

ÉCOLOGIE D'UN MASSIF SUR SOLS HYDROMORPHES : LA FORÊT DE CHARMES (VOSGES)

CONTRIBUTION A LA MISE AU POINT D'UNE MÉTHODE D'ÉTUDE DYNAMIQUE (1)
DU MILIEU FORESTIER

G. AUSSENAC et M. BECKER

*Station de Sylviculture et de Production,
Laboratoire de Botanique forestière,
Centre national de Recherches forestières, 54 - Nancy
Institut national de la Recherche agronomique*

SOMMAIRE

Ce travail a été entrepris pour étudier l'écologie de la forêt de Charmes (Vosges). Il s'agit d'un type de forêt établi sur sols hydromorphes qui se sont développés sur les marnes du Lettenkhole (Muschelkalk) ou sur alluvions plus ou moins argileuses. L'étude de la végétation a été effectuée parallèlement à l'étude des sols (299 relevés écologiques). Des précisions intéressantes ont pu être apportées sur les types de sols rencontrés : il s'agit essentiellement de sols lessivés à pseudogley, de sols lessivés à fragipan et de pélosols-pseudogleys. Ces deux derniers types sont encore mal connus en France. Pour l'interprétation écologique, deux méthodes ont été utilisées et comparées : la méthode des groupes écologiques statistiques et une méthode mathématique basée sur l'analyse des composantes principales.

Une cartographie des nappes d'espèces sociales a été réalisée en vue de préciser leur écologie.

1. — SITUATION GÉOGRAPHIQUE

La forêt communale de Charmes (Vosges) est située sur la rive droite de la Moselle, à une quarantaine de kilomètres au sud-est de Nancy.

Elle a une superficie de 1 260 ha, et s'intègre au vaste massif de Charmes qui couvre environ 7 500 ha.

(1) Par étude dynamique, il faut entendre étude au cours de laquelle sont parcourues, une seule fois, un grand nombre de stations réparties sur toute la surface prospectée.

La forêt est orientée ouest-est, perpendiculairement à la Moselle. Elle s'étend sur environ 7 km de long et 1,5 à 2,5 km de large.

Son extrémité ouest n'est qu'à 1 200 m de la Moselle qui traverse à cet endroit la ville de Charmes. L'extrémité est rejointe par le Loro, petit affluent de la Moselle.

La région qui s'étend au sud-ouest de la forêt est occupée par des cultures variées et des prairies. Au nord-est, on trouve essentiellement des prairies.

L'essence principale, du point de vue économique, est le Chêne ; on y trouve le Rouvre et le Pédonculé. Le Hêtre est beaucoup plus localisé. Parmi les essences secondaires, le Charme domine nettement. Viennent ensuite le Bouleau, le Tremble, le Frêne, l'Aune glutineux.

2. — LES FACTEURS DU MILIEU

2.1. — Topographie

La forêt de Charmes est une forêt de plaine ; son altitude varie entre 290 m (20 m au-dessus de la Moselle) et 350 m. Cette altitude est atteinte après 5 km de montée en pente douce (en moyenne 1,2 %).

A l'est de ce vaste plateau, l'altitude retombe assez rapidement à 290 m, la pente moyenne est alors de 4 %.

Sur le versant ouest de la forêt coulent deux ruisseaux : le ruisseau de la Fontaine Gaufy (et ses quelques affluents) et le ruisseau du Genêt, qui constitue la limite nord du massif étudié.

Ce système hydrographique semblerait, *a priori*, satisfaisant. Pourtant, la présence continue à faible profondeur d'un niveau fortement argileux rend pratiquement nul le drainage naturel de la zone située entre ces deux ruisseaux.

Il existe en outre un réseau de fossés de drainage. Mais sa densité est faible et il n'est plus entretenu depuis longtemps. Il ne permet donc pas d'assurer l'écoulement correct des excès de précipitations. D'importantes surfaces sont rapidement engorgées.

Sur le versant est, une demi-douzaine de petits ruisseaux parallèles plongent vers le Loro. Ils ont creusé au cours des temps de profondes ravines, parfois très escarpées, que les habitants appellent des « gouttes ». Si, dans cette partie de la forêt, la pente générale n'est que de 4 %, on trouve des pentes beaucoup plus fortes sur les flancs de ces « gouttes ».

2.2. — Géologie

La carte géologique au 1/80 000 (1835, révisée en 1911) indique deux formations. Le versant est de la forêt repose sur Muschelkalk supérieur ou Lettenkhole. C'est une sorte de terme de passage entre le Keuper et le Muschelkalk. Il est constitué

par des marnes très argileuses, verdâtres le plus souvent, mais parfois brunes, et renferme fréquemment des plaquettes de calcaire dolomitique.

Le reste de la forêt, plus des 2/3 en superficie, repose sur « Alluvions ». La description de ces alluvions est fort imprécise ⁽¹⁾ dans la notice de la carte. La présente étude a permis d'apporter des éclaircissements à ce sujet (voir Géomorphologie).

2.3. — Climat

Dans le but de bien situer la forêt de Charmes dans le contexte forestier de l'est de la France, il est utile de rappeler brièvement les caractéristiques du climat lorrain et de donner les normales de températures et de pluviométrie pour la région considérée.

La forêt de Charmes est soumise au climat lorrain que l'on qualifie de semi-continental. Les données climatologiques disponibles sont celles des postes de Charmes et de Mirecourt, localité située 15 km à l'ouest ; les deux postes se trouvent dans le bassin de la Moselle, à la même altitude.

Pluviométrie

Les normales des précipitations mensuelles ⁽²⁾ relevées à Charmes et à Mirecourt sont réunies dans le tableau 1. On relève deux maxima, un en juin-juillet et l'autre en octobre. L'hiver est la saison la moins humide, mais le nombre moyen de jours de pluie n'est pas plus faible.

Températures

Les normales de températures ⁽²⁾ ne sont connues que pour Mirecourt mais elles sont acceptables pour Charmes en raison de la proximité et de la similitude des autres conditions (Bassin de la Moselle, altitude identique, précipitations mensuelles et annuelles semblables). La température annuelle moyenne est de 9,3 °C. Le mois le plus froid est janvier (0,1 °C), le mois le plus chaud est juillet (18,6 °C) (tableau 1).

Il n'existe pas de données sur les températures extrêmes mais la comparaison des normales de températures à Mirecourt et à Nancy permet d'avoir une idée à ce sujet (tableau 1).

Pour préciser les conditions de végétation du massif forestier de Charmes, l'évapotranspiration potentielle a été évaluée, à l'aide des données du poste de Mire-

⁽¹⁾ Il est un fait que les premiers géologues ont un peu négligé les phénomènes géologiques récents, d'ailleurs fort complexes. Les formations qui leur correspondent sont souvent peu épaisses, mais, du fait qu'elles sont superficielles, elles conditionnent aussi fortement l'écologie d'une station qu'une assise géologique importante. Il est donc indispensable au pédologue, à l'écologiste au sens large, de mieux comprendre l'histoire récente du milieu qu'il étudie.

⁽²⁾ Calculées sur 30 ans : 1901-1930.

TABLEAU 1

Données climatologiques

		J	F	M	A	M	J	Jt	A	S	O	N	D	Année
Pluie (en mm)	Charmes ...	49	43	49	50	64	74	74	62	64	79	65	57	730
	Mirecourt ..	51	46	52	49	65	75	75	64	65	78	67	61	748
Nombre moyen de jours de pluie à Mirecourt		14	12	12	13	12	12	12	13	12	14	15	15	157
Normales des températures moyennes à Mirecourt (en °C).....		0,1	2,0	4,5	9,1	12,8	16,4	18,6	18,1	14,8	9,8	4,8	0,9	9,3
Normales des températures moyennes à Nancy		0,3	2,1	4,8	9,3	12,9	16,6	18,5	18,1	14,8	9,8	4,8	1,1	9,4
Moyennes des températures minimales à Nancy		-2,3	-1,6	0,0	4,4	7,7	11,3	13,2	12,6	9,6	5,8	1,9	-1,3	5,1
Moyennes des températures maximales à Nancy		2,9	5,8	9,6	14,2	18,1	21,9	23,8	23,6	20,0	13,8	7,7	7,7	13,7
Valeur de l'E.T.P. en mm (Turc)		0,3	9,4	27,9	58,8	90,2	107,8	109,9	93,1	61,9	31,4	12,5	2,4	605,6

court et de certaines données du poste climatologique de Nancy. Pour cette évaluation, la formule de TURC a été utilisée (1962) : $ETP = 0,40 (I_g + 50) \cdot \frac{t}{t+15}$, où t = Température de l'air sous abri en °C pendant la période considérée, soit pour chaque mois. I_g = radiation globale d'origine solaire, en petites calories/cm²/jour.

Les valeurs mensuelles de l'ETP (en mm) sont consignées dans le tableau 1.

Si on estime, comme le fait THORNTHWAITÉ, à 100 mm la réserve en eau du sol, la sécheresse se fera sentir pendant les mois de juillet et d'août.

2.4. — *Facteurs biotiques*

L'action de l'Homme sur la forêt de Charmes a été importante : cette question sera approfondie dans le chapitre concernant l'histoire du massif et les aménagements successifs qui lui furent appliqués.

Le gibier est abondant (Chevreuil, Sanglier). On manque cependant de données précises sur son importance. Elle ne semble pourtant pas excessive à l'heure actuelle ; en effet, les quelques reboisements résineux effectués en plusieurs endroits de la forêt en ont peu souffert.

Par ailleurs, la forêt de Charmes n'attire que peu de promeneurs. Le réseau de chemins est insuffisant et surtout en très mauvais état ; le débardage par temps pluvieux sur ces sols très argileux en est la cause essentielle. D'autre part, les sous-bois sont fréquemment très mouilleux, souvent envahis par des ronces et des buissons épineux. Enfin, il faut signaler la présence, dès le printemps, d'innombrables moustiques sur toute l'étendue de la forêt.

Tous ces faits concourent, actuellement au moins, à faire de ce massif un site peu touristique.

2.5. — *Histoire rapide de la forêt*

La forêt de Charmes est une forêt communale. Les aménagements qui lui furent appliqués au cours des temps, et plus précisément ces cent dernières années, ont été un compromis entre les soucis de suivre des règles de sylviculture *a priori* plus satisfaisante, et les préoccupations financières de la commune propriétaire.

Le document le plus ancien qui ait été consulté est un aménagement de 1869. Jusqu'à cette époque, l'ensemble du massif était traité en taillis-sous-futaie, à période de passage de 26 ans. Le nouvel aménagement de 1869 constate la pauvreté et la mauvaise composition des massifs. Au vu de l'état et des dimensions de certaines vieilles réserves, l'auteur estimait que cette situation était due essentiellement au mode de traitement antérieur ; celui-ci aurait favorisé la substitution des essences secondaires du taillis (Charme, Bouleau, Tremble, Frêne...) aux essences considérées d'élite (Chêne, Hêtre).

L'aménagiste réussit à faire adopter par la commune la conversion en futaie pleine, conformément à la doctrine généralement admise à l'époque. Cette conversion

devait être acquise au cours d'une révolution transitoire de 120 ans, recouvrant 4 périodes de 30 ans. La forêt a été alors divisée en quatre affectations. Durant la première période, trois affectations devaient continuer à être parcourues en coupes de taillis-sous-futaie ; la quatrième seule devait être parcourue en coupes de « transformation ».

En fait, dès 1882, le Service forestier constate que cette période de conversion de 30 ans pour une affectation est trop courte. Les coupes de régénération trop brutales entraînent un envahissement par des espèces herbacées sociales et une insuffisance de régénération. Par ailleurs, la commune est peu favorable à ce nouvel aménagement qui trouble les habitudes locales. Aussi, l'aménagement est-il révisé en 1882 ; le traitement en taillis-sous-futaie est rétabli pour trois affectations et la quatrième est constituée en quart en réserve. Dans cette dernière affectation, les coupes ne sont faites que sur proposition spéciale, en vue de sa conversion plus lointaine en futaie, sans que soit fixée une échéance à cette opération. Cette révision n'apportait pas de modifications sensibles dans le traitement de la forêt, tout au moins dans la période la plus proche, et laissait plus de liberté au gestionnaire pour mener à bien la conversion sur une partie seulement du massif. En réalité, ce ne fut qu'une étape vers le retour total au taillis-sous-futaie que la commune réclamait et qui fut finalement obtenu en 1887.

Cette tentative de conversion n'a donc pas abouti. Aucun essai de changement de régime ne sera repris par la suite. Il semble qu'il faille le regretter. En effet, l'actuel quart en réserve est la seule affectation qui ait vu un début d'application du traitement de conversion ; c'est lui qui porte aujourd'hui les plus beaux peuplements.

Il faut également signaler l'existence hors-aménagement d'une parcelle de 32 ha située à l'ouest de la voie ferrée Epinal-Nancy. Cette parcelle fut défrichée en 1862 pour être cultivée. Elle fut par la suite reboisée, si bien qu'actuellement elle porte un peuplement de pins sylvestres d'une soixantaine d'années.

2.6. — *Physionomie actuelle de la forêt, ses problèmes*

Le mode de traitement actuel est donc le taillis-sous-futaie sur toute l'étendue de la forêt.

Dans son aspect le plus favorable, la réserve, le plus souvent Chêne, est composée d'un certain nombre de tiges, environ 60 à 80 à l'hectare d'un diamètre de 0,20 m à 0,90 m. L'essence dominante du taillis est le Charme. Le Hêtre peut se trouver çà et là en mélange avec le Chêne, et même, dans certaines parties de la forêt, à la limite entre les versants ouest et est, constituer l'essence principale.

Mais cet aspect, qui pourrait être satisfaisant pour un taillis-sous-futaie, est loin d'être le plus répandu. Déjà en 1869, dans le rapport de la commission chargée de préparer le projet d'aménagement, il était écrit : « La forêt de Charmes est peuplée de taillis-sous-futaie ; le sous-bois est composé, en majeure partie, de mauvaises essences, et la réserve, de vieux chênes, dont la durée sera fort limitée : les éléments de balivage font donc défaut et le massif est menacé d'une ruine complète si on ne remédie pas au mauvais état des taillis ».

