



Écologie / Ecology

Les phytoclimats de France : classification probabiliste de 1874 bio-indicateurs du climat

Emmanuel Garbolino^{a,*}, Patrice De Ruffray^b, Henry Brisse^c, Gilles Grandjouan^d

^a Mines Paristech, CRC - Centre de recherche sur les risques et les crises, BP 207, 1, rue Claude-Daunesse, 06904 Sophia Antipolis cedex, France

^b I.B.M.P., 12, rue du général-Zimmer, 67084 Strasbourg cedex, France

^c UMR 6116 I.M.E.P., Université Aix-Marseille 3, faculté des sciences de Saint-Jérôme, avenue Escadrille Normandie-Niemen, boîte 451, 13397 Marseille cedex 20, France

^d UMR 5554 I.S.E.M., place E. Bataillon, 34095 Montpellier cedex 5, France

Reçu le 21 septembre 2007 ; accepté après révision le 13 août 2008

Disponible sur Internet le 30 septembre 2008

Présenté par Philippe Morat

Résumé

Cet article présente une synthèse des relations entre plantes et climats à l'échelle de la France grâce à une classification probabiliste de 1874 taxons bio-indicateurs. Cette classification définit des groupes de plantes indicatrices des variables du climat, appelés phytoclimats, exprimant des gradients climatiques. Au total l'analyse a produit 210 groupes phytoclimatiques répartis en dix niveaux de synthèse. Les deux premiers niveaux de synthèse montrent une distinction entre deux grands phytoclimats témoignant de l'effet des masses marines et de l'altitude. L'analyse du troisième niveau de synthèse de la classification montre des phytoclimats particuliers qui seraient difficilement identifiables par la seule étude de la superposition entre territoires floristiques et climatiques. Cette classification permet ainsi de sélectionner des taxons indicateurs du climat dont le suivi ou l'estimation de la répartition devrait montrer l'effet des changements climatiques globaux sur les écosystèmes. **Pour citer cet article : E. Garbolino et al., C. R. Biologies 331 (2008).**

© 2008 Académie des sciences. Publié par Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

Abstract

The phytoclimates of France: probabilistic classification of 1874 bio-indicators of the climate. This article presents a synthesis of the relationships between plants and climates at the scale of France, based on a probabilistic classification of 1874 bio-indicators. This classification defines plants groups that indicate the climate, named phytoclimates, expressing the climatic gradients in France. This classification shows 210 phytoclimatic groups distributed into ten cluster levels. The analysis of the various hierarchical levels shows two main phytoclimates testifying the importance of the marine masses and the altitude. The analysis of the third hierarchical level underlines particular phytoclimates which would not be easily recognizable by only analysing the overlapping of floristic and climatic territories. This classification allows one to select taxa that are indicators of the climate. The distribution monitoring or modeling of these taxa should show the effects of the global change on the ecosystems. **To cite this article: E. Garbolino et al., C. R. Biologies 331 (2008).**

© 2008 Académie des sciences. Publié par Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

* Auteur correspondant.

Adresse e-mail : emmanuel.garbolino@ensmp.fr (E. Garbolino).

Mots-clés : Bio-indicateurs ; Climat ; Classification ; Phytoclimat ; Biogéographie

Keywords: Bio-indicators; Climate; Classification; Phytoclimate; Biogeography

Abridged English version

A probabilistic classification is carried out from 1874 indicators of the climate in France. The initial floristic data result from 12 000 floristic plots that coming from the ecological database “Sophy”. The measurements of the climate come from 574 meteorological stations of the MeteoFrance network. The climatic variables are the monthly average and extreme values of the temperatures of the day (maximum) and the night (minimum), the frequencies of the rainy days and the sum of the precipitations. The considered values were recorded for 50 years because of their extended influence on the flora distribution. A probabilistic calibration gave for each botanical taxon its climatic optimum, corresponding to the position of the taxon in the range of the climatic variable when its concentration is maximum, and the indicator power which corresponds to the concentration of the taxon in a rank of the range of the climatic variable. The values of the climatic optima and the indicator powers for each taxon were used to classify automatically the bio-indicators which have similarities for the climate expression.

