les espèces. Les limites inférieure et supérieure de cette zone commune cernent donc bien les caractéristiques de l'habitat pour le facteur considéré. Les résultats peuvent aussi se résumer par la moyenne, calculée au départ, des deux valeurs extrêmes de cette zone.

**FIGURE 1** **SCHÉMA THÉORIQUE ILLUSTRANT L'AGENCEMENT DES ESPÈCES D'UN RELEVÉ DE VÉGÉTATION SELON LA PALETTE DE LEUR EXIGENCE**

- 1- limite supérieure de la zone d'exigence commune
- 2- limite inférieure de la zone d'exigence commune
- 3- moyenne géométrique de la zone d'exigence commune



Les figures 2, 3, 4 et 5 (p. 317-318) illustrent ce mode de présentation. On y voit clairement que les relevés qu'elles intègrent sont constitués d'espèces ou de groupes socio-écologiques (indicateurs du niveau trophique) compatibles. Dans tous ces cas, on observe en effet une zone commune plus ou moins large couverte par toutes les espèces du relevé et qui, dans le cas présent, traduit le niveau trophique de la station. Comme chaque groupe socio-écologique a le même poids, quel que soit le nombre d'espèces qui le constitue, cette moyenne peut être assez largement différente de la moyenne arithmétique, car elle remet à leur juste place les groupes

FIGURE 2 LES EXIGENCES TROPHIQUES DES ESPÈCES PRÉSENTES DANS UN GROUPE DE RELEVÉS RELEVANT DU *LUZULO-QUERCETUM* (Noirfalise, 1984)

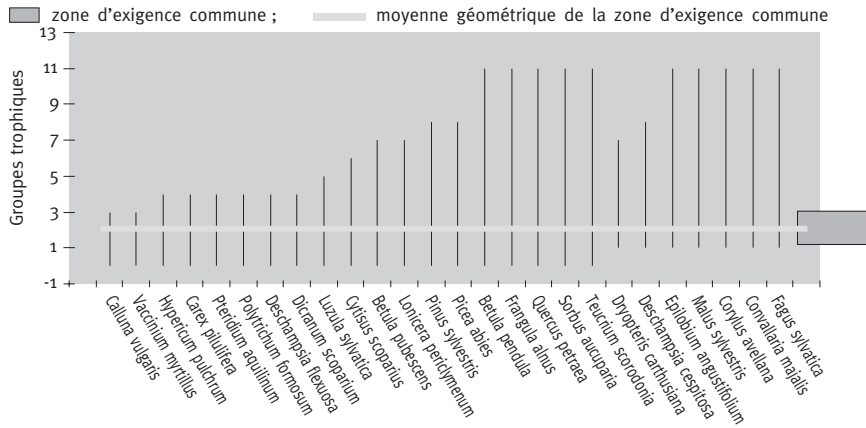


FIGURE 3 LES EXIGENCES TROPHIQUES DES ESPÈCES PRÉSENTES DANS UN GROUPE DE RELEVÉS RELEVANT DU *PULMONARIO-CARPINETUM TYPICUM*, VARIANTE ACIDE (Sougez, 1978)