Cette appréciation est toujours valable un siècle plus tard. La réserve Chêne, dans certaines parties de la forêt, est devenue très rare ; elle a été plus ou moins remplacée, à défaut d'autre chose, par le Charme, le Bouleau, le Tremble. Le recrutement des baliveaux est souvent très difficile et insuffisant. Le sol voit un développement massif de « graminées sociales » (Molinie, *Carex brizoides*, Canche cespiteuse), ou bien est occupé par une sorte de « souille » composée d'arbrisseaux épineux denses (aubépines, épine noire, rosier, ronces) ; ce dernier cas se rencontre sur le versant est (Muschelkalk).

Il faut signaler la présence d'aunaies sur de petites surfaces dans le vallon du ruisseau de la Fontaine Gaufy. Le Frêne y abonde également mais se rencontre aussi çà et là dans la forêt surtout sur le Muschelkalk.

L'état de la forêt de Charmes pose donc un problème important au Service forestier. La tentative de conversion préconisée il y a un siècle ayant avorté, la situation n'est allée qu'en s'aggravant. Aujourd'hui, il n'est plus possible de différer davantage la recherche et la mise en œuvre d'une solution. Une étude écologique du massif peut apporter à l'aménagiste une aide très appréciable. C'est le but du présent travail.

D'autre part, les conclusions relatives à la forêt de Charmes quant à la valeur indicatrice de la végétation pourront être extrapolées sur de vastes surfaces boisées de l'est de la France, assises sur des sols similaires (plusieurs dizaines de milliers d'hectares). En particulier l'ensemble du massif forestier de Charmes, au sens large (quelque 7 500 ha), repose sur les « Alluvions » de la Moselle ou sur le Lettenkhole (Muschelkalk supérieur) et le climat général n'y varie pas. Sur d'autres substrats ou sous des climats différents, les conclusions à tirer de la rencontre de certaines espèces ou même de tel ou tel groupe mis en évidence à Charmes, devront être très prudentes et ne sauraient être que très fragmentaires.

3. — MÉTHODES D'ÉTUDES DE LA FORÊT

3.1. — *Méthodes de travail sur le terrain*

Le principe de base de ce travail est de conduire parallèlement l'étude floristique et l'étude écologique des stations, à l'aide de relevés mixtes.

Les premières reconnaissances sur le terrain ont montré l'apparente homogénéité du massif, quant à ses conditions écologiques essentiellement et, partant, la complexité du problème. Le traitement en taillis-sous-futaie accentue encore cette impression en uniformisant la structure des peuplements.

C'est pourquoi, en vue d'une objectivité totale, l'échantillonnage des points de relevés a été établi au hasard, avec une densité uniforme sur toute l'étendue de la forêt. Cette densité a été choisie de façon à limiter les relevés à un nombre encore raisonnable (environ 300) tout en laissant possible une cartographie suffisamment précise (un point pour 4 ha).

Dans la pratique, une grille à mailles carrées a été posée au hasard sur une carte au 1/10 000 de la forêt. Les relevés sont aux sommets de carrés de 200 m de côté. Après avoir éliminé les points tombant sur ou à proximité immédiate des chemins importants, il reste 299 relevés.

L'emplacement de chaque relevé est repéré à la boussole et au pas. La surface du relevé est de 100 m², matérialisée sur le terrain par une ficelle et 4 piquets. Cette valeur a semblé celle qui convenait le mieux au type de végétation étudié (notion d'aire minimum).

La fiche de relevé comprend trois volets :

— le premier concerne les conditions générales de la station : pente, position topographique, exposition, évaluation du couvert angulaire (comme approche de l'éclaircissement de la strate herbacée) ;

— le deuxième volet concerne la pédologie. C'est un des points les plus importants du travail de terrain. Une fosse d'environ 50 cm de profondeur, en moyenne, est ouverte pour chaque relevé ; une sonde agrologique permet l'examen des horizons profonds.

Pour chaque horizon sont notés :

- profondeur,
- couleur (code Munsell),
- texture (estimée au doigt),
- structure,
- importance de la charge en cailloux,
- pH pour un certain nombre de profils, à l'aide d'une petite trousse chimique de terrain (Truog Soil Reaction).

Quelques fosses ont été approfondies en vue essentiellement de confirmer les hypothèses relatives à la géomorphologie.

Enfin, une dizaine de fosses ont fait l'objet de prélèvements pour analyses complètes de laboratoire ;

Le troisième volet concerne le relevé floristique ; strate par strate et pour chaque espèce, ont été relevés :

- la dominance, en % de la surface totale du relevé,
- le mode de répartition,
- l'état phénologique.

3.2. — Méthodes d'interprétation écologique de la forêt

Dans le but d'essayer de mettre au point une méthode bien adaptée à l'étude des formations forestières, deux types de traitement des données ont été envisagés :

- d'une part, la méthode des groupes écologiques statistiques,
- d'autre part, une méthode purement mathématique.

Il se trouve que les moyens matériels nécessaires à la mise en œuvre de ces deux méthodes sont disponibles à Nancy. De ce fait, le but fixé a été atteint et il a été possible de comparer les deux méthodes.

3.21. *La méthode des groupes écologiques statistiques*

3.211. *La notion de groupe écologique statistique*

L'étude de la végétation a été tout d'abord effectuée selon la méthode mise au point par GOUNOT (1958) et utilisée par l'un de nous (AUSSENAC, 1962). D'une manière générale, les espèces qui dans la nature ont tendance à se trouver ensemble, c'est-à-dire à comportement écologique semblable, sont regroupées et constituent un groupe écologique. Un groupe écologique statistique peut être défini comme un groupe d'espèces à écologie semblable, très rares dans les relevés qui ne présentent pas les caractéristiques écologiques du groupe et qui sont statistiquement indépendantes les unes des autres si l'on considère uniquement les relevés effectués dans les stations favorables à l'installation du groupe considéré.

3.212. *L'établissement des groupes écologiques*

L'ensemble des données relatives aux relevés étudiés a été traité en utilisant le matériel mécanographique de l'Inventaire forestier national (1). La méthode de traitement a d'ailleurs été décrite par GOUNOT (1959).

Finalement, à partir des tris effectués, on établit, pour chaque facteur étudié, des histogrammes qui caractérisent la réponse de chaque espèce à ce facteur. Ces histogrammes ont été dressés en utilisant les fréquences relatives des espèces. En effet, de cette façon on accorde un poids identique à chaque classe de fréquence du facteur étudié. Les résultats obtenus ont été ensuite recoupés par les résultats d'un autre facteur et ainsi de suite. On rapproche ensuite les espèces dont les histogrammes ont une allure identique.

En fin de compte, des groupes d'espèces sont établis ; ce sont des groupes provisoires qu'il convient de tester pour vérifier l'indépendance des espèces. Les tests sont des χ^2 un peu modifiés, effectués après établissement de tables de contingence 2×2 .

3.22. *L'analyse mathématique*

La méthode des profils écologiques et l'utilisation de moyens mécanographiques est un progrès considérable dans l'effort fait pour ordonner et comprendre notre

(1) Un premier traitement des données a été effectué par le C.E.P.E. à Montpellier, et nous tenons à remercier ici M. GODRON. Mais en raison de caractéristiques particulières à la forêt de Charmes (évoquées dans le paragraphe 3.222), le traitement a dû être repris, à l'aide du matériel de l'Inventaire forestier qui se trouvait alors disponible sur place.

perception du monde végétal. Il devient possible de mener une étude comportant de nombreux relevés, avec de nombreuses plantes, où l'on peut étudier un nombre appréciable de facteurs écologiques.

Pourtant, il est possible de formuler un certain nombre d'objections à cette méthode :

— le travail de dépouillement est, malgré tout, considérable une fois les tris terminés. Ainsi, dans la présente étude, où on a limité les facteurs écologiques à une dizaine au moment des tris, il a été nécessaire de bâtir graphiquement environ 1 500 profils écologiques. De plus, les calculs nécessaires pour tester la validité des groupes constitués sont longs et fastidieux.

— Il peut sembler qu'une partie de ce travail est superflue, étant donné qu'il existe toujours des liaisons plus ou moins étroites entre un certain nombre des facteurs écologiques étudiés.

— La méthode comporte encore une part importante de subjectivité. Elle se manifeste au moment où l'on tente de rapprocher les espèces, en comparant visuellement l'allure de leurs différents profils écologiques, pour en faire des groupes provisoires.

La méthode mathématique exposée ci-dessous semble pouvoir répondre à ces trois objections et apporter un certain nombre d'informations supplémentaires intéressantes.

3.221. Principe de l'analyse des composantes principales

Il n'est pas question d'entrer ici dans les détails du traitement mathématique. Voir pour cela ANDERSON T.W. (1964), DAGNELIE P. (1960), GREIG-SMITH P. (1964), HARMANN H.H. (1964), KENDALL M.G. (1957).

Un relevé i ($i = 1$ à 300) est caractérisé par j caractères écologiques x_{ij} ($j = 1$ à 9). Ces j caractères, mesurés sur le terrain, qui sont censés traduire au mieux l'écologie de la station étudiée, sont plus ou moins liés les uns aux autres.

On peut donc penser qu'un nombre plus limité k de « facteurs » écologiques indépendants entre eux puisse traduire l'ensemble des j caractères écologiques.

Chacun de ces nouveaux « facteurs » (composantes principales) est une combinaison linéaire des j caractères initiaux. En outre, afin de mieux observer les différences entre les stations étudiées, on est conduit à rechercher les combinaisons dont la variance est maximum.

Pratiquement, on peut se limiter à l'étude des quelques premières composantes principales, les autres ne participant que de plus en plus faiblement à la variation

Notes : 1^{er} Seuls peuvent être admis pour l'analyse mathématique les caractères écologiques quantitatifs ou les caractères qualitatifs dont le contenu peut être hiérarchisé. C'est ainsi que le caractère « couleur » n'a pu être pris en compte.

2^e La méthode GOUNOT nécessite des variables discontinues. Pour éviter une deuxième perforation de cartes, les mêmes variables ont été gardées pour l'analyse mathématique, alors qu'en toute rigueur les variables continues sont bien préférables.

globale. C'est un avantage pratique appréciable. Mais le but essentiel de la méthode est de permettre d'observer la variation sous un « éclairage » optimum et de déceler au mieux la façon dont s'organise cette variation. Enfin, il faut rappeler que les nouvelles variables, les composantes principales, sont non corrélées.

L'interprétation des composantes principales est un peu délicate ; on peut leur donner un sens en étudiant les coefficients qui affectent les caractères initiaux dans les différentes combinaisons linéaires de ces caractères.

3.222. *Distribution des relevés dans l'espace des composantes principales*

Chaque relevé i , initialement caractérisé par j caractères écologiques x_{ij} , est désormais défini par k composantes principales X_{ik} ($k < j$) et prend sa place dans un espace à k dimensions.

A ce stade, il peut être utile de voir comment se répartissent les relevés dans cet espace. Pour cela, il suffit de construire des graphiques montrant la répartition des relevés dans une série d'espaces à deux dimensions dont les axes orthogonaux sont les composantes principales prises deux à deux. Les nuages de points obtenus peuvent comporter des noyaux de densités différentes, mais toute orientation selon une courbe quelconque, linéaire ou curvilinéaire, d'une fraction importante ou de la totalité des points, doit être considérée comme suspecte.

C'est ainsi que dans la présente étude, le graphique représentant la répartition des relevés dans le plan défini par les deux premières composantes principales, mit en évidence une anomalie importante. Tous les relevés correspondant à l'un des deux faciès géologiques de la forêt (Muschelkalk) se répartissaient à l'intérieur d'une ellipse très aplatie et inclinée par rapport aux axes. Les autres relevés n'avaient pas de distribution orientée.

Sans entrer dans des explications d'ordre mathématique, la cause concrète de ce phénomène réside dans le fait que cette forêt est constituée de deux parties extrêmement dissemblables quant aux facteurs étudiés.

Sur le plan pratique, il est à craindre que les plantes n'y offrent pas les mêmes réactions aux différents facteurs écologiques pris séparément. Sur le plan de l'étude mathématique, les points relevés sont trop groupés pour permettre d'analyser correctement leur répartition et celles des plantes.

Il a donc été nécessaire de considérer séparément les deux sous-forêts, la sous-forêt sur « Alluvions » et la sous-forêt sur Lettenkhole, et d'y faire deux analyses différentes.

3.223. *Distribution des plantes dans l'espace des composantes principales*

Chaque plante, présente dans un certain nombre de relevés, vient donc se distribuer dans l'espace des composantes principales. Deux possibilités sont alors offertes pour déterminer le point qui, pour une plante donnée, caractérise le mieux sa distribution :

— L'étude peut porter sur une région restreinte et bien délimitée, sans préoccupation de ce qui peut exister dans les régions avoisinantes et sans souci d'approfondir au mieux l'écologie des espèces. Dans ce cas, à condition que l'échantillonnage des relevés soit représentatif de l'ensemble de la dition, on doit calculer le centre de gravité du nuage de points correspondant à chaque plante.

De façon plus concrète, on se représente la projection orthogonale du nuage de points correspondant à une plante A sur chacune des composantes principales. Dans le cas général (fig. 1-a), la distribution de ces projections sera dissymétrique. La moyenne est alors la meilleure caractéristique de position de la plante A sur la composante X_k .

— L'étude peut porter sur une région plus ou moins vaste, avec l'espoir, en prenant un minimum de précautions, de pouvoir extrapoler les résultats obtenus à une région beaucoup plus étendue, où la répartition en surface des différents faciès analysés pourra être différente. Il est donc nécessaire d'approfondir la connaissance de l'écologie des espèces, c'est-à-dire de connaître les conditions écologiques optimales pour leur développement, et leur amplitude. En revenant à l'aspect mathématique, il est donc nécessaire de choisir le mode de chaque distribution comme meilleure caractéristique de position.

La présente étude se situe plutôt dans ce deuxième cas. Mais, pratiquement, il se trouve que les distributions observées ici sont de façon générale suffisamment symétriques pour que l'on puisse admettre que moyennes et modes ne sont pas significativement différents. Ce sont donc les centres de gravité de chaque nuage de points, dans l'espace des composantes principales, plus faciles à calculer, qui ont été déterminés. La projection orthogonale de ces points sur chacune des composantes principales permet de classer les espèces quant à leurs réactions vis à vis de ces composantes, et par suite, vis à vis des facteurs écologiques étudiés.