The probabilistic classification provides 210 phytoclimatic groups distributed into 10 hierarchical levels: The first levels show the main factors that contribute to the plants distribution in France. The subordinate levels show particularities that moderate the general distribution of these groups because they are closer to the climatic behaviors of the plants considered individually. The distribution of the phytoclimats does not show precise limits, but the gradual aspect of the climatic phenomena that influence the flora distribution. Among the territories identified by the classification, some of them are closed from the one defined by the biogeographers while others show more original areas and phenomena.

The first classification level gives two main phytoclimates that are complementary in their distribution: the first phytoclimate is located in the littoral, the Mediterranean area and in the mountains of France, and the second one is located in the plains, hills and valleys of the north part of France. The factors that seem to influence the phytoclimates distributions are, at this level, the proximity of the maritime masses that opposes the Mediterranean and littoral groups to the inner ones, and the altitude that opposes the plains, hills and valleys phytoclimates to the medium and high mountains ones.

At the second level, four phytoclimates come from the two previous phytoclimates: the first one is located in the Mediterranean area and the Atlantic littoral, the second one in the medium and high mountains, the third one in a large north sector of France, and the fourth one in a large west part of France. The factors that contribute to separate these phytoclimates are the altitude and the proximity of the Atlantic Ocean.

The third level contains height phytoclimates that derive from the previous ones: a Mediterraneo-Atlantic phytoclimate, an Atlantic one, a medium mountains phytoclimate, a high mountains one, a North-East plains and hills phytoclimate, a Mediterranean mountains one, a West plains and hills phytoclimate and a North and West plains one. The interpretation of these phytoclimates distribution shows the influence of a gradient of altitude and a gradient of ocean proximity.

To conclude, the interpretation of the three first levels of the probabilistic classification underlines the role of the maritime masses and of the altitude to the plant distribution due to their influence on the distribution of temperatures and precipitations at the scale of France. This assumption which is evocated at the first level of the classification is strengthened with the analysis of the subordinate levels. Then, the phytoclimates present an ecological and geographical cohesion underlined by the nature of the phytoclimates:

- A phytoclimate is an ecological phenomenon represented by a field experience between plants and climate. It testifies to the apparent effect on the distribution of the presences and abundances of the plants on a territory. Its accuracy and objectivity are both induced by its characterization with field data that represent a sample of an ecological situation.
- The gradual aspect of a phytoclimate is represented by the distribution of its relative frequencies in the 117 000 inventoried localities of the floristic database “Sophy”. These frequencies are comparable to the probabilities of presence of the phytoclimate plants in the flora of the prospected locality. These frequencies show, on the one hand, the concentration areas of the phytoclimate and, on the other hand, the climatic gradients of the flora which result from these areas. This definition of the phytoclimate is opposed to the research of the precise limits between the distributions of plants and cli-

mates, which leads in fact to compare territories and not ecological situations. The climatic classification of the plants makes it possible to turn to the territory under a more ecological angle by integrating the expressed relations in a quantitative and probabilistic way.

So, this probabilistic classification can be considered as a tool to select the best indicators of the climatic variables on the French territory in order to understand the effect of the global warming on the ecosystems by the monitoring or the modeling of their geographical distribution.

