Zeitschrift: Botanica Helvetica

Herausgeber: Schweizerische Botanische Gesellschaft

Band: 113 (2003)

Heft: 1

Artikel: Influence des facteurs agro-écologiques sur les assemblages d'orchidées dans les pelouses calcicoles du Vercors (Préalpes, France)

Autor: Barbaro, Luc / Dutoit, Thierry / Grossi, Jean-Luc

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-74399

Nutzungsbedingungen

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

Conditions d'utilisation

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

Terms of use

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

Download PDF: 02.07.2025

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

Bot. Helv. 113/1 (2003): 63–79
0253-1453/03/010063-17
DOI 10.1007/s00035-003-0675-y
© Birkhäuser Verlag, Basel, 2003

Botanica Helvetica

Influence des facteurs agro-écologiques sur les assemblages d'orchidées dans les pelouses calcicoles du Vercors (Préalpes, France)

Luc Barbaro[1,2], Thierry Dutoit[3] et Jean-Luc Grossi[4]

1 Cemagref, Grenoble, BP 76, F-38402 St Martin d'Hères, France
2 Adresse actuelle: INRA, Station de Recherches Forestières, BP 45, F-33611 Gazinet Cedex, France
3 Unité Mixte de Recherches UMR-CNRS 6116 IMEP, Institut Méditerranéen d'Ecologie et de Paléoécologie, Université de Provence, FST Saint-Jérôme, Case Postale 461, F-13397 Marseille Cedex 20, France
4 A.V.E.N.I.R. (Agence de Valorisation Espaces Naturels Isérois Remarquables) 10, rue Raspail, F-38000 Grenoble, France

Manuscrit accepté le 30 janvier 2003

Abstract

Barbaro L., Dutoit T. and Grossi J.L. 2003. Influence of agro-ecological factors on orchid assemblages in the calcareous grasslands of the southern French Prealps (Vercors). Bot. Helv. 113/1: 63–79.

The prealpine calcareous grasslands of the Vercors Natural Park (Rhônes-Alpes, France) occurring in mountainous areas of south-eastern France have been poorly studied, although they provide suitable habitat for rare plant species especially orchids. In this study, we focused on the effects of habitat conditions and management regimes on their population assemblages (composition, structure, species-richness) in order to define adequate conservation management for the maintenance of species-rich orchid assemblages on both habitat and management gradients. The results showed that the grasslands of the Vercors Natural Park are characterized by the presence of species-rich orchid communities. This species-richness could be explained by the existence of a particular set of habitat conditions and management regimes where the following variables have the most significant effect (elevation, temperature, folding enclosure surface, type of herd and duration of grazing). Three response groups based on the measurement of orchid biological traits (e.g. biogeographical distribution, plant height, flowering periods, reproduction types) could be identified following the combination of habitat conditions and management regimes. In conclusion, two types of management systems could be proposed in accordance with the existence of two types of substrate (urgonian and marly limestone) to conserve the species-rich orchid communities of the Vercors Natural Park.

Key words: Biological management, calcareous grasslands, French Prealps, orchids.

Introduction

Les orchidées sont très souvent des espèces à conserver en priorité lors de la mise en place d'opérations de gestion conservatoire en Europe (Wells et Willems 1991). Elles sont également considérées comme des espèces « paravents » car leur conservation *in situ* permet le maintien de nombreuses autres espèces et fonctions de l'écosystème (Meffe et Carrol 1994). Cependant, la biologie complexe des orchidées rend délicate la mise en place de modes de gestion conservatoire adaptés à chaque espèce (Bjugstad-Porter 1991, Dutoit et Alard 1996, Broyer et al. 1998). En effet, beaucoup d'orchidées montrent des phénomènes pluri-annuels de dormance de leurs tubercules, qui peuvent passer plusieurs années sous terre sans fleurir (Hutchings 1987, Willems 1989, Wells et Cox 1991, Gillman et Dodd 1998, Willems et Dorland 2000). L'évaluation des impacts de la gestion conservatoire est alors très difficile (Wells 1967, Kindlmann et Balounova 1999, Sanger et Waite 1998, Tamm 1972).

De nombreuses espèces présentes dans les pelouses calcicoles européennes ont cependant fait l'objet d'études démographiques à long terme permettant de préciser dans une certaine mesure leurs exigences vis à vis de la gestion conservatoire (Wells et Willems 1991). Néanmoins, les réponses des différentes espèces aux types et régimes de gestion conservatoire (fauche, débroussaillement, pâturage ovin ou bovin) semblent propres à chaque espèce (Farrel 1991, Waite et Hutchings 1991, Hutchings et al. 1998, Schläpfer et al. 1998, Waite et Farrell 1998).

En raison, de la réponse complexe des différentes populations d'orchidées aux facteurs agro-écologiques (habitats, modes et régimes de gestion); ces espèces pourraient donc constituer des indicateurs particulièrement intéressants des impacts de la gestion conservatoire à long terme des écosystèmes prairiaux calcicoles (Aubenas 1993, Broyer et al. 1998). Dans ce travail, les questions suivantes seront donc examinées : (1) quels sont les effets respectifs des conditions d'habitat et des modes de gestion sur la richesse moyenne des pelouses calcicoles en orchidées? (2) comment s'organisent les populations d'orchidées le long des gradients agro-écologiques définis par les conditions d'habitat et les modes de gestion?

Pour répondre à ces questions, nos recherches ont été effectuées sur les écosystèmes herbacés calcicoles préalpins du Parc naturel régional du Vercors dans le sud-est de la France car le nombre d'espèces d'orchidées présent dans ces pelouses et landes xérophiles à mésophiles est très important et elles contiennent des espèces protégées au niveau national ou régional (Servier et Henniker 1994). Ces écosystèmes constituent également un habitat prioritaire au titre de la directive Habitats (pelouses calcicoles sèches à orchidées) ce qui justifie notamment l'application de mesures agri-environnementales pour leur conservation depuis 1991 (Barbaro 1999).

Matériel et Méthodes

Site d'étude et échantillonnage

Le Vercors est un massif préalpin calcaire situé dans les départements de la Drôme et de l'Isère (Fig. 1), au sein duquel s'observe une transition progressive du domaine bioclimatique médio-européen au domaine méditerranéen. Les pelouses et landes cal-