3.224. Valeur indicatrice des espèces

Chaque espèce est donc caractérisée par sa position sur chaque composante. Mais, pour les espèces à large amplitude écologique, cette position peut ne pas être significative. Un tri est alors nécessaire ; il s'est fait ici en deux étapes :

— soit n le nombre de fois où une espèce a été rencontrée sur l'ensemble de la forêt (ou d'une sous-forêt dans le cas présent), et s^2 la variance des n valeurs prises par les relevés correspondants pour une composante donnée. Le premier test de signification est tel que, par le moyen d'un test χ^2 à $(n-1)$ degrés de liberté, et au seuil de probabilité de 10 %, on compare s^2 à la variance correspondant à l'ensemble des relevés étudiés.

Ce test permet donc d'éliminer les espèces à optimum peu accusé (fig. 1-b) et de garder les autres (fig. 1-a) même si l'optimum est voisin de la valeur moyenne de la composante étudiée (fig. 1-c).

— Utilisé seul, ce test est pourtant trop sévère. Soit une espèce ayant le profil représenté en figure 1-d. Cette espèce, caractérisée par un seuil dans sa réaction à la

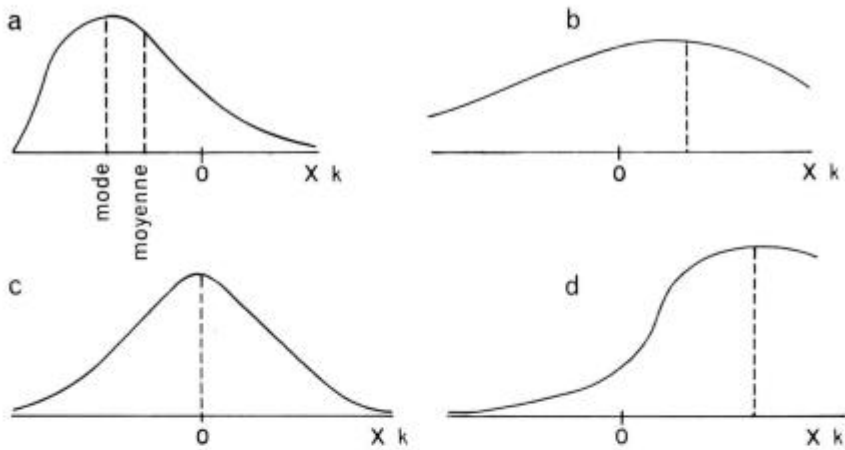


FIG. 1. — Exemples schématiques de distribution des plantes sur une composante.

composante étudiée, est aussi intéressante que l'espèce de la figure 1-a ; mais sa variance est forte et le test précédent pourrait l'éliminer. Un deuxième test est donc appliqué aux espèces provisoirement rejetées. La projection de l'ensemble des relevés sur une composante forme une population de moyenne a et d'écart type s . On retient les espèces dont la valeur, pour cette composante, telle qu'elle a été définie plus haut, s'éloigne de la moyenne a d'au moins deux écarts-type s .

3.225. Constitution de groupements écologiques

La mise en évidence d'espèces indicatrices est un des buts essentiels de ce type d'étude. Mais, lorsque ces espèces s'avèrent être nombreuses, il est intéressant de tenter de les regrouper, de façon à synthétiser les résultats.

On définit alors des *groupements écologiques* d'espèces ayant une réponse semblable vis-à-vis de l'ensemble des facteurs écologiques étudiés.

La méthode utilisée ici a été décrite par R. VAN DEN DRIESSCHE (1965), à laquelle on se reportera pour plus de détails. Dans l'espace des composantes principales, à partir de la matrice des carrés des distances entre plantes (ou groupes de plantes déjà formés), on constitue un certain nombre de groupements d'espèces, caractérisés par leur distance intérieure et les distances de ces groupements entre eux. Ces nouveaux éléments peuvent être utilisés pour tenter un regroupement d'ordre supérieur.

Il est possible, en fin de compte, de construire un dendrogramme (fig. 4 et 7) qui résume la façon dont les espèces se regroupent, de proche en proche, en unités d'ordre de plus en plus élevé.

4. — RÉSULTATS

4.1. — *Géomorphologie et pédologie*4.11. *Géomorphologie*

La compréhension des différents types de sols et de substrats fut un des points délicats de l'étude. Il s'avère que Géologie, Géomorphologie, Pédologie et Flore sont étroitement liées. L'interprétation proposée dans le présent chapitre quant à la Géomorphologie semble être celle qui explique le mieux un certain nombre d'observations relatives aux types de sols et de végétation, observations qui sont longtemps restées troublantes au cours de l'étude du terrain, avant d'avoir eu une vue d'ensemble suffisante de la forêt.

La figure 2-A est une coupe longitudinale de la forêt faite au nord du vallon principal. La formation recouvrant le flanc ouest est une terrasse haute de la Moselle. Cet apport alluvial s'est fait en plusieurs temps ; le premier dépôt contient de très nombreux cailloux roulés ; on observe ce cailloutis très proche de la surface un peu avant le point culminant de la forêt et sur le flanc de la plupart des vallons. Un deuxième dépôt le recouvre sur presque toute sa surface ; il est constitué d'éléments très fins, limons et argiles ; il ne contient que très peu de cailloux roulés, qui peuvent d'ailleurs provenir de la couche sous-jacente. Une troisième couche est décelable dans l'extrême partie ouest de la forêt ; elle est constituée d'éléments plus grossiers, limoneux à sableux. Le carton annexe de la carte-couleur jointe montre l'aire d'extension des alluvions de Moselle (les trois couches comprises). Enfin, une couche de limon éolien est venue tapisser la forêt sur toute son étendue, versant est compris. Cette couche est plus ou moins épaisse sur le versant ouest, plus ou moins mélangée avec l'horizon inférieur plus argileux. C'est au niveau de la ligne de partage des eaux que cette couche limoneuse est la plus épaisse ; à cet endroit, elle repose directement sur les argiles vertes du Lettenkhole, avec lesquelles elle s'est plus ou moins mélangée. Sur le versant est, cette couche devient de plus en plus fine (10 à 15 cm), mais sans jamais être totalement absente.

La figure 2-B représente une coupe nord-sud perpendiculaire à la précédente. L'assise géologique de base, le Lettenkhole, s'incline vers le nord. Le ruisseau de la Fontaine Gaufy (vallon principal) a tracé son lit actuel à l'emplacement exact où la couche de cailloutis vient mourir sur le Lettenkhole. Ce cailloutis est surmonté, un peu plus au nord, par la couche d'alluvions plus fines ; au vu de l'altitude en cet endroit (310 m environ, alors que l'on trouve des cailloutis à l'altitude de 340 m vers l'est de la forêt), il est permis de penser que ces alluvions ont un jour débordé beaucoup plus largement au sud de l'actuel ruisseau. (C'est le cas d'ailleurs au niveau de l'embranchement de la route D 9 et de la route de Saint-Rémy-aux-Bois). L'arrivée du limon éolien y est postérieure au décapage des alluvions et au creusement de l'actuel vallon, car il en tapisse les deux versants. Il semble être beaucoup plus épais sur le versant sud où il a été largement brassé avec les marnes vertes sous-jacentes du Lettenkhole.

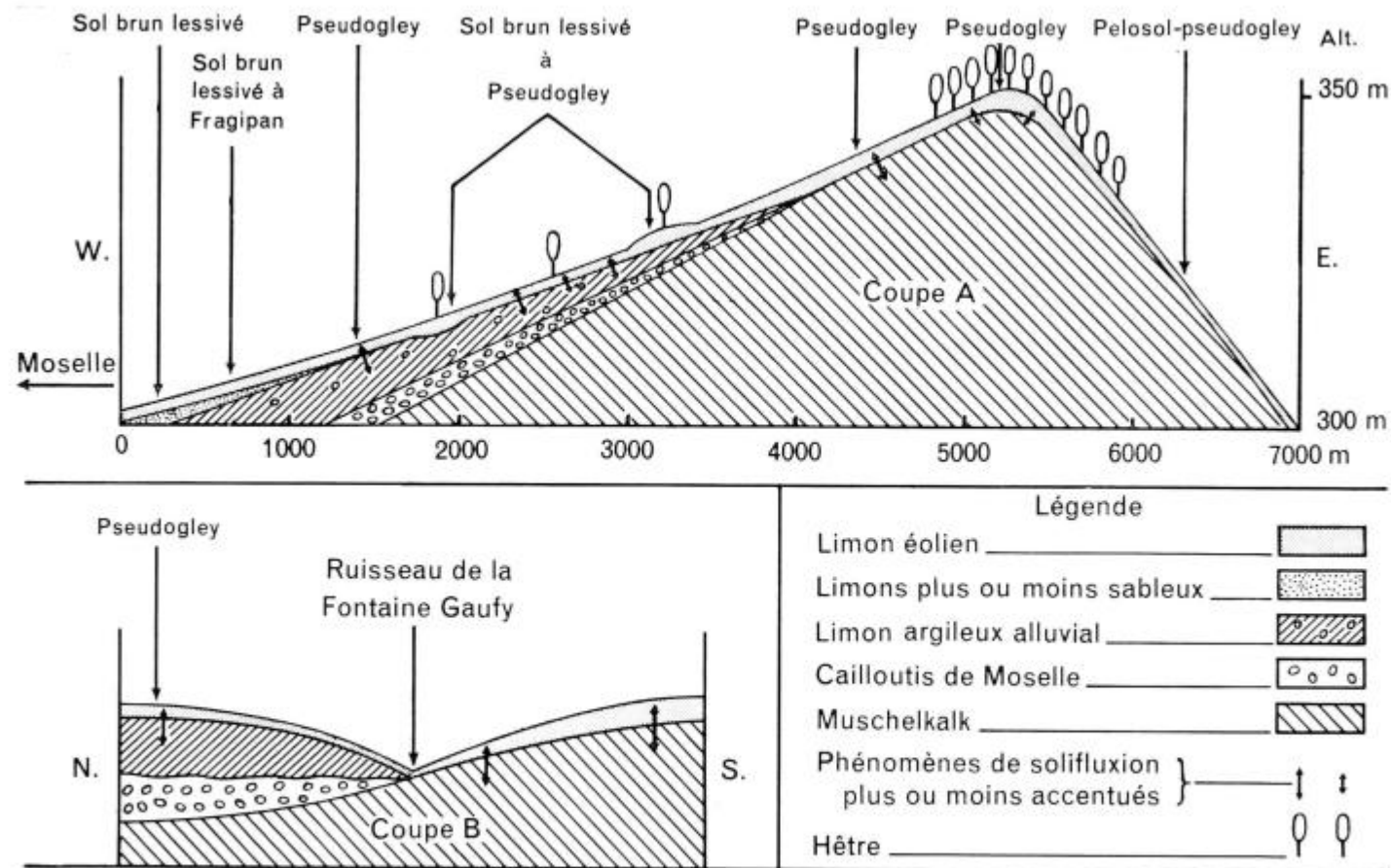


FIG. 2. — Géomorphologie, coupes schématiques du massif.

Cette vue de la question doit être encore très schématique, compte tenu de la multiplicité des phénomènes qui ont dû survenir au cours des temps géologiques : dépôts successifs, érosions, remaniements par solifluxion, etc. L'apparente homogénéité du substrat, toujours très riche en éléments fins, masque donc une grande hétérogénéité de détail due à l'origine de ces éléments (Lettenkhole, limon argileux alluvial, limon éolien...).

4.12. Les sols en forêt de Charmes

Comme cela a été indiqué précédemment, l'étude du sol et l'analyse de la végétation ont été menées simultanément. L'examen des profils étudiés a permis de caractériser différents types de sols.

4.121. Sols lessivés à pseudogley

Ce type de sol se rencontre sur les matériaux de type alluvial qui occupent la partie ouest du massif. Il est caractérisé par un horizon *B_g* très superficiel (25 cm) qui pourrait peut-être s'expliquer par un décapage des horizons supérieurs. Ces sols ont une texture limoneuse fine et présentent un lessivage important d'argile. Par ailleurs, ils sont très désaturés en calcium. L'engorgement temporaire fait des stations correspondantes des milieux très défavorables à la forêt.

A titre d'exemple, voici un profil type (R 114).

— *Situation et description* : parcelle 9, pente faible (1 ‰)

- A₀* 0-3 cm : humus de type mull ;
A₁ 3-8 cm : brun noir 10 YR 2/1, texture limoneuse, structure polyédrique grumeleuse lâche, quelques racines ;
A_{2g} 8-27 cm : gris 10 YR 5/1, texture limoneuse, présence de gros cailloux, structure polyédrique grumeleuse, quelques racines ;
B_g à partir : gris blanc 10 YR 7/1, présence de taches ocres, texture limono-
 de 27 cm argileuse, cailloux roulés, structure massive.

Dans ce profil, les analyses suivantes ont été effectuées : (voir tableau 2).

— *Végétation* : sur ce type de sol la végétation suivante a été relevée :

- strate arborescente : *Quercus petraea* (M.) LIEBL. (4)⁽¹⁾, *Betula pubescens* EHRH. (2).
- strate arbustive : *Quercus robur* L. (2), *Rhamnus frangula* L. (1), *Carpinus betulus* L. (4), *Betula pubescens* EHRH. (1), *Lonicera periclymenum* L. (1).
- strate herbacée : *Carex brizoides* L. (5), *Molinia coerulea* MOENCH. (1), *Rubus fruticosus* L. (+), *Polystichum spinulosum* DC. (+), *Quercus robur* L. (1), *Lonicera periclymenum* L. (+), *Fagus sylvatica* L. (+).

(¹) Les chiffres entre parenthèses correspondent à l'échelle d'abondance — dominance de BRAU BLANQUET.