1. Introduction

Les relations statistiques entre plantes et climats connaissent un regain d'intérêt avec les préoccupations des scientifiques et des décideurs concernant le réchauffement du climat de la planète. La branche de l'écologie qui s'intéresse à ces relations s'appelle la phytoclimatologie et a pour objectif d'identifier et de mesurer les liens entre plantes et mesures du climat. Les méthodes d'étude des phytoclimats ont évolué selon la nature des données qu'elles utilisent et selon la façon de les comparer. Les données furent initialement de nature géographique, correspondant aux territoires soumis à un climat et occupés par une végétation, comme le souligne Flahault en introduction à la flore de France de Coste en 1906 [1], en décrivant quatre grandes régions floristiques :

- La région océanique, correspondant au littoral atlantique et méditerranéen ;
- La région tempérée de l'Europe occidentale caractérisée par un domaine atlantique, un domaine des plaines et collines du nord européen continental et un domaine des plaines et basses montagnes de l'Europe occidentale ;
- La région méditerranéenne comprenant un secteur occidental (Roussillon-Narbonnaise), un secteur central (Bas Languedoc et Rhône inférieur) et un secteur oriental (Provence maritime et Ligurie) ;
- La région des hautes montagnes d'Europe comprenant le domaine des Alpes, y compris les Alpes Maritimes et les montagnes de Corse, et le domaine des montagnes ibériques.

La démarche qu'il emploie pour définir les régions floristiques est fondée sur une méthode de juxtaposition entre des territoires climatiques et des territoires floristiques. Pour chaque domaine, Flahault énonce la liste

des espèces qui colonisent ces secteurs. Ce travail représente une première approche pour caractériser des groupes écologiques de flore inféodés à des climats particuliers.

Cette idée de groupes écologiques a été reprise au cours des années successives avec la recherche des corrélations entre la répartition des espèces et des formations végétales par rapport aux territoires climatiques caractérisés par des indices climatiques [2,3]. Cette méthode a couvert toute la France par des cartes de végétation à l'échelle 1/200 000. Elle a été appliquée à toute l'Europe [4]. Les résultats sont considérables. Les méthodes restent intermédiaires entre la démarche typiquement géographique, qui compare des territoires, et la démarche typiquement écologique, qui compare des stations.

Les développements de l'informatique et surtout des bases de données a favorisé l'essor des approches stationnelles, en particulier pour la phytoécologie car elle tente de caractériser le comportement écologique des plantes par rapport aux paramètres mesurés dans les stations où elles vivent. En France, deux principaux types de travaux ont été menés : l'étude de l'écologie des plantes, dont Gounot [5], Long [6–8], Daget et Godron [9] expliquent les méthodes et la production de cartes écologiques. La méthode consiste à rapprocher les observations botaniques des mesures environnementales, puis à utiliser des procédés numériques tels que les profils écologiques afin de caractériser l'écologie des taxons. Les résultats obtenus ont donné des catalogues de valeurs indicatrices des plantes et des groupes de plantes de facteurs écologiques. Le second type de travaux concerne l'utilisation des ordinateurs et des banques de données, avec lesquels il est aujourd'hui possible de traiter un grand lot de relevés floristiques et de mesures climatiques. Toutefois, les méthodes actuelles pour définir et quantifier les relations entre plantes et mesures du climat restent fondées sur des approches géométriques [10–15] qui ne respectent pas nécessairement la nature unimodale et ordinale de ces relations.

Dans un récent article [16], les auteurs ont proposé une méthode probabiliste permettant de quantifier les relations entre 1874 taxons et 72 variables climatiques mesurant le climat mensuel moyen sur une période de 50 ans en France. Les résultats de cet étalonnage climatique fournissent un catalogue de 1874 comportements climatiques de végétaux mais dépourvu d'une synthèse. Les auteurs proposent ici une classification de ces comportements climatiques pour déterminer les groupes phytoclimatiques appelés « phytoclimats » témoins de gradients climatiques. Ces phytoclimats montrent une

cohésion écologique et géographique qui est mise en évidence par la nature même des phytoclimats :

(a) Un phytoclimat est un phénomène écologique représenté par une expérience stationnelle entre les plantes et le climat. Il témoigne de l'effet apparent d'un facteur sur la distribution des présences et des abondances des plantes sur un territoire. Il doit sa précision et son objectivité à sa caractérisation par des données stationnelles qui représentent un échantillon de situation écologique et non un échantillon de territoire.