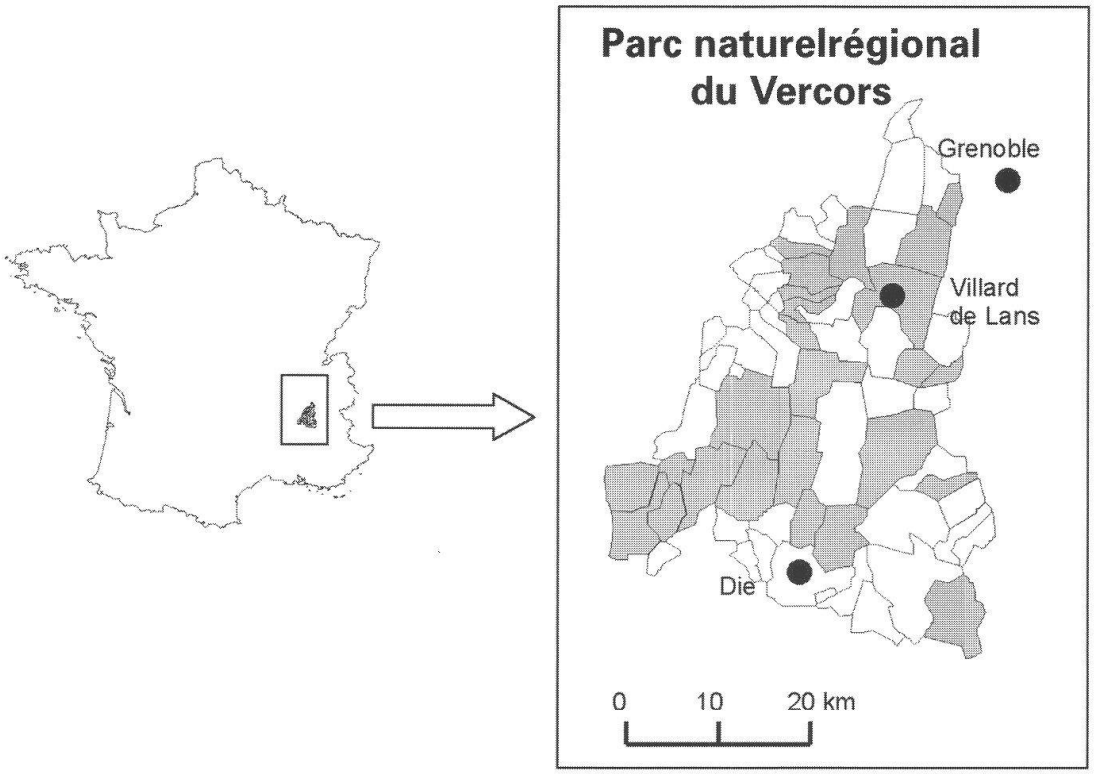

Fig. 1. Localisation de la zone d'étude en France et dans le territoire du Parc naturel régional du Vercors (en grisé, les territoires communaux où les 102 pelouses calcicoles ont été échantillonnées).

cicoles y occupent une surface importante dans les étages collinéen et montagnard inférieur (300 à 1300 m). Ces pelouses sont utilisées par des systèmes d'élevage extensif selon une combinaison de pratiques agro-pastorales incluant la fauche, le débroussaillement et le pâturage par différents types de troupeaux (Barbaro 1999).

Un échantillonnage stratifié de la composition floristique de 102 pelouses calcicoles du massif a été réalisé en 1996 et 1997 afin d'étudier l'influence des facteurs agro-écologiques sur les communautés végétales (Barbaro et Cozic 1998). Pour chacune des 102 stations, une série de variables explicatives (facteurs édapho-climatiques et modes de gestion) a été notée (Tab. 1). Un recensement spécifique des orchidées a été effectué en 1998. Trois campagnes ont été nécessaires pour couvrir toute la période de floraison des orchidées dans la zone d'étude (fin avril à fin mai; mi juin à mi-juillet et début septembre à fin octobre en particulier pour *Spiranthes spiralis*). Le nombre de pieds fleuris de chaque espèce d'orchidée a été noté par dénombrement direct sur l'ensemble de l'étendue du faciès correspondant à la communauté végétale échantillonnée les années précédentes (Barbaro et Cozic 1998). Afin de minimiser l'importance des écarts entre les effectifs des espèces, variant de un pied à plusieurs centaines de pieds selon les pelouses calcicoles échantillonnées, ceux-ci ont été transformés pour les analyses multivariées en indice d'abondance semi-quantitatif selon le code suivant: 0 = absence; 1 = 1 pied; 2 = 2 à 5 pieds; 3 = 6 à 10 pieds; 4 = 11 à 50 pieds; 5 = plus de 51 pieds. Les caractéristiques biologiques des espèces (Tab. 2) ont été rassemblées à partir de la bibliographie: la préférence d'habitat est établie à partir de la fréquence d'occurrence des

Tab. 1. Modalités des variables agro-écologiques. * UGB = Unité Gros Bétail. C'est une unité utilisée en statistique afin d'unifier les différentes catégories d'animaux. Elle est basée sur leurs besoins alimentaires.

Type de variable	Variable	Modalités
Conditions d'habitat	Altitude	a. 350 à 700 m b. 700 à 1000 m c. 1000 à 1300 m
	Température moyenne annuelle	a. < 7 °C b. 7 à 9 °C c. > 9 °C
	Substrat	a. Calcaires durs b. Eboulis et grèzes colluviales c. Calcaires marneux d. Marnes e. Colluvium et argiles de décarbonatation
	Pente	a. 0 à 10 % b. 11 à 30 % c. > 30 %
	Ligneux dominant	a. absence b. *Buxus sempervirens* ou *Genista cinerea* c. *Juniperus communis* d. *Pinus sylvestris* ou *Quercus pubescens* e. Rosacées
Gestion agro-pastorale	Entretien mécanique	a. Entretien régulier (annuel) b. Entretien irrégulier (pluri-annuel) c. Non entretenu
	Surface du parc	a. < 5 ha b. 5 à 10 ha c. > 10 ha
	Type de troupeau	a. Non pâturé b. Bovin c. Mixte avec caprins d. Equin ou mixte bovin-equin e. Ovin
	Durée annuelle de pâturage	a. 0 à 60 jours/an b. 60 à 120 jours/an c. 120 à 150 jours/an d. 150 à 300 jours/an
	Charge annuelle de pâturage	a. < 50 journées-UGB/ha/an b. 50 à 200 journées-UGB/ha/an c. 200 à 400 journées-UGB/ha/an d. > 400 journées-UGB/ha/an
	Période de mise à l'herbe	a. Non pâturé b. Avril c. Mai d. Juin e. Toute l'année ou automne-hiver

Tab. 2. Modalités des traits et caractéristiques biologiques des espèces d'après Delforge (1994), Servier et Henniker (1994), Jacquet (1995) et Bournérias (1998).

Traits et caractéristiques biologiques	Modalités
1. Préférence d'habitat en Isère	a. Pelouses
	b. Pelouses, talus et lisières
	c. Lisières et forêts claires
2. Statut en Isère	a. Espèce rare
	b. Espèce assez commune
	c. Espèce commune
	d. Espèce très commune
3. Période du pic de floraison en Isère	a. Fin avril à mi-mai
	b. Fin mai à début juin
	c. Mi-juin à fin-juin
	d. Début juillet à fin septembre
4. Hauteur moyenne	a. 17 à 25 cm
	b. 26 à 39 cm
	c. 40 à 60 cm
5. Répartition biogéographique	a. Méditerranéenne
	b. Montagnarde
	c. Méditerranéo-atlantique
	d. Européenne
	e. Eurasiatique ou eurosibérienne
6. Mode de reproduction et type d'organes souterrains	a. Espèce à rhizome ou à tubercules et autogame
	b. Espèce à tubercules et entomogame à nombreux pollinisateurs
	c. Espèce à tubercules et entomogame à pollinisateurs spécialisés

espèces dans chaque type d'habitat en Isère, la rareté correspond au statut des espèces en Isère, l'époque de floraison correspond au pic de floraison en Isère (Servier et Henniker 1994), la hauteur moyenne, la répartition géographique et le mode de reproduction sont obtenus à partir des ouvrages de Delforge (1994), Jacquet (1995) et Bournérias (1998).