TABLEAU 2

Sol lessivé à pseudogley (Analyses)

Horizon	M.O.	C %	N %	C/N	pH	Ca (1)	K (1)	P ₂ O ₅ ‰	H ₂ O %	Arg. %	L.F. %	L.G. %	S.F %	S.G. %
A ₀	19,1	11,104	0,59	18,78	4,6	1,20	0,735	0,185	32,8	8,5	23,5	11,3	3,3	4,5
A ₁	7,42	4,31	0,217	19,87	4,45	0,30	0,26	0,135	5,7	11,5	41,25	21,5	6,5	7,6
A _{2g}	2,32	1,349	0,067	20,17	4,7	0,05	0,105	0,065	2,0	15,0	40,5	24,8	6,7	9,2
B _g	1,39	0,807	0,062	13,01	4,75	0,20	0,165	0,070	5,0	32,25	34,75	19,1	4,5	4,3

4.122. Sols lessivés à fragipan

Ces sols se rencontrent seulement dans la partie extrême ouest du massif, sur limons très tassés.

Ce type de sol, rencontré pour la première fois en France à l'occasion de cette étude, a été identifié par M. le professeur DUCHAUFOUR. La marmorisation s'observe sur une grande profondeur (plus de 2 m). La structure est massive et le tassement est très grand.

TABLEAU 3

Sol lessivé à fragipan (Analyses)

Horizon	M.O.	C %	N %	C/N	pH	Ca (1)	K (1)	P ₂ O ₅ ‰	H ₂ O %	Arg. %	L.F. %	L.G. %	S.F %	S.G. %
A ₁	8,96	5,21	0,287	18,16	5,05	1,00	0,35	0,205	8,0	10,0	30,0	23,6	10,8	11,4
A _{2g}	2,38	1,38	0,076	18,19	5,05	0,10	0,12	0,135	3,4	13,25	31,75	25,30	10,6	13,4
B _g	0,59	0,34	0,034	10,14	4,8	0,15	0,08	0,145	3,2	15,0	35,0	27,4	10,2	12,2

Voici, à titre d'exemple, la description d'un profil type : R 15

Situation et description : parcelle 15, pente faible.

A₀ 0-1 cm : très mince.

A₁ 1-10 cm : brun grisâtre noir 10 YR 4/2, texture limoneuse, structure polyédrique, lacs de racines.

(¹) en milliéquivalents pour 100 g.

A_{2g} 10-30 cm : gris brunâtre, 10 YR 6/2, texture limoneuse, structure anguleuse, tendance à la compacité, présence d'un lacs de racines.

B_g 30-200 cm : gris brunâtre 10 YR 6/2 avec taches rouille, texture limoneuse, structure massive, horizon très tassé (fragipan).

Les analyses effectuées pour ce profil sont regroupées dans le tableau 3.

Végétation :

- strate arborescente : *Quercus* sp.* (4), *Carpinus betulus* L. (2).
- strate arbustive : *Carpinus betulus* L. (2), *Corylus avellana* L. (2).
- strate herbacée : *Poa chaixii* VILL. (1), *Carpinus betulus* L. (+), *Quercus* sp. (+), *Holcus mollis* L. (+), *Juncus* sp. (+), *Milium effusum* L. (+), *Lonicera peryclimenum* L. (+), *Deschampsia coespitosa* (L.) P.B. (+), *Viburnum opulus* L. (+), *Rubus fruticosus* L. (1), *Luzula vernalis* DC. (+), *Luzula albida* DC. (1), *Fagus sylvatica* L. (+), *Sorbus aucuparia* L. (+), *Anemone nemorosa* L. (+).

4.123. *Sols bruns forestiers*

Ils sont localisés dans les vallons et ils occupent une surface restreinte dans la partie de la forêt qui se trouve sur les « Alluvions » ; ils n'existent pas sur Muschelkalk.

Ce sont des sols très profonds, à texture limono-sableuse, présentant une bonne teneur en phosphore et en bases.

Le profil type qui a été étudié est le suivant : R 46.

Situation et description : parcelle VIII, pente faible (1 %).

A₀ : inexistant (cryptomull).

A₁ 0-10 cm : brun noir, 10 YR 5/3, texture limoneuse, structure polyédrique grumeleuse, quelques racines.

A₂ 10-40 cm : brun 10 YR 4/3 texture limoneuse, structure polyédrique grumeleuse, présence de quelques racines.

B à partir de : brun noir 10 YR 5/3 texture limono-sableuse, structure anguleuse, 40 cm cailloux roulés.

Analyses (voir tableau 4).

Végétation : sur ce type de sol, les espèces suivantes ont été rencontrées :

- strate arborescente : *Quercus* sp. (2), *Carpinus betulus* L. (3).
- strate arbustive : *Corylus avellana* L. (2), *Prunus padus* L. (2), *Crataegus oxyacantha* L. (2), *Fraxinus excelsior* L. (1).

* *Remarque :* Dans un grand nombre de relevés, il n'a pas été possible de préciser sur le terrain l'espèce de Chêne rencontrée, les caractères de feuilles étant intermédiaires entre ceux de *Q. petraea* et de *Q. robur*, et les fructifications absentes.

- strate herbacée : *Poa chaixii* VILL. (4), *Glechoma hederaceum* L. (2), *Polygonatum multiflorum* ALL. (2), *Deschampsia coespitosa* (L.) P.B. (2), *Oxalis acetosella* L. (1), *Carex silvatica* HUDS. (2), *Stellaria holostea* L. (2), *Vicia sepium* L. (2), *Heraclium sphondylium* L. (1), *Lamium galeobdolon* CRANTZ. (1), *Fragaria vesca* L. (1), *Viola silvestris* LAM. (1), *Poa nemoralis* L. (2), *Brachypodium silvaticum* R. et S. (1), *Anemone nemorosa* (1), *Fraxinus excelsior* L. (1), *Prunus padus* L. (1), *Hedera helix* L. (1), *Carpinus betulus* L. (1) *Primula elatior* JACQ. (1), *Rubus fruticosus* L. (1), *Hypericum pulchrum* L. (1), *Quercus robur* L. (1), *Stachys silvatica* L. (1), *Atrichum undalutum* (HEDW.) P. BEAUV., *Hypericum pulchrum* L. (1).

TABLEAU 4

Sol brun forestier (Analyses)

Horizon	M.O.	C %	N %	C/N	pH	Ca (1)	K (1)	P ₂ O ₅ ‰	H ₂ O %	Arg. ‰	L.F. %	L.G. %	S.F. %	S.G. %
A ₁	3,81	2,21	0,188	11,77	5,20	2,70	0,45	0,205	4,75	14,0	28,5	24,1	13,7	11,0
A ₂	1,94	1,13	0,109	10,36	5,05	1,40	0,11	0,130	2,60	14,5	28,75	23,3	13,8	15,1
B	0,89	0,518	0,053	9,77	5,5	2,00	0,08	0,145	2,0	13,75	26,25	16,9	12,7	29,1

4.124. Pélosol pseudogley

Sur Muschelkalk a été rencontré un type de sol encore mal connu en France : le Pélosol. Il s'agit d'un terme employé dans la classification allemande pour désigner des sols qui se sont développés sur des substrats très argileux. Les argiles sont souvent des argiles gonflantes du type montmorillonite. Le profil est décarbonaté en surface et la teneur en argile dépasse souvent 50 % en B. En forêt de Charmes, les sols observés appartiennent à la catégorie des pélosols pseudogleys.

Au-dessus de l'argile se trouve une couche de limon éolien plus ou moins épaisse.

Ces sols peuvent se rencontrer dans des positions topographiques variables. Le profil type se situe sur pente forte (15 %) (R 251).

A₀ : très mince ;

A₁ 0-5 cm : couleur brun grisâtre 2,5 Y 5/2, texture limoneuse, structure polyédrique ;

A_{1g} 5-11 cm : couleur brun grisâtre, 2,5 Y 5/2 avec quelques taches d'hydromorphie, texture limoneuse, structure polyédrique et tendance à la compacité ;

(B)_g 11-27 cm : couleur gris olive 5 Y 5/2 avec des taches rouilles, texture argileuse, structure massive ;

II(B)/C 27-50 cm : couleur gris olive 5 Y 5/2, texture argileuse, structure massive.

IIC à partir de 50 cm : couleur gris olive 5 Y 5/2, texture argileuse, structure feuilletée, effervescence à HCL (Horizon carbonaté).

Dans les stations à pente faible, la couche de limon éolien est plus épaisse, mais moins bien individualisée, en raison d'un brassage avec l'argile du Muschelkalk.

Analyses : voir tableau 5.

Végétation :

- strate arborescente : *Quercus* sp. (3).
- strate arbustive : *Fagus sylvatica* L. (2), *Crataegus oxyacantha* L. (2), *Carpinus betulus* L. (2), *Fraxinus excelsior* L. (1), *Acer campestre* L. (1), *Sorbus aucuparia* L. (2).
- strate herbacée : *Hedera helix* L. (2), *Anemone nemorosa* L. (2), *Rosa canina* L. (2), *Quercus* sp. (1), *Deschampsia coespitosa* (L.) P.B. (2), *Rubus fruticosus* L. (1), *Acer campestre* L. (+), *Poa chaixii* VILL. (+), *Carex polyrrhiza* WALLR. (+), *Carex sylvatica* HUDS. (+), *Fraxinus excelsior* L. (+), *Pseudoscleropodium purum* (HEDW.) FLEISCH. (+).

TABLEAU 5

Pélosol pseudogley (Analyses)

Horizon	M. O.	C %	N %	C/N	pH	Ca (1)	K (1)	Mg (1)	Arg. %	L.F. %	L.G. %	S.F. %	S.G. %
A ₁	7,96	4,63	0,308	15,04	5,3	5,3	0,71	4,87	27,1	37,6	13,1	4,12	2,23
A _{1g}					5,35	2,1	0,29	3,58	28,2	44,8	10,5	4,33	2,71
(B) _g	1,44	0,84	0,064	13,14	5,6	11,2	0,73	10,18	50,6	27,6	6,8	3,37	5,43
II(B)/C	3,60	1,99	0,157	12,07	5,95	13,9	0,74	11,72	70,6	17,6	5,7	1,52	1,74
II C	0,84	0,49	0,047	10,31	7,45	16,8	0,56	12,03	46,5	23,0	13,2	12,10	2,32

(¹) en milliéquivalents pour 100 g.

En fin de compte, les sols de la forêt de Charmes présentent des caractères d'hydromorphie accusés qui conditionnent fortement l'écologie des stations et qui sont à la base des problèmes de gestion. On verra par la suite combien ils ont pu aussi en compliquer l'analyse phytosociologique.

4.2. — *Interprétation écologique de la forêt*

4.21. *Les groupes écologiques statistiques*

Les tris mécanographiques effectués ont permis de voir qu'il convenait de séparer en deux parties les relevés :

- d'une part, ceux qui correspondent à la zone d'« Alluvions »,
- d'autre part, ceux qui sont localisés sur Muschelkalk.

Les tris ont porté essentiellement sur la profondeur de l'horizon B_g, le type d'humus, la texture, la distribution des cailloux dans le profil, la pente.

Après regroupement des profils écologiques et tests d'indépendance, 5 groupes ont été retenus pour la forêt sur alluvions et 7 groupes pour la forêt sur Muschelkalk.

4.211. Les groupes écologiques sur « Alluvions »

— groupe écologique A₁

Lonicera periclymenum L., *Fagus sylvatica* L., *Luzula albida* D.C.

C'est un groupe sur sol à pseudogley « moyen » (30-40 cm), à mull acide. Il se développe dans certaines stations du plateau à texture limoneuse, présentant ou non des cailloux. Le couvert angulaire est élevé et l'on retrouve dans ces stations des aspects très nets de hêtraie.

— groupe écologique A₂

Rhamnus frangula L., *Viburnum opulus* L., *Carex brizoides* L., *Populus tremula* L., *Juncus* sp. (1).

Ce groupe se développe sur des sols à texture limono-argileuse, à pseudogley intermédiaire (25-30 cm), et présentant un mull acide. Il s'agit de stations de plateaux, où le couvert angulaire est faible.

A la suite du regroupement des espèces à profils écologiques voisins, il est apparu que *Molinia coerulea* MOENCH. et *Melampyrum pratense* L. avait la même écologie que les espèces du groupe écologique A₂. Mais les tests ont montré qu'il existait entre elles des liaisons positives et il semblait donc nécessaire de les en dissocier. Cette liaison pouvait être due à deux causes : 1) l'oubli d'un facteur du milieu important, lors de l'étude du terrain ; 2) l'existence de liens spéciaux entre les deux espèces (symbiose, saprophytisme, etc.).

Il ne semble pas qu'un facteur important puisse avoir été oublié, mais, par contre, il apparaît que des liaisons particulières peuvent amener ces espèces à être plus souvent ensemble que ne le laisserait attendre le hasard. En effet, diverses études et, notamment celles de DECAISNE (1847) et LECLERC du SABLON (1887) ont montré que *Melampyrum pratense* L. était une espèce parasite et saprophyte. Les suçoirs développés au niveau des racines peuvent se fixer soit sur des graminées voisines, soit sur des parcelles d'humus brut.

Les auteurs cités précédemment n'indiquent pas quelles espèces de graminées sont parasitées. Cependant, il apparaît que *Melampyrum pratense* semble ici lié directement à la Molinie (suçoirs), ou indirectement par l'intermédiaire de l'humus brut que cette espèce sociale développe.

(1) Deux espèces du genre *Juncus* ont été rencontrées : *J. effusus* L. et *J. conglomeratus* L. L'étude leur confère des écologies très voisines.

Finalement, *Molinia coerulea* et *Melampyrum pratense* ont été rattachées au groupe écologique A_2 .

— groupe écologique A_3 :

Agrostis sp. (1), *Betula pubescens* EHRH.

Ce groupe est essentiellement localisé sur des sols à pseudogley superficiel (15 cm), à texture limono-argileuse, à mull acide, sur le plateau.

Il s'agit d'un milieu encore plus défavorable que le précédent, où le couvert angulaire est faible, conséquence d'une dégradation de la strate arborescente.

— groupe écologique A_4 :

Oxalis acetosella L., *Galeopsis tetrahit* L., *Prunus padus* L., *Glechoma hederaceum* L., *Acer pseudoplatanus* L.

Il caractérise des sols à pseudogley profond (inférieur à 40 cm), à texture limono-sableuse, avec présence ou non de cailloux, et à mull. Ce groupe est localisé en stations de vallons à pentes fortes.