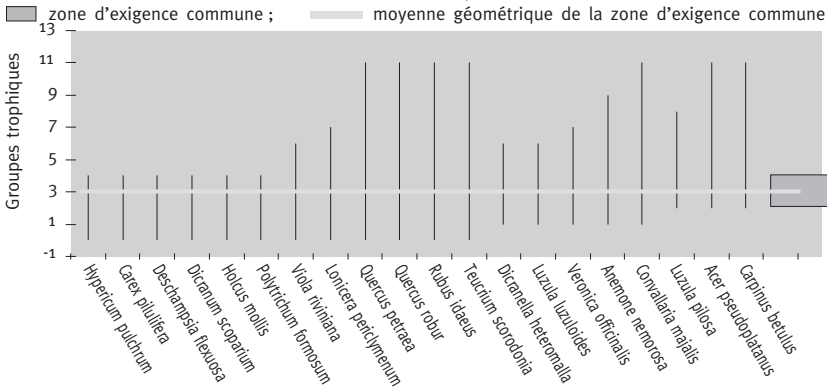
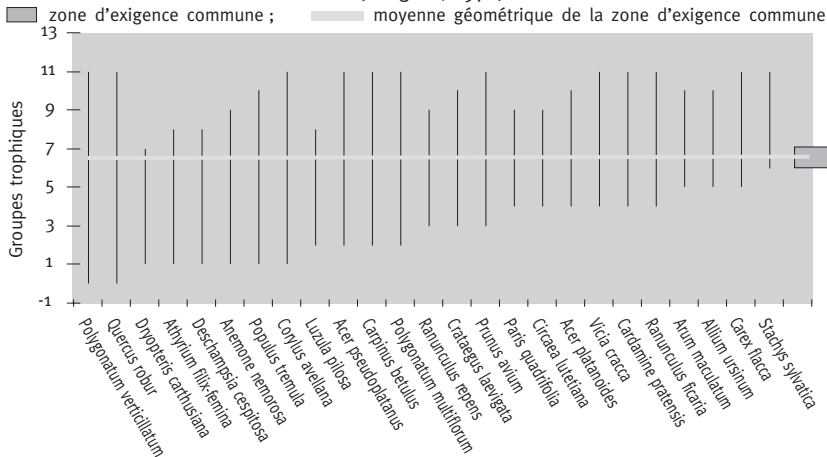
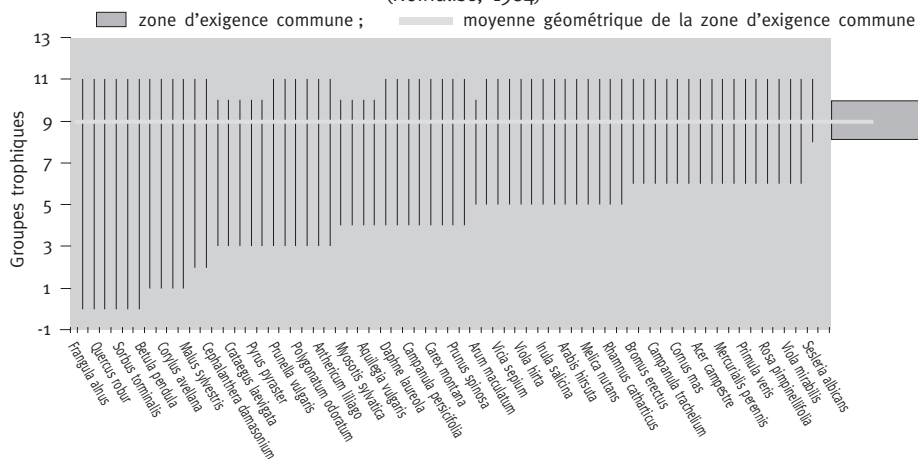


FIGURE 4 LES EXIGENCES TROPHIQUES DES ESPÈCES PRÉSENTES DANS UN GROUPE DE RELEVÉS RELEVANT DU *PULMONARIO-CARPINETUM* À *DESCHAMPSIA CESPITOSA*, VARIANTE EUTROPHE (Sougez, 1978)

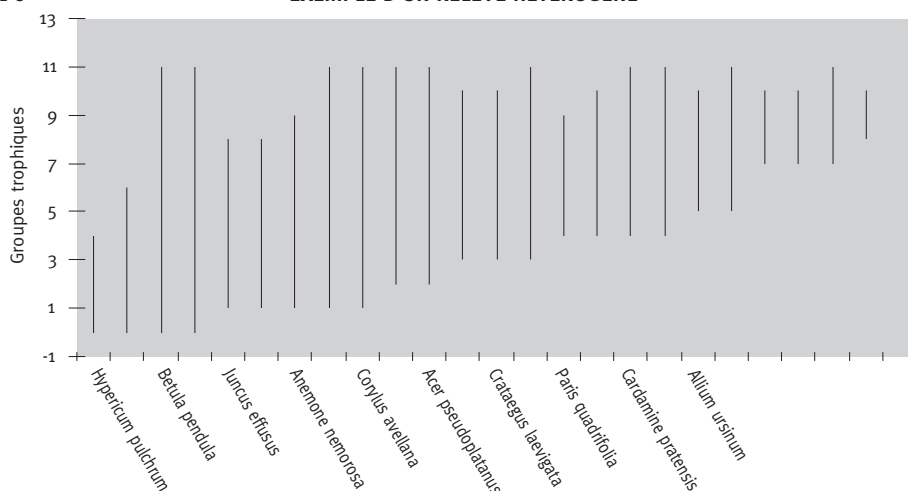




**FIGURE 5 LES EXIGENCES TROPHIQUES DES ESPÈCES PRÉSENTES DANS UN GROUPE DE RELEVÉS RELEVANT DU QUERCO-BUXETUM DANS LA VALLÉE DE LA MEUSE (Noirfalise, 1984)**