Analyse des données

Les effets séparés des variables édapho-climatiques et des modes de gestion agro-pastorale sur le nombre moyen d'espèces d'orchidées par pelouse calcicole échantillonnée ont été évalués par ANOVA à un facteur, avec un test de comparaison de moyennes de Fischer quand l'effet d'une variable était significatif (Daget et Godron 1982). Des régressions multiples n'ont pas été effectuées car les variables mesurées ne sont pas indépendantes au niveau des conditions d'habitat (altitude, température, etc.), de la gestion agro-pastorale (durée et charge du pâturage, surface du parc) mais aussi entre ces deux types de variables (Barbaro et Cozic 1998, Barbaro et al. 2000). Les relations entre assemblages d'espèces, facteurs agro-écologiques et traits biologiques des espèces ont alors été étudiés par analyses multivariées avec le logiciel ADE-4 (Thioulouse et al. 1997), selon quatre étapes successives.

1) L'ordination des stations a été réalisée par une analyse factorielle des correspondances (AFC) non symétrique sur les profils-stations, dans laquelle les pelouses

échantillonnées sont positionnées à la moyenne des espèces qui y sont présentes (Chessel et Gimaret 1997, Gimaret-Carpentier et al. 1998). Les gradients d'ordination y sont définis par les espèces considérées comme indicatrices de la qualité écologique des stations (Chessel, message ADE du 2 juillet 1998). Les espèces rares sont alors rapportées à l'origine du fait de leur faible poids marginal, alors que dans une AFC classique, celles-ci auraient constitué l'essentiel de la structure des données (Chessel et Gimaret 1997). Cette propriété était particulièrement intéressante dans le jeu de données considéré dans ce travail puisque plusieurs espèces ont une fréquence d'occurrence très faible alors même que leur caractère indicateur est élevé.

2) La relation entre ordination des stations par les espèces et par les variables agro-écologiques a été étudiée par une analyse de co-inertie (Dolédec et Chessel 1994, Dolédec et al. 1997) entre l'analyse précédente et une analyse des correspondances multiples (ACM) effectuée sur le tableau des variables, pondérée par le poids des stations dans l'AFC non symétrique sur les profils-stations.
3) Une seconde ordination des espèces a été réalisée par une AFC non symétrique sur les profils-espèces, afin d'étudier la distribution des 36 espèces d'orchidées, y compris les espèces rares, sur les gradients agro-écologiques définis par les stations (espèces positionnées à la moyenne des stations où elles sont présentes; Chessel 1997).
4) La covariation entre ordination des espèces par leur distribution dans les stations et par leurs traits biologiques a finalement été réalisée au moyen d'une analyse de co-inertie entre l'analyse précédente et l'ACM du tableau des traits biologiques pondérée par le poids des espèces dans l'AFC non symétrique sur les profils-espèces.

Résultats

Fréquence et statut des espèces

Au total 36 espèces d'orchidées ont été identifiées sur les 102 sites de pelouses calcicoles échantillonnées avec une richesse moyenne de 4.7 espèces (Tab. 3). La relation entre la fréquence des espèces en Vercors et le nombre de stations recensées en Isère pour l'atlas départemental (Servier et Henniker 1994) est significative ($r^2 = 0.45$, $n = 35$, $p \leq 0.01$). Certaines espèces sont néanmoins sur-représentées ou sous-représentées dans les pelouses du Vercors par rapport à ce qu'on pourrait attendre de leur rareté au niveau départemental. Pour les espèces sur-représentées, la zone d'étude présente une grande importance en terme de conservation (*Orchis provincialis*, *O. tridentata* et *Ophrys drumana*). Parmi les espèces ayant la fréquence la plus faible dans l'échantillon, certaines sont rares ou assez rares dans le Vercors (*Ophrys scolopax*, *O. apifera* ssp. *jurana* et *Spiranthes spiralis*), les autres ont leur optimum écologique dans les milieux forestiers (*Epipactis helleborine* et *Limodorum abortivum*) ou dans les pelouses subalpines (*Nigritella nigra* et *Pseudorchis albida*).

Influence des facteurs agro-écologiques sur la richesse spécifique

L'altitude et la température moyenne annuelle présentent l'effet le plus significatif sur la richesse moyenne (Tab. 4). La classe d'altitude 700 à 1000 m (soit la transition du collinéen au montagnard) présente un nombre moyen d'espèces (6.9) significativement plus élevé que les classes 300 à 700 m (4.2) et 1000 à 1300 m (2.3). La richesse en orchi-

Tab. 3. Fréquence centésimale, nombre de stations recensées en Isère (d'après Servier et Henniker 1994), et distribution française (nombre de départements français où l'espèce est présente, d'après Jacquet 1995) pour les 36 espèces d'orchidées des pelouses calcicoles du Vercors (n = 102). Les espèces patrimoniales, rares aux niveaux local et national, sont surlignées en gras (**espèce protégée au niveau national, *espèce protégée au niveau régional, d'après Jacquet 1995).

Espèces	Freq. %	Isère	France
Anacamptis pyramidalis	42.2	324	88
Aceras anthropophorum	38.2	781	81
Orchis purpurea	33.3	514	82
Orchis ustulata	33.3	462	83
Gymnadenia conopsea	32.4	956	86
Orchis mascula	27.5	628	90
Himantoglossum hircinum	25.5	355	86
Listera ovata	21.6	746	91
Ophrys fuciflora	18.6	292	63
Orchis simia	18.6	443	74
Orchis militaris	17.6	478	74
Ophrys apifera	16.7	155	89
Orchis morio	16.7	413	90
Platanthera bifolia	16.7	636	87
Dactylorhiza sambucina	15.7	325	36
Ophrys insectifera	14.7	282	76
Orchis provincialis	12.7	16	20
Ophrys litigiosa	10.8	167	67
Orchis tridentata*	9.8	7	13
Dactylorhiza fuchsii	7.8	501	71
Ophrys drumana**	7.8	4	8
Gymnadenia odoratissima*	3.9	46	48
Platanthera chlorantha	3.9	211	85
Cephalanthera longifolia	2.9	561	75
Cephalanthera rubra	2.9	193	62
Coeloglossum viride	2.9	152	75
Traunsteinera globosa	2.9	204	15
Cephalanthera damasonium	2.0	222	72
Nigritella nigra	2.0	168	22
Ophrys scolopax	2.0	31	37
Spiranthes spiralis	2.0	89	67
Epipactis atrorubens	1.0	178	63
Epipactis helleborine	1.0	378	88
Limodorum abortivum	1.0	152	65
Ophrys apifera* ssp. *jurana	1.0	19	–
Pseudorchis albida	1.0	112	31

dées augmente avec l'accroissement de la température moyenne annuelle qui traduit un gradient bioclimatique combinant variation altitudinale et latitudinale. La lithologie présente également un effet significatif ($p \leq 0.01$), les calcaires durs et marneux étant en moyenne plus riches en espèces que les formations colluviales et argileuses des bas de pente et des dolines. Enfin, les pelouses sur pentes fortes (> 30 %) ont un nombre d'espèces plus élevé que les pentes faibles (Tab. 4).

Tab. 4. Effets des conditions d'habitat sur la richesse moyenne en orchidées des stations (ANOVA à 1 facteur avec $^{***}p \leq 0.001$; $^{**}p \leq 0.01$; $^{*}p \leq 0.05$).

Effet	d.d.l.	MS	F-ratio	p
Altitude	2	183.04	14.59	***
Erreur standard	99	12.55		
Temperature moy. annuelle	2	103.28	7.29	***
Erreur standard	99	14.16		
Lithologie	4	53.25	3.70	**
Erreur standard	97	14.39		
Pente	2	47.10	3.08	*
Erreur standard	99	15.30		
Espèce ligneuse dominante	4	38.62	2.58	*
Erreur standard	97	14.99		

Tab. 5. Effets des modes de gestion pastorale sur la richesse moyenne en orchidées des stations (ANOVA à 1 facteur avec $^{***}p \leq 0.001$; $^{**}p \leq 0.01$; $^{*}p \leq 0.05$).