On remarque que ce groupe contient des espèces qui ne sont pas habituellement réunies. Cela tient au caractère prépondérant du facteur « économie de l'eau », les autres gradients écologiques n'ayant plus qu'un rôle minime sur la distribution des espèces. Il est utile de rappeler ici qu'il ne saurait être question d'accorder une valeur générale aux groupes définis par ce type d'étude et que les résultats obtenus n'ont de valeur certaine que régionalement et sur des substrats similaires.

— groupe écologique A_5 :

Vicia sepium L., *Viola silvestris* LAM., *Lamium galeobdolon* CRANTZ., *Primula elatior* JACQ.

Ce groupe est localisé sur des sols à pseudogley profond (inférieur à 40 cm), à texture limono-sableuse. Ces sols présentent des cailloux dans tout le profil. L'humus est un mull. Il s'agit de stations de fonds de vallons à pente forte.

4.212. Les groupes écologiques sur Muschelkalk

— groupe écologique M_1 :

Phyteuma spicatum L., *Ficaria ranunculoïdes* MOENCH., *Ranunculus auricomus* L.

Ce groupe est caractérisé par un sol à pseudogley profond (25 cm), relativement à ce que l'on trouve sur Muschelkalk, un horizon A_2 à texture argilo-limoneuse, un humus de type mull. On le rencontre dans des stations à pente faible en fonds de vallons.

(1) Trois espèces du genre *Agrostis* ont été rencontrées sur le terrain : *A. alba* L., *A. canina* L. et *A. vulgaris* WITH. fréquemment en mélange. L'étude révèle une écologie identique pour ces trois espèces, d'ailleurs assez difficiles à différencier sans les inflorescences.

— *groupe écologique M₂* :

Glechoma hederaceum L., *Lamium galeobdolon* CRANTZ., *Filipendula ulmaria* L., MAXIM., *Alnus glutinosa* GAERTN., *Heracleum sphondylium* L., *Eurhynchium striatum* (SCHREB.) SCHIMP.

Il se rencontre sur des stations à pseudogley profond (25 cm) à humus de type mull, avec horizon A₂ à texture limono-argileuse. Ce sont des stations à pente faible et en bas de pente.

— *groupe écologique M₃* :

Geum urbanum L., *Primula elatior* JACQ., *Polygonatum multiflorum* ALL.

Ce groupe se rencontre dans des stations à pente moyenne, à pseudogley profond. L'humus est un mull et l'horizon A₂ a une texture limono-argileuse.

— *groupe écologique M₄* :

Anemone nemorosa L., *Cardamine pratensis* L., *Fragaria vesca* L., *Vicia sepium* L., *Arum maculatum* L., *Stellaria holostea* L.

Ce groupe caractérise les stations à pente moyenne où l'horizon B_g est intermédiaire (15-20 cm). L'horizon A₂ a une texture limono-argileuse et l'humus est un mull.

— *groupe écologique M₅* :

Molinia coerulea MOENCH., *Carex glauca* MURR., *Sorbus torminalis* (L.) CRANTZ.

Il se rencontre dans les stations à pente moyenne, présentant un B_g superficiel (au-dessus de 15 cm), un humus de type moder. L'horizon A₂ a une texture limoneuse à limono-sableuse.

— *groupe écologique M₆* :

Rosa canina L., *Brachypodium silvaticum* R. et S., *Cornus sanguinea* L., *Hedera helix* L., *Crataegus monogyna* JACQ., *Dactylis glomerata* L.

Ce groupe se rencontre dans des stations à pente forte, à humus doux (mull), présentant un B_g superficiel (moins de 15 cm) et un horizon A₂ à texture argilo-limoneuse.

— *groupe écologique M₇* :

Carex brizoides L., *Lonicera periclymenum* L.

Il caractérise des stations à pente faible, présentant un B_g moyen (15-20 cm), un mull acide et un A₂ à texture limono-argileuse.

4.22. *Résultats de l'analyse mathématique*4.221. *Première analyse des composantes principales (une seule forêt)*

Comme il a été dit plus haut lors de l'exposé des méthodes d'exploitation des données, cette première analyse a montré la nécessité de recommencer le même travail sur chacune des deux sous-forêts « Alluvions » et Muschelkalk.

Le premier passage n'aura pourtant pas été inutile puisqu'il permet de déceler les espèces caractéristiques du substrat. En effet, la première composante qui absorbe 23 % de la variation est une combinaison linéaire essentiellement de la géologie (-0,59), de la profondeur de l'horizon carbonaté (-0,55) et de la pente (0,38).

La répartition des espèces au long de cette composante permet de constituer trois premiers grands groupes. A une extrémité se trouvent les espèces caractéristiques de Muschelkalk à horizon carbonaté peu profond, que l'on pourra qualifier de calcicoles, puis des espèces non liées à la présence de calcaire mais qui trouvent sur Muschelkalk les teneurs en bases qui leur conviennent ; ce sont des neutrophiles. A l'autre extrémité de l'échelle se trouvent les espèces qui caractérisent la forêt sur « Alluvions ». Ce sont en général des acidiphiles plus ou moins strictes. Les valeurs observées pour toutes les autres espèces ne sont pas statistiquement significatives. Les espèces énumérées dans le tableau 6 sont classées par valeur indicatrice décroissante.

Rosa canina L. s'est avérée être l'espèce la plus fidèle parmi les indicatrices du substrat Muschelkalk (présente dans 73 % des relevés correspondants).

TABLEAU 6

Espèces indicatrices du substrat

	Muschelkalk	« Alluvions »
Calcicoles	<i>Carex glauca</i> MURR.	<i>Sarothamnus scoparius</i> KOCH.
	<i>Ligustrum vulgare</i> L.	<i>Teucrium scorodonia</i> L.
	<i>Pirus communis</i> L.	<i>Oxalis acetosella</i> L.
	<i>Acer campestre</i> L.	<i>Holcus mollis</i> L.
	<i>Dactylis glomerata</i> L.	<i>Agrostis</i> sp.
	<i>Cornus sanguinea</i> L.	<i>Rubus idaeus</i> L.
	<i>Rosa canina</i> L.	<i>Pteridium aquilinum</i> (L.) KUHN.
	(<i>Sorbus torminalis</i> (L.) CRANTZ.)	<i>Sorbus aucuparia</i> L.
	(<i>Crataegus oxyacantha</i> L.)	<i>Carex brizoides</i> L.
	(<i>Evonymus europaeus</i> L.)	<i>Stellaria holostea</i> L.
	(<i>Prunus spinosa</i> L.)	<i>Melampyrum pratense</i> L.
	(<i>Brachypodium sylvaticum</i> R. et S.)	<i>Lonicera periclymenum</i> L.
	<i>Fraxinus excelsior</i> L.	<i>Betula pubescens</i> EHRH.
	<i>Thuidium tamariscifolium</i> (HEDW.)	<i>Luzula albida</i> D.C.
	LINDB.	
Neutrophiles	<i>Arum maculatum</i> L.	
	<i>Carex silvatica</i> HUDS.	
	<i>Pulmonaria officinalis</i> L.	
	<i>Primula elatior</i> JACQ.	
	<i>Ranunculus auricomus</i> L.	
	<i>Ajuga reptans</i> L.	
	<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) MAXIM.	
	<i>Vicia sepium</i> L.	
	<i>Cardamine pratensis</i> L.	
	<i>Hedera helix</i> L.	
	<i>Lathyrus macrorhizus</i> WIMMER	
	<i>Betonica officinalis</i> L.	
	<i>Ficaria ranunculoïdes</i> MOENCH.	
	<i>Rhytidadelphus triqueter</i> (HEDW.)	
	WARNST.	
<i>Impatiens noli tangere</i> L.		
<i>Stachys silvaticus</i> L.		
<i>Fragaria vesca</i> L.		

4.222. *Deuxième analyse (deux sous-forêts)*4.2221. *Sous-forêt « Alluvions »*

Résultat de l'analyse des composantes principales : les trois premières composantes sont interprétables écologiquement.

Première composante : elle absorbe 21 % de la variation totale. Y entre en jeu essentiellement le degré de recouvrement de la strate herbacée, lié négativement au couvert angulaire et au type d'humus. En clair, plus cette composante croît, plus le recouvrement de la strate herbacée augmente, plus le couvert angulaire diminue et plus l'humus tend vers un mull eutrophe.

Deuxième composante : elle absorbe 19 % de la variation. La profondeur de l'horizon B_g y est prépondérante, liée positivement à la pente, au couvert angulaire et à l'importance de la charge en cailloux. Plus elle croît, plus l'horizon B_g devient profond, plus la pente et le couvert angulaire augmentent et plus la charge en cailloux est importante.

Troisième composante : elle absorbe 14 % de la variation. Le facteur texture y entre presque seul en jeu. Lorsqu'elle croît, la texture passe de limono-argileuse à limono-sableuse.

La figure 3 indique, composante par composante, les espèces qui ont satisfait aux tests exposés plus haut, et leur répartition au long de ces composantes. C'est une première information, intéressante, sur la valeur indicatrice de ces espèces.

L'étape suivante consiste à regrouper les espèces qui ont des coordonnées proches dans l'espace des composantes principales retenues.

L'application de la méthode exposée précédemment a conduit à opérer quatre regroupements successifs. Ces regroupements sont matérialisés par le dendrogramme de la figure 4. Au troisième passage, on obtient neuf groupements écologiques élémentaires numérotés de 1 à 9. Le tableau 7 indique les distances inter-groupes à ce troisième passage.

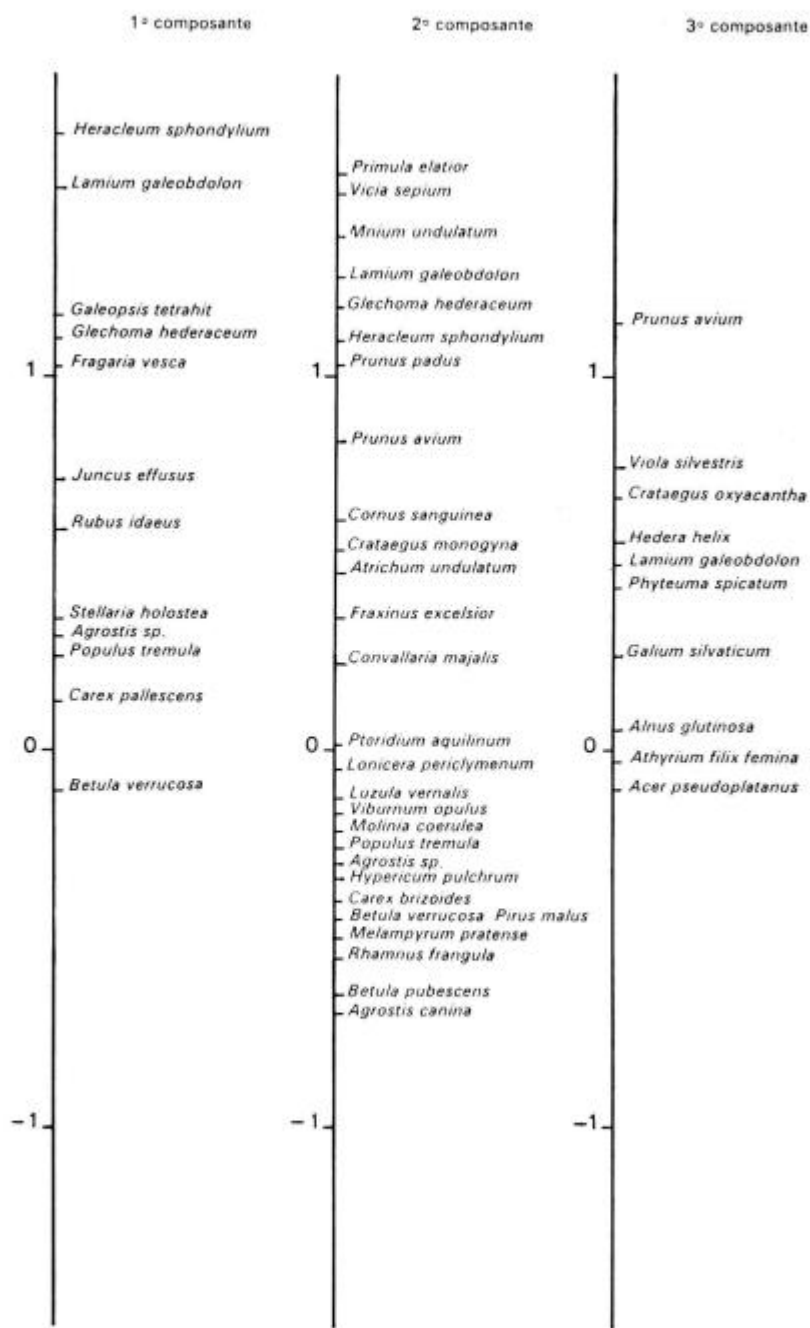
A partir de ce tableau, la figure 5 (« Alluvions ») tente de matérialiser dans un plan les positions relatives qu'occupent ces neuf groupements dans l'espace multidimensionnel des composantes principales. Les groupements 1, 2 et 4 apparaissent proches les uns des autres ; il est bien difficile, en revenant à la valeur indicatrice des espèces qui les composent, de différencier nettement leur écologie, et ils seront réunis en un groupe unique.

Le quatrième passage n'apporte rien de plus en ne laissant que trois groupements finaux puisque les groupements 8 et 9 demeurent inchangés.

Écologie des groupements formés :

— *groupement écologique A₁* : formé par la réunion des groupements élémentaires 1, 2 et 4.