**FIGURE 6 EXEMPLE D'UN RELEVÉ HÉTÉROGÈNE**



socio-écologiques constitués d'espèces peu nombreuses mais porteuses d'un très bon caractère indicateur. On retrouve bien ici la définition du groupement phytosociologique qui est constitué par un cortège d'espèces qui végètent en un endroit donné en raison d'exigences écologiques identiques ou voisines. À notre sens, le respect strict de cette définition est fondamental. À l'opposé, la figure 6 (ci-dessus) illustre un exemple de relevé hétérogène qui montre clairement l'impossibilité de faire coexister des groupes socio-écologiques aussi différents. On a aussi la possibilité de prendre en compte l'abondance-dominance des espèces en observant les résultats obtenus avec diverses valeurs seuils.

### Les niveaux hydriques

Les groupes socio-écologiques traduisant divers niveaux hydriques sont en principe plus faciles à identifier que les groupes trophiques dans la mesure où ils sont souvent liés à une hydro-morphie, aux autres paramètres physiques du sol et à la topographie. Ils sont aussi clairement indiqués sur les cartes pédologiques au 1/20 000.

Ainsi Noirfalise (1984) établit la correspondance suivante entre les groupes hydriques qu'il préconise et les indications de la carte des sols de Belgique (Avril, 1978) :

- Les **xérophiles** exigent des sols à très faible capacité en eau utile, superficiels, sableux ou pierreux, associés ou non à de fortes pentes, le gley est absent ou à plus de 90 cm de profondeur ; classe de drainage a.
- Les **xéroclines** se retrouvent sur les sols à capacité réduite en eau utile, superficiels, de texture grossière (sables, limons caillouteux) ou de mauvaise conductivité hydrique ; classe de drainage b, le pseudogley ou le gley étant à plus de 90 cm de profondeur.
- Les **mésophiles** croissent sur les sols à bonne capacité en eau utile, profonds et bien aérés ; classe de drainage c, le pseudogley ou le gley étant à plus de 60-80 cm de profondeur.
- Les **hygroclines** se retrouvent sur des sols à drainage imparfait avec excès d'eau en hiver ; classe de drainage d, le pseudogley débutant à 30 cm de profondeur ou le gley à 80 cm de profondeur.
- Les **hygrophiles** exigent des sols à mauvais drainage, avec excès d'eau toute l'année ; classe de drainage e, f, g, h, i (pseudogley ou gley débutant entre 0 et 30 cm).

Comme pour les exigences trophiques, les termes avec suffixes "*cline*" et "*phile*" qui, respectivement, traduisent une « **préférence pour** » ou une plus ou moins grande « **exigence** » ne sont plus appropriés pour traduire un gradient chiffré d'exigence en eau. Les deux derniers groupes socio-écologiques se recouvrent assez bien. Finalement, nous avons opté pour une échelle linéaire à 7 niveaux (tableau III, ci-dessous) équivalents à ceux fournis par la *Flore forestière française*<sup>(2)</sup>.

TABLEAU III Les cotes (C) attribuées pour chaque classe de drainage (DR) et groupe hydrique

Niveau hydrique du sol	DR	Groupe	C
— Très secs en permanence . . . . .	a	Xérophiles	0
— Secs, surtout en été (gley ou pseudogley à plus de 90 cm)	b	Méso-xérophiles	1
— Bonne capacité en eau utile, sol profond et bien aéré (pas de gley ni de pseudogley à moins de 60-80 cm) . . . . .	c	Mésophiles	2
— Sols frais, avec un assèchement estival possible . . . . .	c-d	Méso-hygroclines	3
— Drainage imparfait avec excès d'eau en hiver (gley débutant à 80 cm ou pseudogley débutant à 30 cm)	d	Hygroclines	4
— Humides en permanence (gley ou pseudogley débutant à moins de 30 cm) . . . . .	h-e-i-f	Méso-hygrophiles	5
— Inondés en permanence . . . . .	g	Hygrophiles	6

L'information se trouve dans un autre fichier de la banque de données.

Seules quelques espèces très spécialisées ont des exigences hydriques très précises. À l'opposé, les espèces largement indifférentes sont nombreuses. Comme pour le niveau trophique, il est donc indispensable de fournir les deux valeurs extrêmes de la gamme des exigences. Le tableau IV (p. 320) fournit quelques exemples.