Effet	d.d.l.	MS	F-ratio	p
Surface du parc	2	118.51	8.55	***
Erreur standard	99	13.86		
Type de troupeau	4	76.39	5.69	***
Erreur standard	97	13.43		
Durée de pâturage	3	87.55	6.38	***
Erreur standard	98	13.74		
Charge de pâturage	3	54.85	3.72	**
Erreur standard	98	14.74		
Saison de pâturage	4	53.22	3.70	**
Erreur standard	97	14.39		

Les trois variables de gestion agro-pastorale qui montrent les effets les plus significatifs sur la richesse en orchidées sont la surface du parc, le type de troupeau et le nombre de jours de pâturage ($p \leq 0.001$, Tab. 5). Le nombre moyen d'espèces augmente avec la surface du parc, passant de 3.0 espèces pour les parcs inférieurs à 5 ha à 6.8 pour les parcs supérieurs à 10 ha. Les pelouses pâturées exclusivement par des bovins montrent un nombre moyen d'orchidées significativement plus élevé (6.3) que les pelouses non pâturées (1.6) ou pâturées exclusivement par des ovins (2.3). Les pelouses pâturées par des troupeaux mixtes ont une richesse intermédiaire avec respectivement 5.1 et 5.3 espèces. Pour la durée de pâturage, ce sont les pelouses pâturées entre 120 et 150 jours par an qui présentent la plus grande richesse (6.2), et celles pâturées entre 0 et 60 jours par an la plus faible (1.8). La charge annuelle de pâturage et la période d'entrée du troupeau dans les parcs ont également un effet significatif sur la richesse en orchidées ($p \leq 0.01$, Tab. 5). La richesse la plus faible correspond à l'intensité de pâturage la plus faible (0 à 50 journées-UGB/ha), et la plus forte aux intensités intermédiaires (50 à 400 journées-UGB/ha).

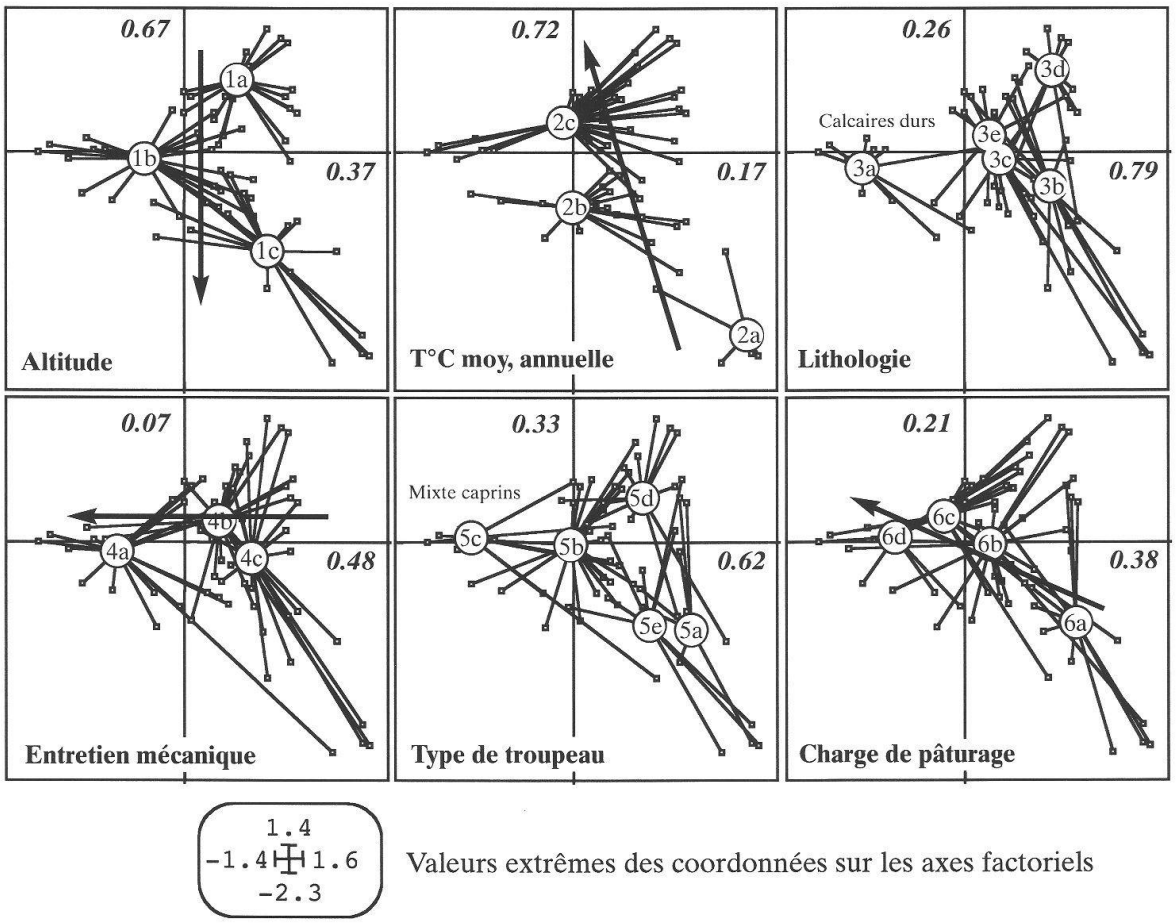

Fig. 2. Ordination des stations selon les modalités de variables dans l'analyse de co-inertie entre AFCNS profils-stations et variables agro-écologiques. Les rapports de corrélation avec les axes sont indiqués en italique (voir Tab. 1 pour les codes des modalités).

Relation entre assemblages d'orchidées et facteurs agro-écologiques

La première analyse de co-inertie met en évidence la covariation entre ordination des stations selon leur contenu en espèces dans l'AFC non symétrique sur les profils stations, et ordination des stations par les variables agro-écologiques (Fig. 2). Les corrélations entre les deux séries de coordonnées factorielles sont 0.85 pour l'axe 1 et 0.71 pour l'axe 2. L'axe 1 est un gradient complexe combinant l'influence de la lithologie (rapport de corrélation = 0.79), en particulier de la modalité «calcaires durs», et des différents modes de gestion: type de troupeau (0.62), fréquence d'entretien mécanique (0.48) et charge de pâturage (0.38) (Fig. 2). Un assemblage d'espèces (Groupe I, Fig. 3) est lié aux pelouses xérophiles à mésoxérophiles sur calcaire dur gérées par une combinaison de fauche ou de débroussaillement mécanique annuel, de pâturage mixte avec des caprins ou bovins, et d'une charge de pâturage relativement élevée. Au contraire, un groupe d'espèces est lié aux pelouses sur marnes, éboulis ou calcaires marneux, non débroussaillées, non pâturées ou pâturées par des ovins ou des équins avec des charges de pâturage inférieures à 200 j.UGB/ha, (Groupe II, Fig. 3). Un troisième assemblage d'espèces (Groupe III, Fig. 3) est associé à une gestion pastorale caractérisée par un