Betula verrucosa EHRH., *Viburnum opulus* L., *Luzula vernalis* D.C., *Carex brixoides* L., *Melampyrum pratense* L., *Hypericum pulchrum* L., *Rubus idaeus* L., *Agrostis*

FIG. 3. — *Sous-forêt "alluvions"*. *Espèces à valeur indicatrice*

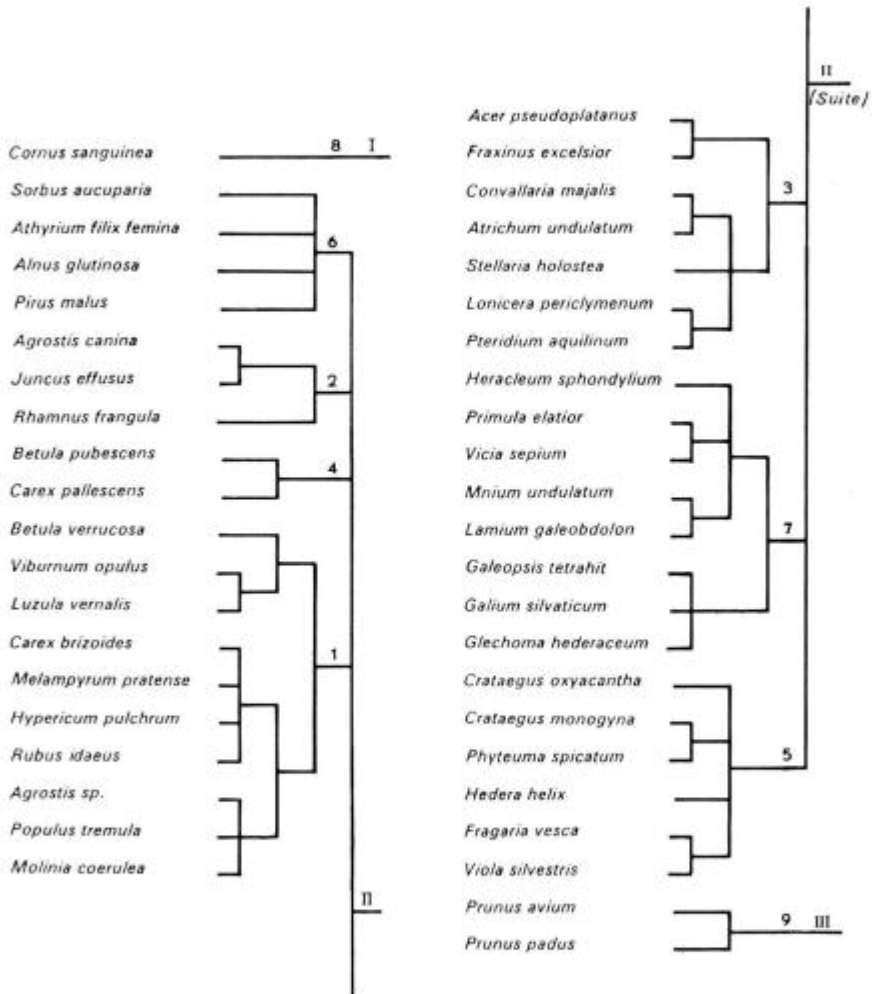


FIG. 4. — Dendrogramme relatif à la sous-forêt sur "alluvions"

sp., *Populus tremula* L., *Molinia coerulea* MOENCH., *Agrostis canina* L., *Juncus effusus* L., *Rhamnus frangula* L., *Betula pubescens* EHRH., *Carex pallescens* L.

pseudogley superficiel (moins de 30 cm) ;

couvert angulaire faible,

pente nulle ou faible.

On remarque que *Carex brizoïdes* et *Molinia coerulea* sont réunis dans le même groupement, alors que, comme on le verra par la suite (cf. § 423), il semble que leur écologie soit un peu différente. La méthode des groupes écologiques statistiques aboutit d'ailleurs au même résultat.

TABLEAU 7

Distances inter-groupes au 3^e passage (Alluvions)

Groupes	1	2	3	4	5	6	7	8	9
1	16								
2	39	31							
3	56	129	45						
4	151	68	156	48					
5	125	184	123	169	67				
6	223	258	220	366	512	183			
7	358	384	287	508	218	669	195		
8	427	609	289	619	639	290	868	57	
9	538	616	541	514	262	1 172	464	1 344	142

— *groupement écologique A_{II}* : il est formé par le groupement élémentaire 3. *Acer pseudoplatanus* L., *Fraxinus excelsior* L., *Convallaria majalis* L., *Atrichum undulatum* (HEDW.) P. BEAUV., *Stellaria holostea* L., *Lonicera periclymenum* L., *Pteridium aquilinum* (L.) KUHN.

pseudogley à profondeur moyenne (30-40 cm),

pente moyenne (2 à 4 %).

— *groupement écologique A_{III}* : il est formé par le groupement élémentaire 5.

Crataegus oxyacantha L., *Crataegus monogyna* JACQ., *Phyteuma spicatum* L., *Hedera helix* L., *Fragaria vesca* L., *Viola silvestris* LAM.

rien de particulier quant aux premières composantes ;

texture plutôt limono-sableuse.

— *groupement écologique A_{IV}* : il est formé par le groupement élémentaire 6.

Sorbus aucuparia L., *Athyrium filix-femina* ROTH., *Alnus glutinosa* GAERTN. *Pirus malus* L.

pseudogley plutôt superficiel,

texture moyenne (limoneuse).

— *groupement écologique A_V* : il est formé par le groupement élémentaire 7.

Heracleum sphondylium L., *Primula elatior* JACQ., *Vicia sepium* L., *Mnium undulatum* HEDW., *Lamium galeobdolon* CRANTZ., *Galeopsis tetrahit* L., *Galium silvaticum* L., *Glechoma hederaceum* L.

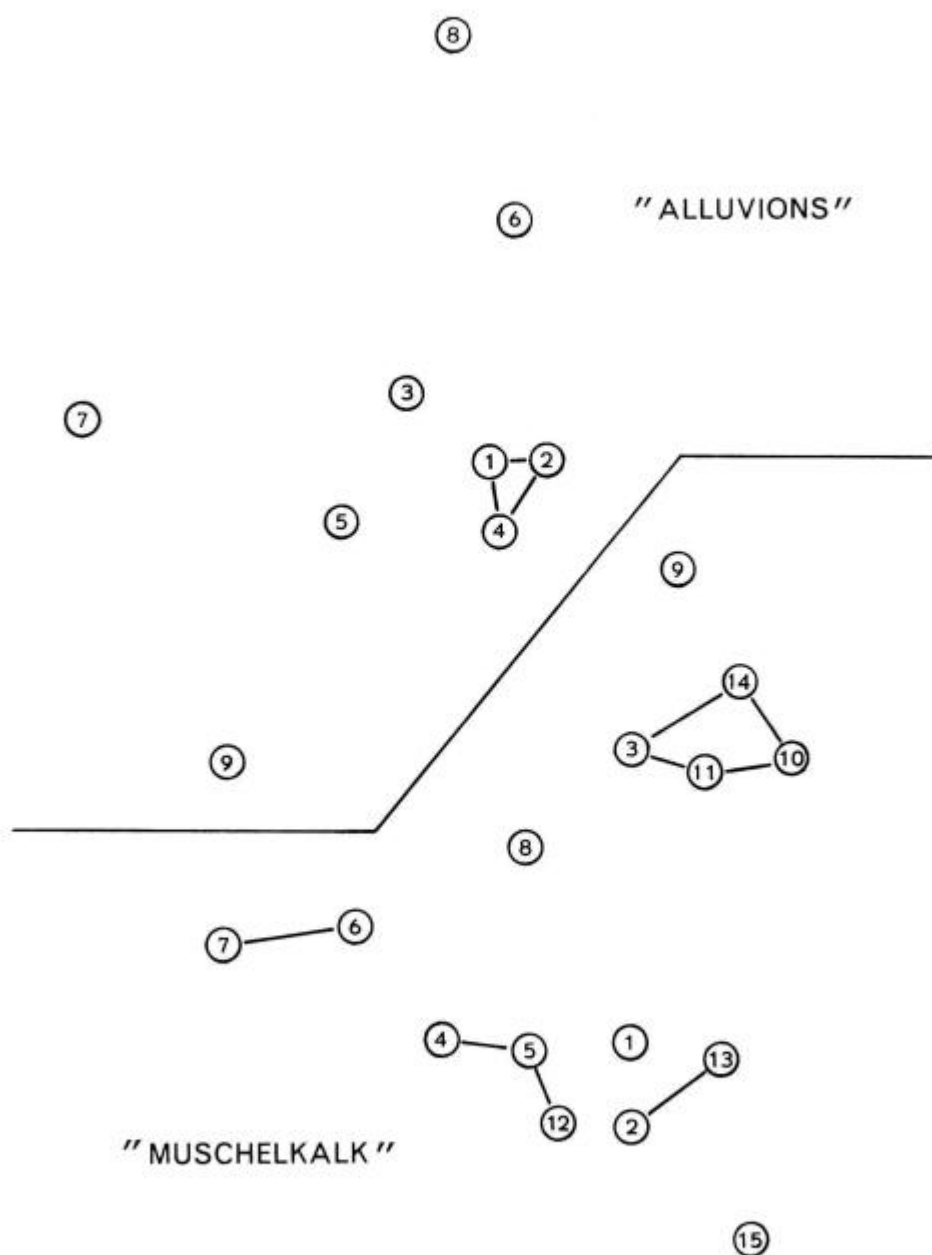


FIG. 5. — Position relative des groupes élaborés par la méthode de Van den Driessche

fort recouvrement de la strate herbacée,
humus doux (mull ou crypto-mull),
pseudogley profond ou absent (>40 cm),
pente forte (>4 %).

— *groupement écologique* A_{VI} : il est formé par le groupement élémentaire 8.

Cornus sanguinea L.

pseudogley profond ou absent,
pente forte (>4 %),
couvert angulaire fort.

Par ailleurs, cette espèce caractérise le Muschelkalk. Elle ne se rencontre que très rarement sur Alluvions dans le fond du vallon de la Fontaine Gaufy où le Muschelkalk, sans avoir été atteint, devait être proche de la surface. C'est ce qui explique que l'analyse l'élève au rang de groupe monospécifique.

— *groupement écologique* A_{VII} : il est formé par le groupement élémentaire 9.

Prunus padus L., *Prunus avium* L.

pseudogley profond ou absent,
pente forte (>4 %),
couvert angulaire fort,
texture nettement limono-sableuse.

4.2222. *Sous-forêt Muschelkalk*

Résultat de l'analyse des composantes principales :

Quatre composantes sont écologiquement interprétables.

Première composante : elle absorbe 21 % de la variation. La profondeur de l'horizon B_g est ici prépondérante, liée positivement à la texture et au recouvrement de la strate herbacée, négativement au couvert angulaire. Lorsque la composante croît, la profondeur du pseudogley augmente, la texture de l'horizon A₂ devient plus argileuse, le recouvrement de la strate herbacée augmente et le couvert angulaire diminue.

Deuxième composante : elle absorbe 19 % de la variation. Elle est constituée par la profondeur de l'horizon carbonaté liée positivement au type d'humus. Lorsqu'elle croît, la profondeur de l'horizon carbonaté augmente et l'humus tend vers le mull acide et même le moder.

Troisième composante : elle absorbe 14 % de la variation. Elle est pratiquement constituée par la pente seule. Lorsqu'elle croît, la pente augmente.

Quatrième composante : elle absorbe 11 % de la variation. Elle est constituée par la texture, liée négativement au recouvrement de la strate herbacée et à la profondeur de l'horizon B_g. Lorsqu'elle croît, la texture devient plus argileuse, le recouvrement de la strate herbacée décroît et le pseudogley devient plus superficiel.

La figure 6 indique, composante par composante, les espèces ayant statistiquement une valeur indicatrice pour une ou plusieurs de ces composantes.

Les calculs relatifs à l'élaboration des groupements écologiques ont nécessité cette fois cinq passages. Mais les résultats sont ici un peu moins satisfaisants que pour la sous-forêt « Alluvions ». En effet, dès le 3^e passage, il devient difficile de préciser l'écologie respective des différents groupements formés. La figure 7 montre le dendrogramme obtenu à l'issue du 5^e passage.

Au deuxième passage, les 56 espèces à valeur indicatrice retenues forment quinze groupements écologiques élémentaires numérotés de 1 à 15. Le tableau 8 indique les distances inter-groupes à ce deuxième passage.

TABLEAU 8

Distance inter-groupes au 2^e passage (Muschelkalk)

Groupes	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
1	8														
2	19	10													
3	27	61	14												
4	25	63	37	9											
5	15	24	45	21	5										
6	85	140	58	42	65	27									
7	174	242	146	93	129	43	39								
8	81	101	50	83	66	65	122	34							
9	138	171	87	197	203	223	381	157	34						
10	78	145	42	78	121	99	195	125	80	18					
11	62	124	23	42	81	49	117	76	114	34	6				
12	23	27	86	42	25	139	217	156	248	151	131	15			
13	18	24	32	62	40	115	229	77	93	78	86	57	12		
14	81	135	49	99	138	153	270	158	65	37	36	151	88	15	
15	107	59	152	190	104	246	373	138	225	269	265	134	73	284	23

C'est à partir de ce tableau que la figure 5 (Muschelkalk) tente de matérialiser, dans un plan, les positions relatives qu'occupent les 15 groupements élémentaires dans l'espace à 4 dimensions des composantes principales.

Apparaissent écologiquement interprétables, au quatrième et avant-dernier passage, les groupements 8, 9 et 15 et la réunion des groupements 3, 10, 11 et 14.

Par contre, il est difficile d'admettre le rattachement du groupement 4 aux groupements 6 et 7. Ce groupement a plus d'affinité écologique avec le groupement 5, et d'ailleurs le tableau 8 indique effectivement que le groupement 4 est beaucoup plus proche de 5 ($D = 21$) que de 6 ($D = 42$). D'autre part, il est possible de différencier l'écologie du groupement 1 de celle des ensembles de groupements 4-5-12 et 2-13.

Ecologie des groupements formés :

— *groupement écologique M₁* : il est formé par le groupement élémentaire 9.

Ficaria ranunculoïdes MOENCH., *Phyteuma spicatum* L., *Galium palustre* L., *Ranunculus auricomus* L., *Hypericum hirsutum* L.