(2) Il est difficile d'insérer dans cette échelle les besoins particuliers suivants :

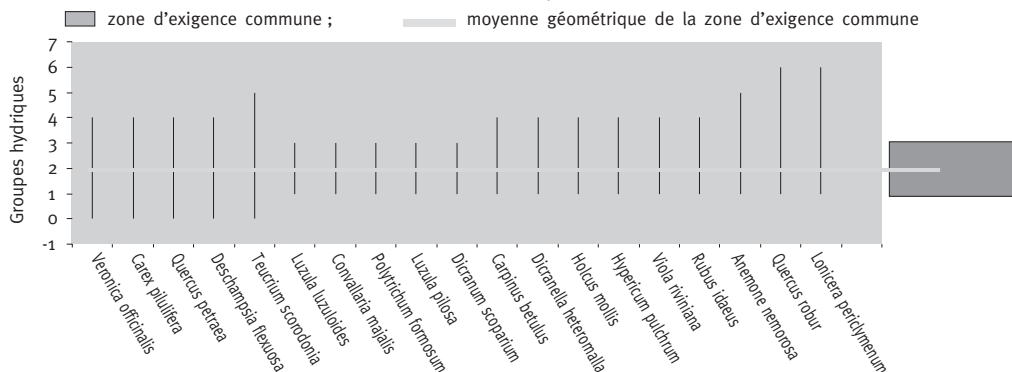
- les espèces **fontinales** qui sont des hygrophiles, liées à des sols constamment baignés par des venues aquifères, oxygénées et fraîches ;
- les espèces **ripicoles** qui se développent sur les berges des cours d'eau ou des plans d'eau ; hygroclines ou hygrophiles, elles sont adaptées à des sites fréquemment inondés par des crues ;
- les espèces **hygrosciaphiles** qui sont souvent des mésophiles ou des hygroclines se développant sous couvert forestier très fermé, associées à des topoclimats peu ensoleillés avec une humidité de l'air élevée.

**TABEAU IV Les cotes hydriques minimales et maximales de quelques espèces suivant un gradient ascendant**

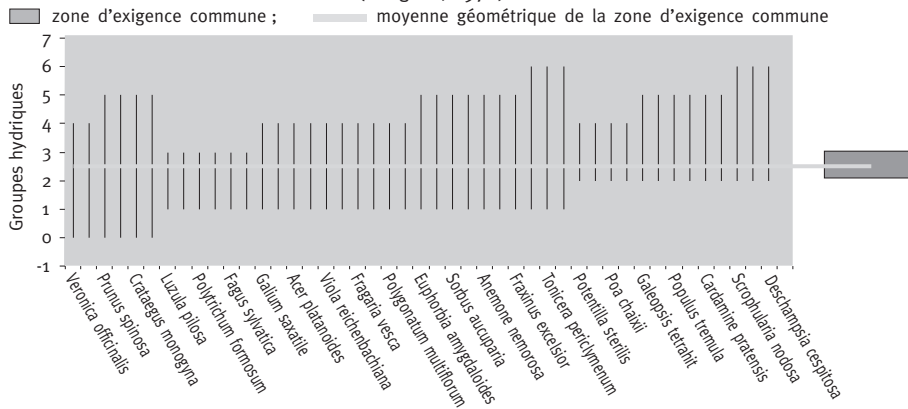
Taxon	Minimum	Maximum	Groupe
<i>Amelanchier ovalis</i> . . . . .	0	1	Xérophile à méso-xérophile
<i>Buxus sempervirens</i> . . . . .	0	2	Xérophile à mésophile
<i>Valeriana officinalis</i> . . . . .	0	3	Xérophile à méso-hygrocline
<i>Deschampsia flexuosa</i> . . . . .	0	4	Xérophile à hygrocline
<i>Calluna vulgaris</i> . . . . .	0	6	Xérophile à hygrophile
<i>Luzula campestris</i> . . . . .	1	3	Méso-xérophile à méso-hygrocline
<i>Acer platanoides</i> . . . . .	1	4	Méso-xérophile à hygrocline
<i>Hedera helix</i> . . . . .	1	5	Méso-xérophile à méso-hygrophile
<i>Genista anglica</i> . . . . .	1	6	Méso-xérophile à hygrophile
<i>Pyrola minor</i> . . . . .	2	2	Mésophile
<i>Lampsana communis</i> . . . . .	2	3	Mésophile à méso-hygrocline
<i>Acer pseudoplatanus</i> . . . . .	2	4	Mésophile à hygrocline
<i>Festuca gigantea</i> . . . . .	2	5	Mésophile à méso-hygrophile
<i>Dryopteris carthusiana</i> . . . . .	2	6	Mésophile à hygrophile
<i>Cardamine pratensis</i> . . . . .	3	5	Méso-hygrocline à méso-hygrophile
<i>Ranunculus repens</i> . . . . .	3	6	Méso-hygrocline à hygrophile
<i>Petasites hybridus</i> . . . . .	4	5	Hygrocline à méso-hygrophile
<i>Carex paniculata</i> . . . . .	4	6	Hygrocline à hygrophile
<i>Veronica beccabunga</i> . . . . .	5	6	Méso-hygrophile à hygrophile
<i>Menyanthes trifoliata</i> . . . . .	6	6	Hygrophile