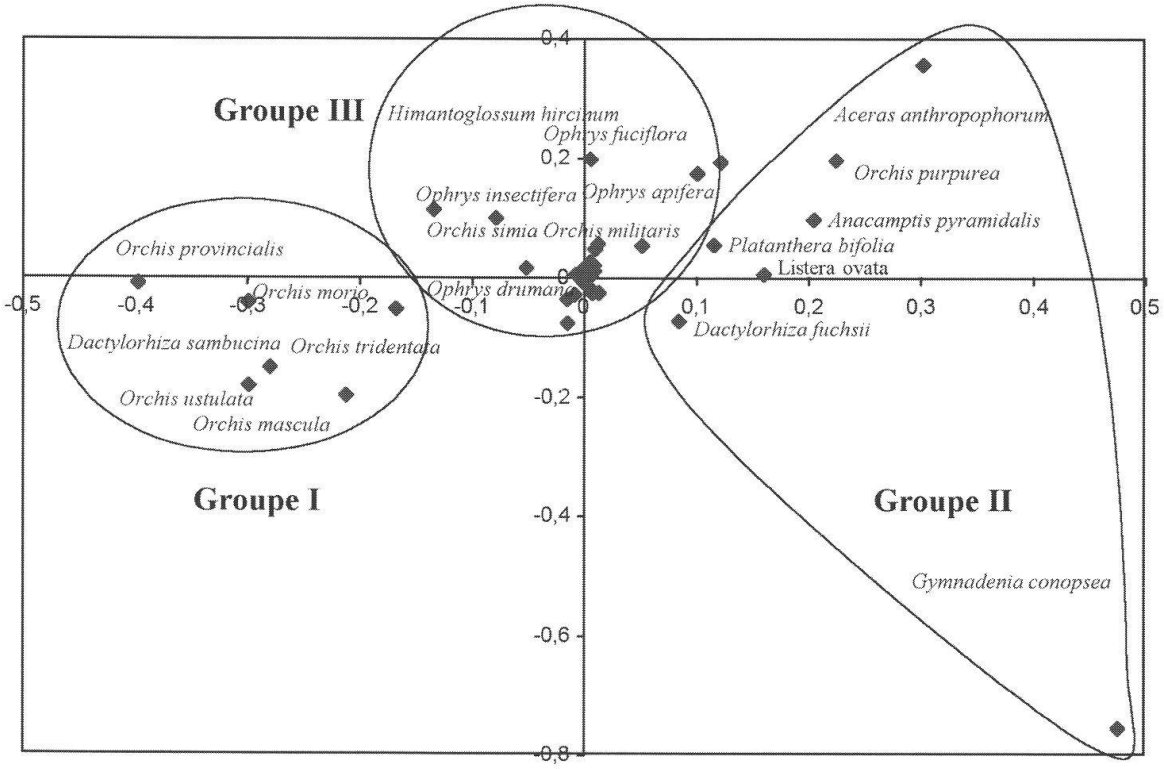

Fig. 3. Ordination des espèces dans l'analyse de co-inertie entre AFCNS profils-stations et variables écologiques.

entretien mécanique irrégulier, un pâturage bovin ou mixte bovin-équin et à des charges de pâturage moyennes à élevées. Ces espèces thermophiles sont également liées aux altitudes faibles et à une température moyenne annuelle élevée sur l'axe 2, qui est un gradient bioclimatique opposant les pelouses sous influence collinéenne et subméditerranéenne aux pelouses montagnardes décarbonatées (au-dessus de 1000 m).

Relation entre assemblage d'espèces et traits biologiques

Par rapport à l'analyse précédente, la seconde analyse de co-inertie entre ordination des espèces par leur distribution dans les stations (AFC non symétrique sur les profils-espèces) et ordination par leurs traits biologiques ordonne beaucoup mieux les espèces rares tout en conservant une organisation des gradients agro-écologiques proche de la précédente, avec un axe 1 combinant lithologie et gestion pastorale et un axe 2 combinant altitude et température moyenne annuelle (Fig. 4). Les corrélations entre les deux séries de coordonnées factorielles sont respectivement 0.89 pour l'axe 1 et 0.83 pour l'axe 2. L'axe 1 ordonne les espèces selon un gradient dynamique, des pelouses rases xérophiles à mésoxérophiles fauchées et/ou pâturées (Groupe II, Fig. 4) aux mosaïques pelouses denses-fruticées non débroussaillées et peu ou pas pâturées (Groupe I, Fig. 4). Cet axe est corrélé avec le mode de reproduction (0.58) et les types de répartition biogéographique (0.58). Il ordonne les espèces en fonction de leurs préférences d'habitat (0.42, Fig. 5).

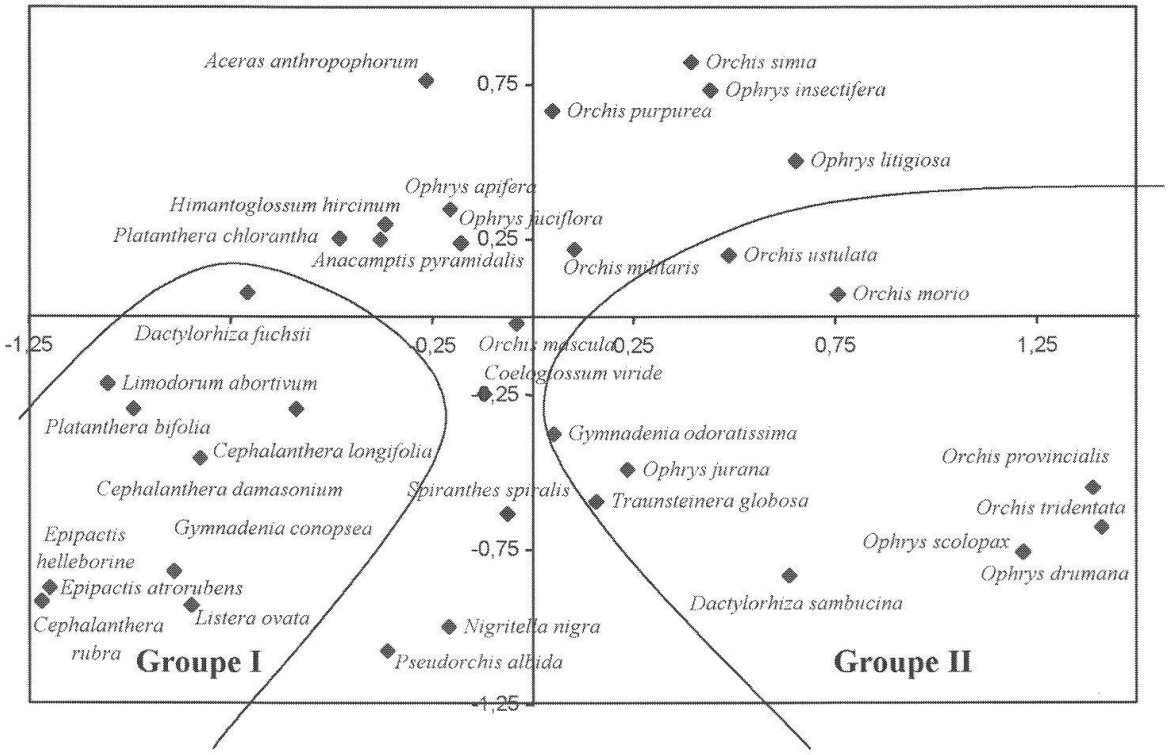

Fig. 4. Ordination des espèces dans l'analyse de co-inertie entre AFCNS profils-espèces et traits biologiques.