(b) Le caractère graduel du phytoclimat est représenté par la répartition de ses fréquences relatives dans les 117 000 localités inventoriées du point de vue floristique par la banque «Sophy». Ces fréquences sont assimilables à des probabilités de présence des plantes du phytoclimat dans la flore de la localité prospectée. Ces fréquences montrent d'une part des zones de concentration du phytoclimat et, d'autre part, des gradients climatiques de flore qui sont issus de ces zones. Cette définition du phytoclimat s'oppose à la recherche des limites précises entre les répartitions des plantes et des climats, qui conduit en fait à comparer des territoires et non pas des situations écologiques. La classification climatique des plantes permet de retourner au territoire sous un angle plus écologique en intégrant les relations exprimées de façon quantitative et probabiliste.

Si les premiers niveaux de synthèse de la classification mettent l'accent sur les paramètres généraux qui influencent la répartition de la végétation en France, l'analyse des niveaux inférieurs de la classification met en évidence les nuances locales de ces facteurs climatiques et de leurs rapports avec des plantes plus spécialisées. La classification montre également l'existence de groupes phytoclimatiques très étendus sur le territoire français, comme le sont les plantes des plaines et des basses montagnes de l'Europe tempérée, et ce pour chacun des niveaux de synthèse. Cet article a donc le double objectif de présenter brièvement le principe de la méthode de classification probabiliste de ces plantes indicatrices du climat et les principaux résultats des trois premiers niveaux de synthèse.

L'objectif de la classification des taxons bio-indicateurs du climat est de résumer les informations apportées par les comportements climatiques des plantes en les rassemblant dans des groupes selon une hiérarchie pour en dégager les phénomènes majeurs intervenant dans la distribution de ces derniers. Cette classification est réalisée à partir de 1874 taxons indiquant selon chacune des variables du climat l'optimum climatique, correspondant à la position du taxon dans la gamme de la variable climatique lorsque sa concentration est maximale, et le pouvoir indicateur du taxon qui corres-

pond à sa concentration dans un rang de la gamme de la variable climatique. Ce sont les valeurs des optimums climatiques et des pouvoirs indicateurs de chaque taxon qui ont été utilisées pour classer automatiquement les comportements climatiques ayant des similitudes pour l'expression du climat.

Afin d'apporter plus de précision à cette classification, les comportements climatiques des plantes ont été subdivisés selon les niveaux d'abondance des taxons tels qu'ils ont été notés dans les relevés floristiques selon six niveaux d'abondance, ramenant ainsi la somme des taxons classés à 2469 individus à seuils d'abondance. Par exemple, le chêne blanc (*Quercus lanuginosa* Lam.) est deux fois présent dans la liste des taxons à classer car il a été découpé en deux taxons à niveau d'abondance : *Quercus lanuginosa* Lam. 1–6 (observations regroupant les classes d'abondance de 1 à 6), c'est-à-dire quelle que soit son abondance, et *Quercus lanuginosa* Lam. 4–6 abondant (observations regroupant uniquement les classes d'abondance de 4 à 6). Cette distinction entre taxon abondant et simplement présent permet de montrer qu'un taxon abondant est généralement plus indicateur qu'un taxon simplement présent car la concentration de ses fréquences dans la gamme d'une variable climatique est souvent plus importante que lorsqu'il est simplement présent.

Le critère de comparaison des comportements climatiques des plantes utilisé lors de la classification est celui de la fidélité : il s'agit d'un critère emprunté à la phytosociologie, dont Braun-Blanquet a défini l'usage en 1928 [17] et qui s'applique aux tableaux de relevés phytosociologiques. Ce critère tente de repérer les taxons liés aux associations végétales définies par les phytosociologues, en mesurant leur probabilité d'occurrence dans ces associations. Pour la classification climatique des plantes, la fidélité représente la probabilité de présence d'un taxon dans un rang d'une variable climatique. Elle permet alors de comparer les comportements climatiques des taxons entre eux, indépendamment de leur intermittence dans les rangs d'une variable.