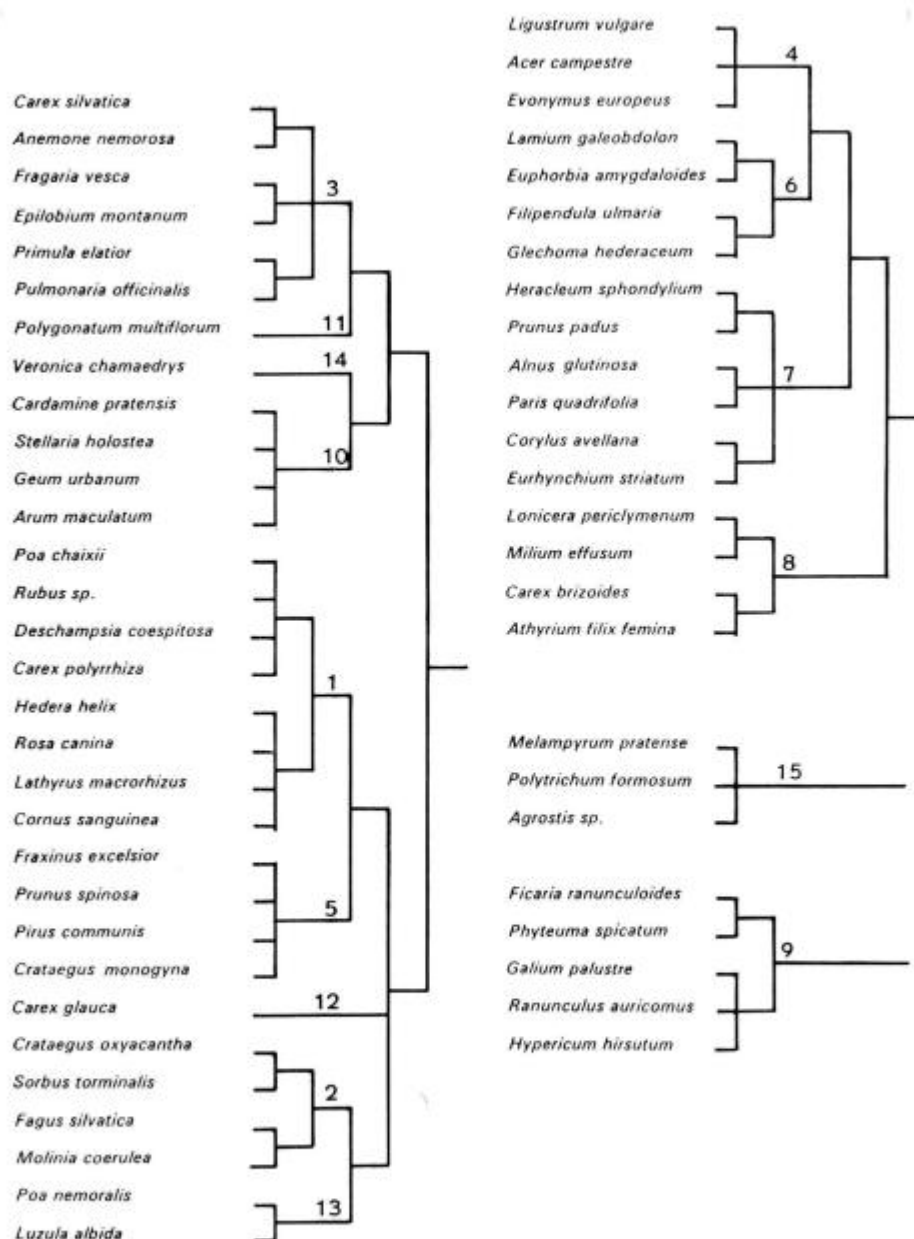


FIG. 7. — Dendrogramme relatif à la sous-forêt sur Muschelkalk.

pente nulle ou très faible,
cryptomull,
texture de l'horizon A₂ argilo-limoneuse,
pseudogley profond (25 cm), relativement à ce que l'on trouve sur l'ensemble du
Muschelkalk ;

horizon carbonaté profond (> 90 cm).

Localisation : fonds de vallons plats.

— *groupement écologique M_{II}* : il est formé par la réunion des groupements élémentaires 3, 10, 11 et 14.

Carex silvatica HUDS., *Anemone nemorosa* L., *Fragaria vesca* L., *Epilobium montanum* L., *Primula elatior* JACQ., *Pulmonaria officinalis* L., *Cardamine pratensis* L., *Stellaria holostea* L., *Geum urbanum* L., *Arum maculatum* L., *Polygonatum multiflorum* ALL., *Veronica chamaedrys* L.

pente moyenne (3-4 ‰),

cryptomull,

texture de l'horizon A₂ limono-argileuse,

pseudogley assez profond (20 à 25 cm).

Localisation : vallons, mais non à proximité immédiate des ruisseaux.

— *groupement écologique M_{III}* : il est formé par le groupement élémentaire 8.

Lonicera periclymenum L., *Milium effusum* L., *Carex brizoïdes* L., *Athyrium filix-femina* ROTH.

pente faible,

recouvrement faible de la strate herbacée,

mull ou mull acide,

texture limono-argileuse,

pseudogley superficiel (15 cm).

Localisation : plateau sur Muschelkalk à limon éolien fortement érodé et début d'acidification.

— *groupement écologique M_{IV}* : il est formé par la réunion des groupements élémentaires 6 et 7.

Lamium galeobdolon CRANTZ., *Euphorbia amygdaloïdes* L., *Filipendula ulmaria* (L.) MAXIM., *Glechoma hederaceum* L., *Heracleum sphondylium* L., *Prunus padus* L., *Alnus glutinosa* GAERTN., *Paris quadrifolia* L., *Corylus avellana* L., *Eurhynchium striatum* (SCHREB.) SCHIMP.

pente faible,

texture de l'horizon A₂ argilo-limoneuse,

pseudogley entre 20 et 25 cm,

pas de liaison avec la profondeur de l'horizon carbonaté.

Localisation : fonds de vallons.

— *groupement écologique M_V* : il est formé par la réunion des groupements élémentaires 4, 5 et 12.

Ligustrum vulgare L., *Acer campestre* L., *Evonymus europaeus* L., *Fraxinus excelsior* L., *Prunus spinosa* L., *Pirus communis* L., *Crataegus monogyna* JACQ., *Carex glauca* MURR.

pente forte (6 à 15 %),
horizon carbonaté peu profond (35 à 70 cm).

Localisation : stations à fortes pentes.

— *groupement écologique* M_{VI} : il est formé par le groupement élémentaire 1. *Poa chaixii* VILL., *Rubus* sp., *Deschampsia coespitosa* (L.) P.B., *Carex polyrrhiza* WALLR., *Hedera helix* L., *Rosa canina* L., *Lathyrus macrorhizus* WIMMER, *Cornus sanguinea* L.

pente moyenne à forte (4 à 10 %) ;
texture de l'horizon A_2 limoneuse un peu argileuse ;
pseudogley entre 15 et 20 cm.

— *groupement écologique* M_{VII} : il est formé par la réunion des groupements élémentaires 2 et 13.

Crataegus oxyacantha L., *Sorbus torminalis* (L.) CRANTZ., *Fagus sylvatica* L., *Molinia coerulea* MOENCH., *Poa nemoralis* L., *Luzula albida* D.C.

pente moyenne (2 à 5 %),
texture de l'horizon A_2 limoneuse,
pseudogley entre 20 et 25 cm,
horizon carbonaté à profondeur moyenne (80 à 100 cm).

— *groupement écologique* M_{VIII} : il est formé par le groupement élémentaire 15. *Melampyrum pratense* L., *Polytrichum formosum* HEDW., *Agrostis* sp.

pente faible (0 à 3 %),
pseudogley superficiel (15 cm),
horizon carbonaté profond (>90 cm).

La méthode de classification de VAN DEN DRIESSCHE utilisée ici s'avère séduisante. Cependant, certaines objections importantes s'imposent :

— il est nécessaire d'apprécier la valeur écologique des groupements formés pour déterminer le passage auquel il est souhaitable de s'arrêter, le passage précédent différenciant des groupements à écologie difficile à préciser, le suivant réunissant des espèces à écologie trop différente.

— à un passage donné, la valeur écologique des divers groupements formés peut être très variable, et il est nécessaire de sauter d'un passage à l'autre pour élaborer les groupements définitifs.

4.23. *Espèces sociales et pseudogley. Répartition du Hêtre*

Les groupes et groupements ainsi constitués ne reflètent pourtant pas la forêt dans tous ses aspects. L'une et l'autre méthode employées au moment de l'interprétation des données ne font appel qu'au critère de présence-absence des espèces.

Or, à Charmes, un certain nombre d'espèces peuvent localement devenir très abondantes jusqu'à constituer un tapis continu et monospécifique. Telles sont *Molinia coerulea*, *Carex brizoïdes*, *Poa chaixii*, *Deschampsia coespitosa*, *Luzula albida*. Les profils écologiques de ces espèces, bâtis sur la présence-absence, ne sont que très peu caractéristiques, à tel point que *Poa chaixii* ne figure dans aucun groupement. On peut imaginer qu'en passant d'une station où une espèce est à l'état de quelques pieds isolés, à une autre où elle forme un tapis continu après avoir éliminé presque toutes les autres espèces, le facteur écologique qui la conditionne ne peut que s'approcher fortement de son optimum.

C'est pourquoi il a été jugé utile de définir sur une carte (jointe en annexe) l'aire de répartition de trois de ces espèces, en ne retenant que les relevés où l'espèce a au moins une abondance-dominance de 10 %. Ce sont : *Molinia coerulea*, *Carex brizoïdes*, *Poa chaixii*.

D'autre part, le fond couleur de la carte indique la profondeur de l'horizon B_g sur toute l'étendue de la forêt. Il montre bien les grandes unités : Muschelkalk, plateaux mal drainés, vallon et zone située au sud du vallon plus sains, etc.

La correspondance avec les grandes nappes des espèces sociales est bonne sans être parfaite. *Poa chaixii* est localisé dans la zone du vallon au sens large, mais est aussi présent abondamment ailleurs, là où le pseudogley est plus profond et dans la zone de transition entre Muschelkalk et « Alluvions » où le limon éolien repose directement sur Muschelkalk.

Molinia coerulea recouvre de vastes surfaces sur les zones de plateau à pseudogley peu profond ; elle peut être présente sur Muschelkalk.

L'aire de *Carex brizoïdes* est largement mêlée à celle de *Molinia coerulea*. La présente étude n'a d'ailleurs pas permis de différencier leur écologie. Pourtant ces deux aires ne sont pas identiques ; celle de *Carex brizoïdes* a un centre de gravité nettement situé vers le nord-ouest du massif, alors que *Molinia coerulea* a une position plus centrale. Ceci laisse à penser que *Carex brizoïdes* a un optimum de développement sur des sols à texture moins fine, limoneuse à limono-sableuse, et à hydro-morphie moins asphyxiante que ceux de *Molinia coerulea*.

Le manque de fidélité parfaite entre cartographie du pseudogley et cartographie des espèces sociales peut suggérer que le critère de profondeur de l'horizon B_g utilisé ici n'est peut-être pas suffisant pour exprimer à lui seul le caractère plus ou moins hydromorphe d'une station. Des études stationnelles plus précises sont en cours sur tous ces problèmes.

Répartition du Hêtre

Le carton annexe de la carte couleur indique l'aire principale du Hêtre en forêt de Charmes. Il y est plus ou moins abondant et devient parfois l'essence dominante ; la forêt prend alors souvent l'aspect d'une futaie. Cette aire principale, comme le précise la figure 2-A, est liée à la présence de limon éolien reposant sur les marnes vertes du Muschelkalk, à condition que cette couche limoneuse soit restée suffisamment bien individualisée.

Il existe d'autre part de tout petits bouquets de hêtres disséminés dans toute la forêt. La même figure représente les différentes stations favorables à cette présence sur « Alluvions » : limon éolien localement plus épais ou moins pollué par la couche alluviale argileuse sous-jacente.

Enfin, il ne faudrait pas négliger l'importance de l'action anthropique sur la répartition du Hêtre. On sait que le traitement en taillis-sous-futaie sur de longues périodes tend à favoriser le Chêne aux dépens du Hêtre. Cependant, le traitement étant le même partout, on peut estimer que le Hêtre s'est maintenu en général là où les conditions lui étaient les plus favorables.

4.24. Comparaison des résultats

La comparaison des résultats obtenus par les deux méthodes de traitement des données appelle les remarques suivantes :

- dans les deux cas apparaissent les espèces ayant une signification écologique ;
- les différents types de stations mises en évidence sont identiques, bien que, selon les cas, telle ou telle station soit plus ou moins précisément définie par l'une ou l'autre méthode ;
- la composition des groupes écologiques et des groupements écologiques n'est pas identique, mais il y a toujours des « noyaux » d'espèces qui sont les mêmes. Ceci est sans doute dû au fait que les groupements écologiques ne sont pas statistiquement définis (au sens de GOUNOT, 1959) et que les rapports des espèces entre elles n'ont pas été pris en compte pour leur définition.

Il est nécessaire de bien préciser, une fois de plus, que les groupes et groupements écologiques formés ici n'ont de valeur certaine que régionalement et sur des substrats semblables ;

— l'analyse des composantes principales n'a pas mis en évidence la liaison particulière qui semble exister entre *Melampyrum pratense* et *Molinia coerulea* (parasitisme-saprophytisme), liaison qu'a permis de déceler la méthode des groupes statistiques de GOUNOT.

Il faut dire, en contre partie, que l'analyse mathématique paraît être plus satisfaisante, car la démarche suivie est beaucoup plus objective et la définition de l'écologie des espèces est d'abord plus analytique, puis plus synthétique.

L'établissement des groupes et groupements écologiques a été fait en n'utilisant que des critères de présence-absence. Dans le cas de Charmes, l'existence de nappes d'espèces herbacées sociales introduit un élément particulier. La cartographie a permis alors de mieux approcher l'écologie de ces espèces.

Le tableau 9 fournit un résumé synthétique de la distribution des groupes et groupements écologiques en fonction des différents types de stations.