L'axe 2 ordonne les espèces selon un gradient altitudinal, des espèces plutôt thermophiles et collinéennes aux espèces montagnardes liées aux pelouses mésoxérophiles souvent décarbonatées (Fig. 4). Les traits biologiques qui montrent les rapports de corrélation les plus élevés avec ce gradient sont la rareté et la répartition biogéographique (0.58). Les espèces rares ou très communes en Isère sont opposées aux espèces communes ou assez communes. La répartition biogéographique (0.57) oppose les espèces à répartition montagnarde, eurosibérienne ou méditerranéenne aux espèces à répartition méditerranéeo-atlantique ou européenne, et l'époque de floraison (0.45), également en relation avec l'altitude.

Discussion

La richesse globale des pelouses calcicoles du Vercors est particulièrement élevée. Ce phénomène peut s'expliquer par un certain nombre de facteurs écologiques, comme la situation biogéographique méridionale, un important étagement altitudinal et le développement de pelouses xérothermophiles sur dalle de calcaire qui abritent une flore originale (Barbaro et Cozic 1998). L'optimum altitudinal et thermique pour les orchidées des pelouses sèches du Vercors se situe entre 700 et 1000 m (haut du collinéen et bas du montagnard), et au-dessus de 9°C de température moyenne annuelle, conditions permettant la coexistence au sein des stations, d'espèces montagnardes et

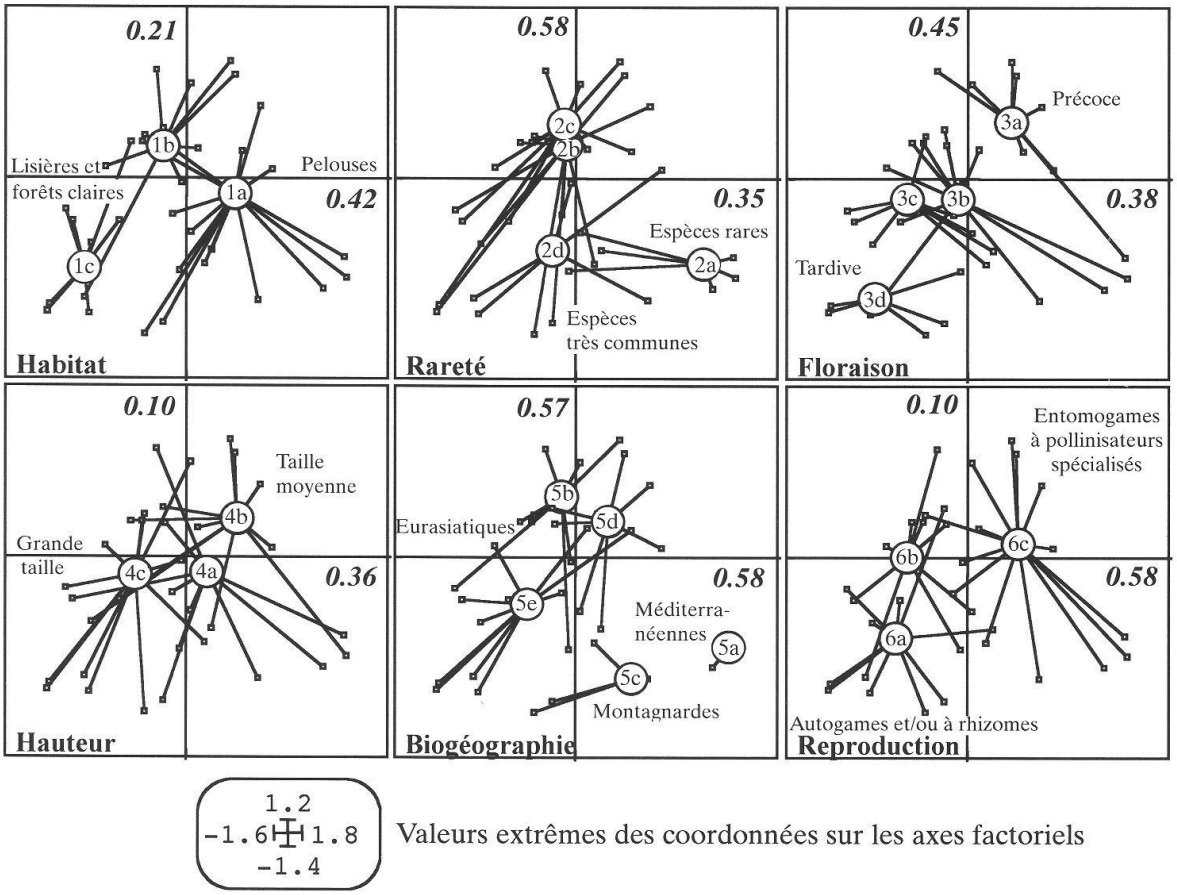

Fig. 5. Ordination des modalités des traits biologiques dans l'analyse de co-inertie entre AFCNS profils espèces et traits biologiques. Les rapports de corrélations avec les axes sont indiqués en italique (voir Tab. 2 pour les codes des modalités).

d'espèces thermophiles, voire méditerranéennes (*Orchis provincialis* et *Traunsteinera globosa*).

A ces facteurs écologiques s'ajoute l'effet des modes de gestion. Si l'impact de la fréquence d'entretien mécanique par la fauche ou le débroussaillement n'a pas d'effet significatif sur la richesse en orchidées, certaines espèces sont plus fréquentes avec un entretien mécanique annuel. Plusieurs auteurs ont noté que certaines espèces comme *Orchis morio*, sont favorisées par une fauche tardive sans fertilisation, ou avec une fertilisation organique modérée (Silvertown et al. 1994, McKendrick 1996a, Dijk et al. 1997, Willems et Melser 1998). Ce mode de gestion semble également très favorable aux autres espèces, dont certaines sont considérées comme menacées ou en régression en France (Bournérias 1998), en Allemagne (Kollmann et Poschlod 1997), aux Pays-Bas (Willems et Bik 1991), en Suède (Bakker et al. 1996) ou en Suisse (Niemelä et Baur 1998). D'autres espèces sont considérées comme étant plus tolérantes à la diminution ou à l'abandon des pratiques de gestion comme *Ophrys apifera* (Ward et Jennings 1990, Wells et Cox 1991, Kollmann et Poschlod 1997) ou *Listera ovata* et *Dactylorhiza fuchsii* qui peuvent être franchement forestières (Tamm 1991, Servier et Henniker 1994, Bournérias 1998).

Le pâturage extensif produit une hétérogénéité de structure de la strate herbacée et des strates ligneuses au sein d'un même parc, et induit ainsi une augmentation du nombre d'espèces d'orchidées parallèlement au nombre de faciès différents à l'intérieur des parcelles (Broyer et al. 1998). Dans le Vercors, les charges annuelles de pâturage correspondant à l'optimum de la richesse spécifique en orchidées sont comprises entre 50 et 200 journées-UGB/ha, soit des chargements pondérés compris entre 0.15 et 0.55 (Alard et al. 1994). Certaines espèces sont plus liées aux stations pâturées avec des chargements compris entre 200 et 400 journées-UGB/ha (soit des chargements pondérés compris entre 0.55 et 1.1) comme *Orchis militaris* ou *Spiranthes spiralis*. Le pâturage bovin seul, et une mise à l'herbe en mai, sont également les modes de gestion les plus favorables à la richesse, le pâturage ovin seul et une mise à l'herbe précoce au début du printemps étant les plus défavorables (Dutoit et Alard 1997). Ces résultats confirment les travaux d'autres auteurs qui soulignent un impact positif du pâturage en dehors des périodes de floraison et de fructification (Hutchings 1987, Bjugstad-Porter 1991, Waite et Hutchings 1991, Willems et Lahtinen 1997, Wells et al. 1998, Willems et Melser 1998).