Les figures 7, 8 et 9 (ci-dessous et p. 321) viennent confirmer que tout ce qui a été mis en évidence pour le niveau trophique concerne également le niveau hydrique. La figure 10 (p. 321) mérite un commentaire supplémentaire car elle se caractérise par l'absence d'une zone d'exigence commune si ce n'est que les maxima des espèces les moins exigeantes sont égaux aux minima des espèces les plus exigeantes. Il s'agit là d'un cas limite d'homogénéité au sein de l'aire du relevé ou d'un groupe de relevés.

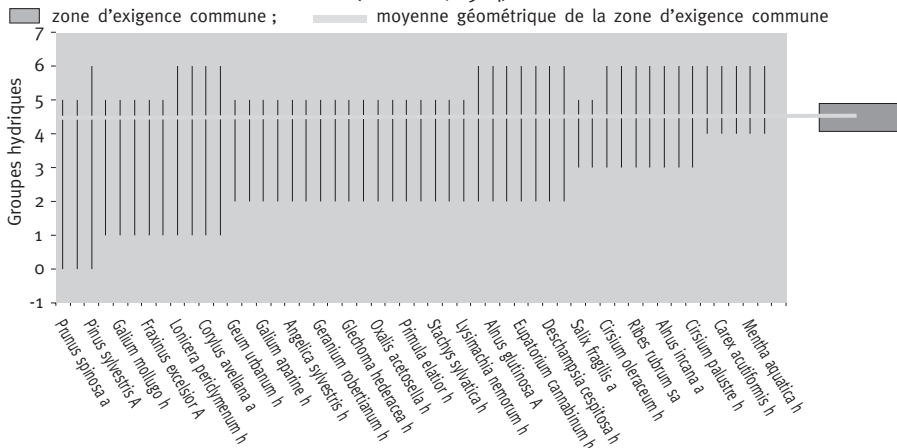
**FIGURE 7 LES EXIGENCES HYDRIQUES DES ESPÈCES PRÉSENTES DANS UN GROUPE DE RELEVÉS RELEVANT DU PULMONARIO-CARPINETUM TYPICUM (Sougnez, 1978)**



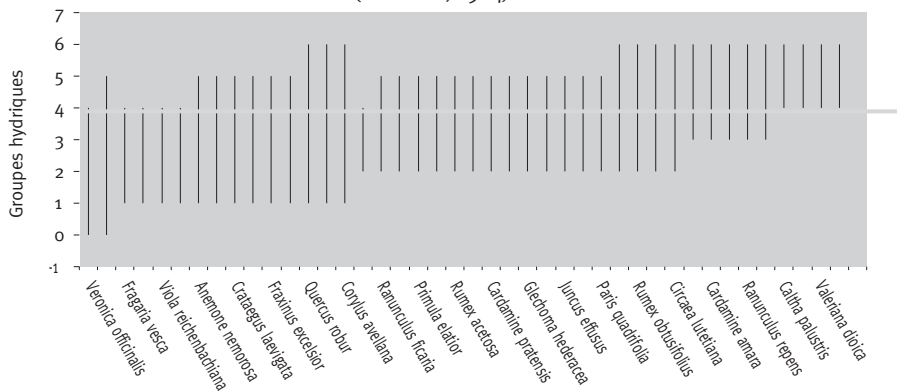
**FIGURE 8 LES EXIGENCES HYDRIQUES DES ESPÈCES PRÉSENTES DANS UN GROUPE DE RELEVÉS RELEVANT DU *PULMONARIO-CARPINETUM* À *DESCHAMPSIA CESPITOSA* (Sougnez, 1978)**



**FIGURE 9 LES EXIGENCES HYDRIQUES DES ESPÈCES PRÉSENTES DANS UN GROUPE DE RELEVÉS RELEVANT DU *CARICI REMOTAE* - *ALNETUM* (Noirfalise, 1984)**