TABLEAU 9

Distribution des groupes et groupements écologiques en fonction des différentes stations

Substrat	Stations	Groupes écologiques	Groupements écologiques
« Alluvions »	Plateau très hydromorphe.	A ₃	A _I
	Plateau hydromorphe	A ₂	A _I et A _{IV}
	Plateau peu hydromorphe	A _I	A _{II}
	Flanc de vallon à mi-pente		A _{III}
	Fonds de vallon	A ₄ et A ₅	A _V , A _{VI} et A _{VII}
Muschelkalk	Plateau peu hydromorphe	M ₇	M _{III} et M _{VIII}
	Plateau hydromorphe	M ₅	M _{VII} et M _{VI}
	Flanc de vallon à pente forte	M ₆	M _V et M _{VI}
	Flanc de vallon à pente moyenne ou bas de pente	M ₃ et M ₄	M _{II}
	Fonds de vallon	M ₁ et M ₂	M _I et M _{IV}

5. — CONCLUSIONS

En raison du milieu où elle est établie, la forêt de Charmes pose un sérieux problème de gestion. Or, ce type de forêt est relativement fréquent dans l'est de la France, et une étude devenait nécessaire pour en préciser l'écologie. Pour approcher le problème, deux méthodes de traitement des données ont été utilisées. La méthode des groupes écologiques statistiques a donné de bons résultats, mais le travail est laborieux et manque, à certains stades, d'objectivité. L'analyse mathématique permet une étude plus rapide dans des conditions de parfaite objectivité et elle est susceptible de développements ultérieurs intéressants.

Il faut remarquer que dans ce cas, le but essentiel de la méthode est l'étude de l'auto-écologie des espèces. Les groupements ne sont réalisés que pour aider à la définition des stations.

Du point de vue méthodologie, l'essai d'analyse mathématique réalisé ici n'est qu'une première approche du problème. De nouvelles études seront nécessaires pour affiner la méthode. Il faut remarquer qu'un effort tout particulier devra être fait dans le choix et l'analyse des facteurs écologiques, afin de réduire au minimum les risques de laisser échapper les facteurs déterminants de l'écologie des stations et de la répartition des espèces.

L'analyse du milieu a montré que les sols de la forêt de Charmes appartenaient à des types mal connus et peu étudiés : sols lessivés à fragipan, sols lessivés à pseudogley et pélosols pseudogleys. Le degré d'imperméabilité des horizons d'engorgement et le drainage sont particulièrement importants pour l'explication de l'écologie du massif (tableau 9).

Les espèces sociales jouent un grand rôle dans ces forêts hydromorphes. Au niveau de la strate herbacée, les phénomènes de concurrence sont très forts et leur développement en tapis continu entraîne une diminution du nombre d'espèces (évolution vers la monospécificité). Le développement de ces tapis (*Molinia coerulea*, *Carex brizoides*) est l'indication d'une perturbation dans l'écosystème forêt.

A Charmes, on peut penser que les coupes fréquentes du taillis (tous les 25 à 30 ans), en provoquant des ouvertures brutales et répétées du couvert (favorables aux espèces héliophiles), ont entraîné un tassement progressif du sol et une remontée du niveau d'engorgement.

Les espèces les plus compétitives ont alors pu progressivement occuper le terrain ; elles ont, en dehors de leur caractère héliophile, un haut pouvoir de concurrence, car elles disposent de plusieurs modalités de propagation (végétatives et par graines). A chaque coupe, le phénomène va en s'amplifiant, entraînant des difficultés grandissantes de régénération de l'essence principale (Chêne).

On constate un appauvrissement progressif du taillis et le recrutement des baliveaux devient de plus en plus difficile. Le stade ultime est un « peuplement » présentant de très vieilles réserves éparées avec quelques saules, bouleaux, trembles. Le sol est pratiquement occupé par une seule espèce herbacée.

D'un point de vue général, il est permis d'avancer que le problème des « nappes de graminées » en forêt se rattache au phénomène de développement des espèces sociales dans tous les types de végétation. L'apparition de la monospécificité résulte d'une perturbation du Milieu, ce déséquilibre pouvant être la conséquence de causes diverses. La monospécificité de la strate herbacée aboutit à des stades qui peuvent être d'autant plus stables que le milieu naturel est moins favorable à la végétation forestière. La réinstallation de la forêt est alors d'autant plus lente que la zone déforestée est plus vaste (dissémination des graines) et que la nappe est plus ancienne (humus épais et défavorable). Ces différents stades ont également été observés dans des friches calcaires à Brachypode (DEBAZAC et al., 1966).

En fin de compte, le problème revient donc à contrôler étroitement le développement des espèces sociales. Ce contrôle doit être d'autant plus sévère que le milieu est moins favorable à la forêt.

En dehors de toute considération d'ordre économique, et pour les raisons développées ci-dessus, le traitement en taillis-sous-futaie est particulièrement mal adapté aux types de substrats comparables à ceux de Charmes.

En matière d'application sylvicole, la présente étude n'a pour but que de préciser l'écologie de ce massif. Il appartient au Gestionnaire de définir, à partir des différentes stations que l'étude a caractérisées, l'orientation culturale à donner aux différentes parties de la forêt (maintien du système actuel, mise en réserve pour refermer

le couvert, introduction de feuillus ou de résineux, forêt de chasse, forêt-loisir...) Même les options les moins satisfaisantes sur le plan biologique peuvent être légitimées par le contexte socio-économique.

Reçu pour publication en août 1968

REMERCIEMENTS

Que soient remerciés ici :

- Monsieur E.F. DEBAZAC, qui a été l'initiateur de ce travail.
- Monsieur le Professeur DUCHAUFOUR pour l'aide qu'il nous a apportée dans la compréhension des sols.
- M. MILLIER et tous les membres de la station de Biométrie du CNRF.
- L'Inventaire forestier national, et plus précisément M. BERTRAND, qui nous a autorisé à utiliser son matériel mécanographique, nécessaire à la mise en œuvre de l'une des deux méthodes d'interprétation utilisées.
- M. DELWAULLE, Ingénieur GREF, qui, par sa connaissance du massif, nous a fourni d'utiles renseignements.

Nous tenons à remercier plus particulièrement l'Office national des Forêts et tout spécialement M. MORMICHE, Ingénieur GREF à Epinal, qui a largement facilité notre travail de terrain et nous a aidé à comprendre l'écologie de ce massif.

SUMMARY

ECOLOGY OF A FOREST ON HYDROMORPHIC SOILS, THE CHARMES FOREST (VOSGES) — CONTRIBUTION TO THE ELABORATION OF A METHOD FOR THE DYNAMICAL STUDY OF A FOREST.

We have entered upon a study of the ecology of the Charmes Forest, Vosges, France. It is a kind of forest which grew on hydromorphic soils developed on Lettenkhole marl, or on more or less clayey alluvium.

A study of the vegetation was carried out at the same time and 299 ecologic statements were made.

Some interesting precise details were thus given about the kinds of soils we came across.

They consist mainly in washed soils with pseudogley or with fragipan and in pelosols pseudogley. The last two sorts being still badly known in France.

Two methods are used for ecologic interpretations :

- the method of « statistical ecologic groups » ;
- a method of mathematical analysis based upon the principal component analysis, which enabled us to set up « ecologic gatherings ». This method is based upon a study of the autoecology of species. Ecologic gatherings are not defined statistically and are only true locally.

Comparing the results obtained in both cases we find that :

- most indicator species are the same in both methods,
- the kinds of « stations » (localities) defined are very close one another,
- ecologic gatherings and ecologic groups have not the same composition but they always have a nucleus of identical species.

The ecology of social herbaceous species (*Molinia coerulea*, *Carex brizoides*) was detailed in a map showing the sheets they make.

On the point of view of the forest, the conclusion to this study is that coppice with standards in such forests is particularly ill adapted to this kind of « locality ».

ZUSAMMENFASSUNG

OKOLOGIE EINES WALDGEBIETES (FORÊT DE CHARMES, VOGESEN) AUF HYDROMORPHEN BÖDEN —
BEITRAG ZUR AUSARBEITUNG EINER DYNAMISCHEN UNTERSUCHUNGSMETHODE DES WALDSTANDORTS

Die vorliegende Arbeit betrifft die standortkundliche Untersuchung eines Waldgebietes (Forêt de Charmes) in der Nähe von Charmes in den Vogesen. Die Böden sind vernässt und haben sich auf mehr oder minder tonreichen Alluvionen oder Muschelkalk-Mergel (marnes du Lettenkhole) entwickelt.

Den vegetationskundlichen und den parallel dazu durchgeführten bodenkundlichen Untersuchungen liegen 299 ökologisch-vegetationskundliche Geländeaufnahmen zugrunde. Einige interessante Ergebnisse bezüglich der vorkommenden Bodentypen, sol lessivé à pseudogley, sol lessivé à fragipan, pélosol pseudogley, konnten erarbeitet werden. Die beiden letztgenannten Bodentypen sind in Frankreich noch wenig bekannt.

Zur ökologischen Interpretation der Geländeaufnahmen wurden zwei verschiedene Methoden verwendet. Eine statistische Methode der « ökologischen Gruppen » (groupes écologiques) und eine mathematisch-statistische Methode, die Prinzipalkomponentenanalyse, welche die Fassung der « ökologischen Vegetationsgesellschaften » (groupements écologiques) ermöglichte. Diese letztgenannte Methode beruht auf der Untersuchung der Autökologie der Arten und die so gefassten Gesellschaften sind statistisch nicht definiert und haben nur lokale Bedeutung.

Ein Vergleich der beiden Methoden zeigt, dass die entsprechenden standortzeigenden Arten in beiden Fällen annähernd dieselben sind, die definierten Standorttypen sich sehr ähnlich sind und dass die « ökologischen Gruppen » und « die ökologischen Vegetationsgesellschaften » nicht dieselbe floristische Artenzusammensetzung haben, jedoch immer einen gemeinsamen Artenkern besitzen.

Die Ökologie der gesellschaftsbildenden Gräser (*Molinia coerulea*, *Carex brizoides*, *Poa chaixii*) konnte durch eine Kartierung präzisiert werden.

Die forstliche Schlussfolgerung dieser Standortuntersuchung unterstreicht die äusserst schlechte Eignung dieser Standorte für den bisher geübten Mittelwaldbetrieb.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ANDERSON T.W., 1964. Introduction to multivariate statistical analysis. John Wiley, New York.
- AUSSENAC G., 1962. Un vignoble de côteau à Murviel-les-Montpellier. Etude du milieu et de la végétation. *Thèse Ecologie* (3^e cycle), 94 p.
- BARTOLI Ch., 1966. Etudes écologiques sur les associations forestières de la Haute-Maurienne. *Ann. Sci. forest.*, 33, 3, 3-319.
- BONNEAU M., DUCHAUFOUR P., LE TACON F., N'GUYEN-KHA, 1967. Notes sur quelques sols développés sur substratum argileux. *Pédologie*, 17, 1, 106-118.
- BRAY J.R., CURTIS J.T., 1957. An ordination of the ripeland forest communities of southern Wisconsin. *Ecol. Monogr.*, 27, 328-349.
- DAGNELIE P., 1960. Contribution à l'étude des communautés végétales par l'analyse factorielle. *Bull. Serv. Carte phytogéogr.*, B, 5, 1-195.
- DEBAZAC E.F., TOMASSONE R., 1965. Contribution à une étude comparée des Pins méditerranéens de la section Halepensis. *Ann. Sci. forest.*, 22, 2, 216-256.
- DEBAZAC E.F., AUSSENAC G., DELWAULLE J., 1966. Note sur la végétation de certaines terres incultes du département de l'Aube. *C. R. Acad. Agric.*, 306-314.
- DECAISNE M.J., 1847. Sur le parasitisme des Rhinantacées. *Ann. Sci. nat.*, 3, 8, 7-9.
- DUCHAUFOUR Ph., 1953. La dégradation de la structure des sols forestiers. *Rev. forest. franç.*, 10, 657-665.
- DUCHAUFOUR Ph., 1957. Tableaux descriptifs et analytiques des sols. *Ecole nationale des Eaux et Forêts*, Nancy, 85 p.
- DUCHAUFOUR Ph., PARDE J., JACAMON M., DEBAZAC E.F. 1958. Un exemple d'utilisation pratique de la cartographie des stations : la forêt du Ban d'Etival (Vosges) *Rev. forest. franç.*, 10, 597-630.

- DUCHAUFOR Ph., BONNEAU M., DEBAZAC E.F., PARDE J., 1961. Types de forêt et aménagement : la forêt de la Contrôlerie en Argonne. *Ann. Ec. nation. Eaux et Forêts*, **18**, 1, 1-44.
- DUCHAUFOR Ph., 1960. Stations, types d'humus et groupements écologiques. *Rev. forest. franç.*, **7**, 484-494.
- DUCHAUFOR Ph., 1965. Précis de Pédologie. 2^e éd. Masson, Paris, 481 p.
- DUVIGNEAUD P., 1956. La variabilité des associations végétales. *Bull. Soc. bot. Belg.*, **78**, 107-134.
- GOUNOT M., 1958. Contribution à l'étude des groupements messicoles et rudéraux de la Tunisie. *Ann. Serv. bot. Agron. Tunisie*, 275 p.
- GOUNOT M., 1959. L'exploitation mécanographique des relevés pour la recherche des groupes écologiques. *Bull. Serv. Carte. phytogéogr.*, B. **4**, 147-177.
- GREIG-SMITH P., 1964. Quantitative Plant Ecology. Butterworths, London.
- HARMANN M.M., 1964. Factor analysis. Chicago U.P.
- KENDALL M.G., 1961. A course in multivariate analysis. *Griffin*. London.
- LACHAUSSEE E., 1950. Les sols sous la dominance de l'eau et de la forêt. *Rev. forest. franç.*, **5**, 243-273.
- LECLERC DU SABLON M., 1887. Recherches sur les organes d'absorption des plantes parasites (Rhizantacées et Santalacées). *Ann. Sci. nat.*, **3**, **8**, 90-117.
- LE TACON F., 1966. Contribution à l'étude des sols d'un massif forestier des Basses-Vosges. *Thèse*, Nancy, 121 p.
- LOUCKS O.L., 1962. Ordinating forest communities by means of environmental scalars and phytosociological indices. *Ecol. Monogr.*, **32**, 137-166.
- MILLIER C., 1968. Station Biométrie CNRF. Programme F. 68 007.
- PLAISANCE G., 1965. Les sols à marbrures de la forêt de Chaux (Jura) *Ann. Sci. forest.*, **22**, **4**, 449-676
- TURC L., 1961. Evaluation des besoins en eau d'irrigation : évapotranspiration potentielle. *Ann. agron.*, **12**, 13-49.
- VAN DEN DRIESSCHE R., 1965. La recherche des constellations de groupes à partir des distances généralisées D₂ de MAHALANOBIS. *Biométrie-Praximétrie*, **6**, **1**, 36-47.