L'évolution de la structure de la strate herbacée sur un gradient allant des pelouses rases sur calcaires durs, pâturées et/ou fauchées régulièrement, vers les pelouses denses peu ou pas pâturées et non débroussaillées, est le facteur agro-écologique le plus important pour les populations d'orchidées dans les pelouses calcicoles du Vercors. Les pelouses calcicoles du Vercors présentent dans leur grande majorité des indices de nutrition azotée très faibles (Barbaro et Cozic 1998), et les facteurs déterminant l'occurrence des espèces sont donc en premier lieu la structure de la strate herbacée, en relation avec l'intensité de gestion par la fauche et le pâturage, et secondairement la température moyenne annuelle, en relation avec l'altitude et le niveau de décarbonatation des horizons superficiels du sol.

Dans les pelouses rases pâturées et/ou fauchées régulièrement se trouvent des espèces entomogames à pollinisateurs spécialisés, méditerranéennes ou montagnardes, à floraison précoce, ainsi que la plupart des espèces rares. Au contraire, dans les pelouses denses peu pâturées et non débroussaillées, avec un fort taux de recouvrement ligneux, se trouvent plutôt des espèces à rhizomes, autogames ou entomogames à pollinisateurs non spécialisés, à répartition eurasiatique ou méditerranéo-atlantique, de grande taille et à floraison tardive. Une strate herbacée rase favorise également une atteinte plus précoce du stade reproducteur chez *Orchis simia* (Willems et Ellers 1996), ainsi qu'une meilleure dispersion et germination des graines (McKendrick 1996b, Willems et Bik 1991). Ceci est particulièrement important pour les espèces à courte durée de vie comme *Coeloglossum viride* (Willems et Melser 1998), et affecte également la survie des plantules après la germination, comme cela a été montré pour *Dactylorhiza praetermissa* (McKendrick 1995).

Conclusion

En définitive, deux types de gestion pastorale favorisent à la fois la richesse en orchidées et les espèces rares dans les pelouses calcicoles sèches du Vercors en fonction des deux types principaux de substrats: calcaires durs et calcaires marneux. Sur calcaires durs, la combinaison de pâturage mixte (avec des chèvres) en arrière-saison et de fauche ou de gyrobroyage annuel ou pluri-annuel favorise notamment l'établissement de *Dactylorhiza sambucina*, *Ophrys drumana* (Fig. 6) et de plusieurs *Orchis* dont

Fig. 6. *Ophrys drumana*, une espèce protégée au niveau national en France sur les pelouses calcaires du site de Combovin dans le Parc Naturel Régional du Vercors (Photo: Luc Barbaro).

Orchis ustulata, *O. morio*, *O. simia*, *O. tridentata* et *O. provincialis*. Les pelouses associées sont des pelouses de grande taille (>5 ha), en général peu colonisées par les ligneux et caractérisées par une hétérogénéité du niveau trophique liée aux variations de la microtopographie de la dalle de calcaire urgonien et des restitutions organiques des troupeaux. Sur calcaires marneux, le pâturage bovin ou bovin/équin extensif dans des parcs de grande taille pâturées de manière très hétérogène favorise l'établissement d'*Anacamptis pyramidalis*, *Ophrys apyfera*, *O. fuciflora* et *O. litigiosa*, de plusieurs *Orchis* dont *Orchis militaris*, *O. purpurea*, et *Platanthera bifolia*, et parfois d'espèces moins répandues comme *Gymnadenia odoratissima*, *Spiranthes spiralis* ou *Traunsteinera globosa*. Ces parcs se présentent comme des mosaïques de pelouses rases ou de pelouses denses dominées par *Brachypodium pinnatum*, de fruticées basses à *Dorycnium pentaphyllum*, *Lavandula angustifolia* et *Genista cinerea*, favorisant la coexistence d'espèces héliophiles et d'espèces plus tolérantes à l'ombre, caractéristiques des stades dynamiques pré-forestiers (Barbaro et al. 2001). Dans les deux cas, la richesse atteint ou dépasse les 10 espèces d'orchidées par station et peut atteindre 18 espèces dans les pelouses mésoxérophiles sur calcaire marneux (Bouvante, 750 m d'altitude).

La combinaison de plusieurs modes de gestion en interaction (Bjugstad-Porter 1991, Willems et Melser 1998) dans des conditions édapho-climatiques particulières est certainement le facteur-clé expliquant une telle richesse en orchidées dans les pelouses sèches du Vercors.

Références

Alard D., Bance J.F. and Frileux P.N. 1994. Grassland vegetation as an indicator of the main agro-ecological factors in a rural landscape: Consequences for biodiversity and wildlife conservation in central Normandy. J. Environm. Manag. 42: 91–109.

Aubenas A. 1993. Orchidées sauvages de la Drôme: 100 stations prospectées. Bilan des années 1988 à 1993. Parc Naturel Régional du Vercors, Lans en Vercors.

Bakker J.P., Bakker E.S., Rosén E., Verweij G.L. and Bekker R.M. 1996. Soil seed bank composition along a gradient from dry alvar grassland to Juniperus shrubland. J. Veg. Sci. 7: 165–76.

Barbaro L. 1999. Dynamique agro-écologique des communautés de pelouses sèches calcicoles du Vercors méridional: Application à la gestion conservatoire de la biodiversité par le pastoralisme. Thèse de Doctorat de l'université Joseph Fourier, Grenoble.

Barbaro L. et Cozic P. 1998. Organisation agro-écologique des pelouses et landes calcicoles du Parc naturel régional du Vercors (Rhône-Alpes, France). Ecologie 29: 443–457.

Barbaro L., Corcket E., Dutoit T. et Peltier J.P. 2000. Réponses fonctionnelles des communautés de pelouses calcicoles aux facteurs agro-écologiques dans les Préalpes françaises. Can. J. Bot. 78: 1010–1020.

Barbaro L., Dutoit T. and Cozic P. 2001. A six-year experimental restoration of biodiversity by shrub-clearing and grazing in calcareous grasslands of the French Prealps. Biodiv. Conserv. 10: 119–135.

Bjugstad-Porter R. 1991. A review of the ecology of the Western prairie fringer orchid (Platanthera praeclara) in the tallgrass prairie of the central USA. Dans: 4ème Congrès International des Terres de Parcours. Association Française de Pastoralisme, Montpellier: 81–82.

Bournérias M. 1998. Les orchidées de France, Belgique et Luxembourg. Société Française d'Orchidophilie, Paris.

Broyer J., Benmergui M., Curtet L. et Nicaise L. 1998. Gestion et conservation des landes et pelouses sèches du Bas-Bugey (Ain). Rapport ONC Birieux, DIREN Rhône-Alpes.

Chessel D. 1997. Ordination sous contraintes. Documentation de la programmathèque ADE-4 «Analyses multivariées et expression graphique des données environnementales». Université de Lyon I, Lyon.

Chessel D. et Gimaret C. 1997. Analyse non symétrique des correspondances. Documentation de la programmathèque ADE-4 «Analyses multivariées et expression graphique des données environnementales». Université Lyon I, Lyon.

Daget P. et Godron M. 1982. Analyse fréquentielle de l'écologie des espèces dans les communautés. Masson, Paris.

Delforge P. 1994. Guide des Orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient. Delachaux et Niestlé, Lausanne.

Dijk E., Willems J.H. and Van Andel J. 1997. Nutrient responses as a key factor to the ecology of orchid species. Acta Bot. Neerl. 46: 339–63.