**FIGURE 10 LES EXIGENCES HYDRIQUES DES ESPÈCES PRÉSENTES DANS UN GROUPE DE RELEVÉS RELEVANT DU *CARICI REMOTAE* - *ALNETUM*, AVEC MICRO-VARIATION DE RELIEF (Noirfalise, 1984)**



## DISCUSSION

### Résultats obtenus avec l'échantillon test

Le présent travail avait pour objectif de développer et de tester une méthode phytosociologique assistée par ordinateur et destinée à constituer des assemblages cohérents des groupes socio-écologiques constituant les groupements phytosociologiques. Tout en étant objective, cette méthode se devait aussi d'être simple et utilisable par des non-spécialistes de la phytosociologie. L'originalité de notre approche réside essentiellement dans le concept d'une construction de graphiques assistée par ordinateur qui permet de visualiser rapidement les amplitudes des exigences trophiques ou hydriques des espèces présentes dans un relevé ou un groupe de relevés et d'en établir un diagnostic.

Les tests réalisés montrent clairement la facilité de la méthode en même temps que son respect de la logique phytosociologique. Elle peut être utilisée en tout début du traitement des données afin de détecter éventuellement des erreurs de détermination, de vérifier l'homogénéité du relevé ou encore la cohérence d'une série de relevés effectués dans des individus de groupement à première vue semblables. À l'opposé, elle est aussi intéressante pour tester la validité écologique des groupes qui se dégagent des traitements statistiques comme les ordinations ou les groupements.

### Indicateurs et échelles de mesures : limites de la méthode

Le classement sur une échelle linéaire de valeurs discrètes ne doit pas donner l'illusion d'une parfaite précision, comme c'est de règle pour toute tentative de normalisation dans le domaine biologique. La progression n'est d'ailleurs pas linéaire en ses deux extrémités : la zone couverte par le mor est bien plus large, par exemple, que celle relative au mull mésotrophe à eutrophe. À l'inverse, on observe un tassement au niveau des mulls calcique et carbonaté. Les chiffres avancés pour les valeurs les plus basses et les plus hautes traduisent moins une quantité d'éléments nutritifs ou d'eau disponibles qu'un déséquilibre du substrat en tel ou tel élément. Mis à part l'existence d'écotypes, les espèces avec deux optima trophiques ou hydriques bien marqués aux extrémités de l'échelle traduisent vraisemblablement une réponse de ces espèces à des caractéristiques édaphiques bien précises et différentes mais fournissent la même contrainte écologique.

Les espèces qui manifestent des différences dans leurs exigences trophiques selon l'eau du sol ou l'inverse sont plus complexes à cerner. Cette manifestation se retrouve souvent chez les espèces à large amplitude géographique qui ont développé des écotypes ou lorsque les insuffisances trophiques sont compensées par une meilleure disponibilité en eau ou inversement, suivant les types de substrat disponibles en interaction avec les climats locaux. Cette difficulté est le plus souvent levée par l'adaptation des exigences écologiques contenues dans la banque de données à une région phytogéographique bien précise. Certains cas restent néanmoins difficiles à codifier. La prise en compte de ces comportements spécifiques n'est pas encore programmée dans la banque de données.

L'option d'encoder les données d'une espèce en prenant comme base la fourchette de valeurs correspondant non pas à son optimum écologique mais à sa plage de tolérance peut introduire une moindre précision. Néanmoins, cette façon de faire s'inscrit mieux dans la réflexion à la base du projet : identifier d'une manière claire et objective la zone de compatibilité entre divers groupes socio-écologiques constituant un individu de groupement. L'imprécision de l'information écologique qui en découle n'intéresse qu'un petit nombre d'espèces : essentiellement celles pour lesquelles la plage de tolérance s'écarte très fortement d'un seul côté de la zone optimale. Le

meilleur exemple à cet égard est celui de *Sorbus aucuparia* dont l'optimum se situe entre le mor et le mull dystrophe, mais qui tolère toutes les autres conditions édaphiques.

Lorsque les maxima des espèces les moins exigeantes sont égaux aux minima des espèces les plus exigeantes, on est à la limite de compatibilité des groupes socio-écologiques. Ce phénomène peut découler d'une connaissance insuffisante des exigences de certaines espèces, de la non-prise en compte de l'existence de facteurs de compensation, de l'existence de micro-variations du relief et, enfin, d'une distribution inégale des éléments nutritifs. Un relevé implanté par erreur sur une zone hétérogène est également possible. Cette erreur est d'autant plus probable que l'écart entre les maxima des espèces les moins exigeantes et les minima des espèces les plus exigeantes est plus important.

Il reste des problèmes à résoudre au niveau de la banque de données en ce qui concerne quelques espèces particulières et la prise en compte des optima doubles. De son côté, l'appli-catif informatique qui permet de visualiser rapidement les exigences écologiques est lui aussi perfectible. Cet ensemble s'insère dans un processus itératif, la mise en évidence de l'originalité floristique d'un groupement pouvant déboucher sur l'acquisition d'une meilleure connaissance des exigences des espèces. Par étapes successives, l'ensemble du modèle va s'améliorer.

La banque de données en elle-même ne peut être correcte qu'au sein d'un territoire écologique bien précis, les exigences édaphiques pouvant varier selon les conditions climatiques et inversement. À l'avenir, on pourrait donc être confronté à la multiplication des banques de données ; les difficultés de gestion qui en résulteraient pourraient être résolues par le développement de systèmes d'information géographique, combinés à une banque de connaissance.

## CONCLUSIONS

L'originalité du présent travail réside surtout dans la recherche d'une méthode phytosociologique assistée par ordinateur et destinée à constituer des assemblages cohérents des groupes socio-écologiques constituant des groupements phytosociologiques bien précis et en équilibre fonctionnel. À ces derniers, on doit pouvoir opposer les groupes socio-écologiques traduisant une évolution régressive à la suite de perturbations diverses ou encore traduisant une très grande hétérogénéité du milieu.

La méthode peut être utilisée en tout début du traitement des données afin de détecter éventuellement des erreurs de détermination, de vérifier l'homogénéité du relevé ou encore la cohérence d'une série de relevés effectués dans des individus de groupement à première vue semblables. À l'opposé, elle est aussi intéressante pour tester la validité écologique des groupes qui se dégagent des traitements statistiques.

La banque de données est perfectible et évolutive dans l'espace et le temps. Un logiciel convivial permettant d'obtenir rapidement les graphiques présentés ici et un maximum d'informations complémentaires, en fonction de diverses options au choix des utilisateurs, est en cours d'écriture. Tous deux seront disponibles en fin d'année 2006, sur le site internet de l'unité des Eaux et Forêts de l'université catholique de Louvain, à Louvain-la-Neuve.

Freddy DEVILLEZ  
Unité des Eaux et Forêts  
Département des Sciences du Milieu  
et de l'Aménagement du Territoire  
UNIVERSITÉ CATHOLIQUE DE LOUVAIN  
Place Croix du Sud, 2 bte 9  
B-1348 LOUVAIN-LA-NEUVE (BELGIQUE)