Dolédec S. and Chessel D. 1994. Co-inertia analysis: An alternative method for studying species-environment relationships. Freshwater Biology 31: 277–94.

Dolédec S., Chessel D. et Mercier P. 1997. Profils écologiques et analyse de co-inertie. Documentation de la programmathèque ADE-4 «Analyses multivariées et expression graphique des données environnementales». Université Lyon I, Lyon.

Dutoit T. et Alard D. 1996. Les pelouses calcicoles du nord-ouest de l'Europe (*Brometalia erecti* Br.Bl.1936): Analyse bibliographique. Ecologie 27: 5–34.

Dutoit T. et Alard D. 1997. Gérer la nature pour sauvegarder les orchidées: Des orchidées et des moutons. Dans: Demares M. (eds.). Atlas des orchidées sauvages de Haute-Normandie. Société Française d'Orchidophilie, Paris: 198–201.

Farrell L. 1991. Population changes and management of *Orchis militaris* at two sites in England. In: Wells T.C.E. and Willems J.H. (eds.). Population ecology of terrestrial orchids. SPC Academic Publishing, The Hague: 63–68.
Gillman M.P. and Dodd M.E. 1998. The variability of orchid population size. Bot. J. Linnean Soc. 126: 65–74.
Gimaret-Carpentier C., Chessel D. and Pascal J.P. 1998. Non-symmetric correspondence analysis: An alternative for species occurrence data. Plant Ecol. 138: 97–112.
Hutchings M.J. 1987. The population biology of the early spider orchid *Ophrys sphegodes* Mill. I. A demographic study from 1975 to 1984. J. Ecol. 75: 711–27.
Hutchings M.J., Mendoza A. and Havers W. 1998. Demographic properties of an outlier population of Orchis militaris L. (Orchidaceae) in England. Bot. J. Linnean Soc. 126: 95–107.
Jacquet P. 1995. Une répartition des orchidées sauvages de France. Société Française d'Orchidophilie, Paris.
Keibler J. 1997. Giving orchids a helping hand. Endangered Species Bull. 22: 4–5.
Kindlmann P. and Balounova Z. 1999. Flowering regimes of terrestrial orchids: Unpredictability or regularity? J. Veg. Sci. 10: 269–73.
Kollmann J. and Poschlod P. 1997. Population processes at the grassland–scrub interface. Phytocoenologia 27: 235–56.
McKendrick S.L. 1995. The effects of herbivory and vegetation on laboratory-raised *Dactylorhiza praetermissa* (Orchidaceae) planted into grassland in southern England. Biol. Conserv. 73: 215–20.
McKendrick S.L. 1996a. The effects of fertilizer and root competition on seedlings of *Orchis morio* and *Dactylorhiza fuchsii* in chalk and clay soil. New Phytol. 134: 335–42.
McKendrick S.L. 1996b. The effects of shade on seedlings of *Orchis morio* and *Dactylorhiza fuchsii* in chalk and clay soil. New Phytol. 134: 343–52.
Meffe G.K. and Carrol C.R. 1994. Principles of conservation biology. Sinauer Associates Inc., Sunderland.
Niemelä J. and Baur B. 1998. Threatened species in a vanishing habitat: Plants and invertebrates in calcareous grasslands in the Swiss Jura mountains. Biodiv. Conserv. 7: 1407–16.
Sanger N.P. and Waite S. 1998. The phenology of *Ophrys sphegodes* (the early spider orchid): What annual censuses can miss? Bot. J. Linnean Soc. 126: 75–81.
Schläpfer M., Zoller H. and Körner C. 1998. Influences of mowing and grazing on plant species composition in calcareous grassland. Bot. Helv. 108: 57–67.
Servier J.F. et Henniker C.J. 1994. Atlas des orchidées du département de l'Isère. Muséum d'Histoire Naturelle, Grenoble.
Silvertown J., Wells D.A., Gillman M., Dodd M.E., Robertson H. and Lakhani K.H. 1994. Short-term effects and long-term after-effects of fertilizer application on the flowering population of green-winged orchid (*Orchis morio*). Biol. Conserv. 69: 191–197.
Tamm C.O. 1972. Survival and flowering of some perennial herbs. II. The behaviour of some orchids on permanent plots. Oïkos 23: 23–28.
Tamm C.O. 1991. Behaviour of some orchid populations in a changing environment: Observations on permanent plots, 1943–1990. In: Wells T.C.E. and Willems J.H. (eds.). Population ecology of terrestrial orchids. SPB Academic Publishing, The Hague: 1–13.
Thioulouse J., Chessel D., Dodélec S. and Olivier J.M. 1997. ADE-4: A multivariate analysis and graphical display software. Statistics and Computing 7: 75–83.
Waite S. and Hutchings M.J. 1991. The effects of different management regimes on the population dynamics of *Ophrys sphegodes*: Analysis and description using matrix models. In: Wells T.C.E. and Willems J.H. (eds.). Population ecology of terrestrial orchids. SPB Academic Publishing, The Hague: 161–75.
Waite S. and Farrell L. 1998. Population biology of the rare military orchid (*Orchis militaris* L.) at an established site in Suffolk, England. Bot. J. Linnean Soc. 126: 109–21.
Ward L.K. and Jennings R.D. 1990. Succession of disturbed and undisturbed chalk grassland at Aston Rowant National Nature Reserve: Details of changes in species. J. Appl. Ecol. 27: 913–23.

Wells T.C.E. 1967. Changes in a population of *Spiranthes spiralis* L. Chevall. at Knocking Hoe National Nature Reserve, Bedfordshire, 1962–1965. J. Ecol. 55: 83–99.

Wells T.C.E. and Cox R. 1991. Demographic and biological studies on *Ophrys apifera*: Some results from a 10 year study. In: Wells T.C.E. and Willems J.H. (eds.). Population ecology of terrestrial orchids. SPB Academic Publishing, The Hague: 47–61.

Wells T.C.E. and Willems J.H. 1991. Population ecology of terrestrial orchids. SPB Academic Publishing, The Hague.

Wells T.C.E., Rothery P., Cox R. and Bamford S. 1998. Flowering dynamics of *Orchis morio* L. and *Herminium monorchis* (L.) R. Br. at two sites in eastern England. Bot. J. Linnean Soc. 126: 39–48.

Willems J.H. 1989. Population dynamics of *Spiranthes spiralis* in South-Limburg, The Netherlands. Belg. J. Bot. 11: 115–21.

Willems J.H. and Bik L. 1991. Long-term dynamics in a population of *Orchis simia* in the Netherlands. In: Wells T.C.E. and Willems J.H. (eds.). Population ecology of terrestrial orchids. SPB Academic Publishing, The Hague: 33–45.

Willems J.H. and Dorland E. 2000. Flowering frequency and plant performance and their relation to age in the perennial orchid *Spiranthes spiralis* (L.) Chevall. Plant Biol. 2: 344–349.

Willems J.H. and Ellers J. 1996. Plant performance and population characteristics of *Orchis simia* (Orchidaceae) in two extremes of its distribution area. Flora 191: 41–48.

Willems J.H. and Lahtinen M.L. 1997. Impact of pollination and resource limitation on seed production in a border population of *Spiranthes spiralis* (Orchidaceae). Acta Bot. Neerl. 46: 365–75.

Willems J.H. and Melser C. 1998. Population dynamics and life-history of *Coeloglossum viride* (L.) Hartm.: An endangered orchid species in the Netherlands. Bot. J. Linnean Soc. 126: 83–93.