## BIBLIOGRAPHIE

- AVRIL (P.). — Légende de la carte des sols de la Belgique. — Gembloux : Sciences du Sol, Faculté des Sciences agronomiques, 1978. — 15 p.
- BAIZE (D.), JABIOL (B.). — Guide pour la description des sols. — Paris : INRA, 1995. — 375 p.
- BARTOLI (M.), LARGIER (G.). — Utilisation pratique de la *Flore forestière française* pour réaliser un diagnostic écologique. — *Bulletin technique de l'ONF*, n° 23, 1992, pp. 55-72.
- BARTOLI (M.), TRAN-HA (M.), LARGIER (G.), DUMÉ (G.), LARRIEU (L.). — ECOFLORE, un logiciel simple de diagnostic écologique. — *Revue forestière française*, vol. LII, n° 6, 2000, pp. 530-547.
- BERSIER (L.F.), MEYER (D.R.). — Relationships between bird assemblages, vegetation structure and floristic composition of mosaic patches in riparian forests. — *Rev. Ecol.-Terre Vie*, vol. 50, 1995, pp. 15-32.
- BRAUN-BLANQUET (J.), ROUSSINE (N.), NEGRE (R.), EMBERGER (L.). — Les groupements végétaux de la France méditerranéenne. — CNRS, 1952. — 297 p.
- DECONCHAT (M.), VALENT (G.). — Effet des perturbations du sol et de la mise en lumière occasionnées par l'exploitation forestière sur la flore à une échelle fine. — *Annals of Forest Science*, vol. 58, 2001, pp. 315-328.
- DE TILLESSE (M.), DEVILLEZ (F.). — Modélisation du niveau trophique des sols forestiers : évaluation du pH en fonction des groupements phytosociologiques. — *Annales des Sciences forestières*, vol. 52, 1995, pp. 353-364.
- DU BUS DE WARNAFFE (G.), DEVILLEZ (F.). — Quantifier la valeur écologique des milieux pour intégrer la conservation de la nature dans l'aménagement des forêts : une démarche multicritères. — *Annals of Forest Science*, vol. 59, 2002, pp. 369-387.
- DUVIGNEAUD (P.). — La Variabilité des associations végétales. — *Bulletin de la Société royale de Botanique de Belgique*, vol. 78, 1946, pp. 107-134.
- ELLENBERG (H.), WEBER (H.E.), DÜLL (R.), WIRTH (V.), WERNER (W.), PAULISSEN (D.). — Zeigenwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. — *Scripta Geobotanica*, vol. 18, 1991, pp. 1-248.
- JERMY (A.C.), TUTIN (T.G.). — British sedges : a handbook to the species of *Carex* found growing in the British Isles. — London : Botanical Society of the British Isles, 1968. — 199 p.
- LAMBINON (J.), DELVOSALLE (L.), DUVIGNEAUD (J.). — Nouvelle flore de la Belgique, du Grand-Duché de Luxembourg, du Nord de la France et des Régions voisines. — Meise : Jardin botanique national de Belgique, 2004. — 1167 p.
- LARSON (B.C.), OLIVER (C.D.). — Forest Stand dynamics. — Update edn. — New York : John Wiley and sons Inc., 1996. — 520 p.
- NOIRFALISE (A.). — Les stations forestières de Belgique. — Gembloux : Presses agronomiques de Gembloux, 1984. — 234 p.
- RAMEAU (J.-C.), MANSION (D.), DUMÉ (G.). — Flore forestière française : guide écologique illustré. I. Plaines et collines. — Paris : Institut pour le Développement forestier, 1989. — 1785 p.
- RAUNKIAER (C.). — The Life Forms of Plants and Statistical Plant Geography. — London : Oxford University Press, 1934. — 632 p.
- TANGHE (M.). — Les groupes écologiques forestiers de la Gaume. — Liège : Les Presses de Lejeunia, 1967. — 64 p.
- TANGHE (M.), GODART (M.-F.). — Les groupes écologiques. In : Le fichier écologique des essences. pp. 27-37. — Namur : Ministère de la Région wallonne, 1991. — Vol. I, 45 p.

---

**COMPOSITION DES GROUPEMENTS PHYTOSOCIOLOGIQUES ET EXIGENCES ÉCOLOGIQUES DES ESPÈCES QUI LES CONSTITUENT (Résumé)**

Depuis les premières conférences internationales sur l'environnement et la gestion durable des forêts, la demande européenne d'identifier le plus exactement possible l'originalité des habitats encore en place, de contrôler leur conservation, voire leur restauration, s'est faite de plus en plus pressante.

Dans les pays d'Europe occidentale, on connaît relativement bien les principales exigences écologiques des espèces grâce à des travaux de compilation importants dont le plus clair et le mieux illustré est celui de Rameau *et al.* (1989). Plus tard, Bartoli *et al.* (2000) mettent au point le logiciel "ECOFLORE". L'originalité du présent travail par rapport à celui de nos prédécesseurs réside dans l'adoption d'une banque informatisée de données sous format numérique et adaptée au territoire couvert par la Nouvelle flore de la Belgique et des Régions voisines (Lambinon *et al.*, 2004). L'utilisation combinée de deux logiciels du commerce permet de visualiser rapidement les gammes communes des exigences hydriques et trophiques de toutes les espèces d'un relevé ou d'un groupe de relevés. Le repérage et le classement des groupes socio-écologiques assisté par ordinateur permettent de constituer des assemblages bien précis dont il faut apprécier la cohérence et la fonctionnalité.

**PHYTOSOCIOLOGICAL COMMUNITY COMPOSITION AND ECOLOGICAL REQUIREMENTS OF THEIR CONSTITUENT SPECIES (Abstract)**

Since the first international conferences on the environment and sustainable forest management were held, there has been a growing demand in Europe for very accurate identification of the originality of habitats still in existence as well as for control over their conservation, or even restoration.

The main ecological requirements of the species in the Western European countries are fairly well known thanks to major compilations, the clearest and best illustrated of which is by Rameau *et al.* (1989). Later on, Bartoli *et al.* (2000) developed the "ECOFLORE" software. The original feature of our work by comparison with that of our predecessors is the use of computerised data base whose contents are in digital format and adapted to the land base covered by the *Nouvelle flore de la Belgique et des Régions voisines* (Lambinon *et al.*, 2004). By using two commercially available applications in combination, the water and trophic requirements shared by all species in one survey or a group of surveys can be quickly visualised. Computer-assisted identification and classification of socio-ecological communities can be used to build precise associations whose consistency and functionality must be assessed.

---