La mesure de distance entre les taxons se rapproche de la distance du City-Block fondée sur la valeur absolue de la somme des différences entre deux taxons [18,19]. L'agrégation des comportements similaires est de type ascendante hiérarchique car elle part des différences les plus faibles entre individus et les agrège les uns après les autres. Le comportement climatique d'un groupe phytoclimatique est ensuite déterminé à chaque agrégation de la classification. La caractérisation des comportements climatiques des groupes est fondée sur un calcul qui détermine la concentration maximale du groupe dans la gamme de la variable climatique, ap-

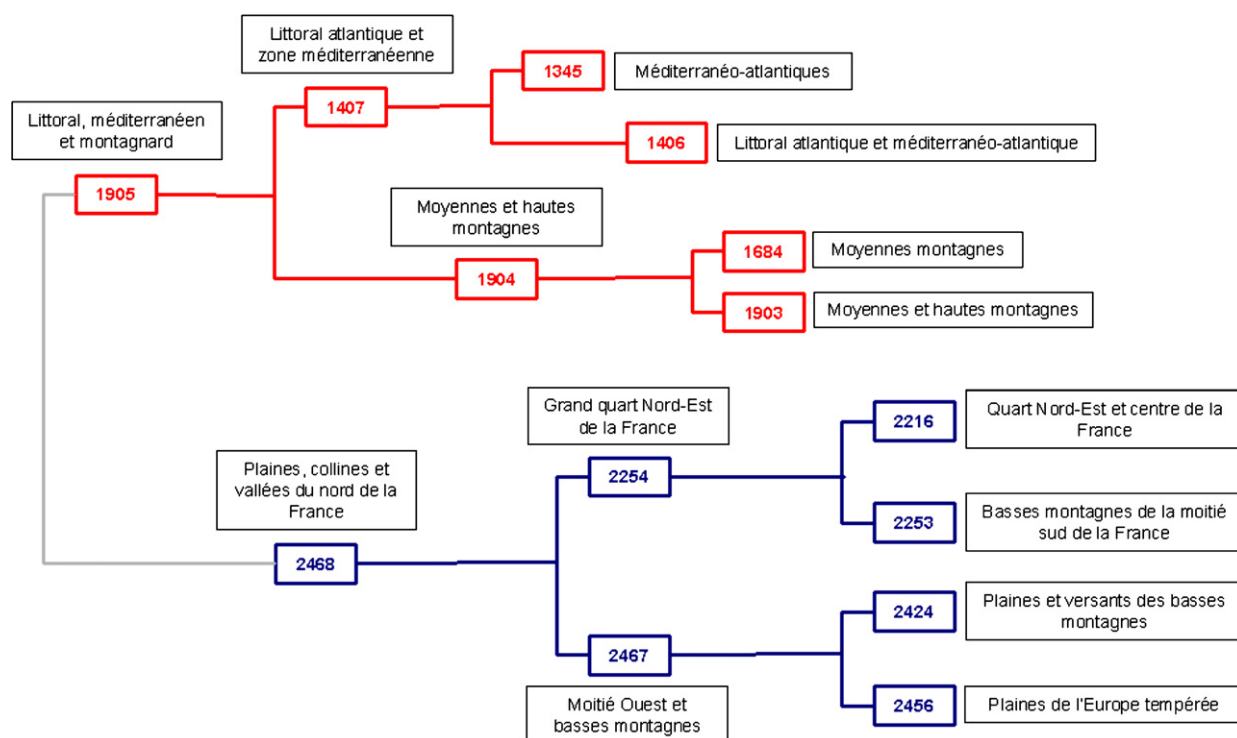


Fig. 1. Dendrogramme des trois premiers niveaux de synthèses de la classification des comportements climatiques des plantes en groupes phytoclimatiques. Chaque numéro correspond à un groupe phytoclimatique. La longueur des segments du dendrogramme est proportionnelle à la distance entre les groupes phytoclimatiques. En encadré figurent les noms des phytoclimats correspondant à leur répartition géographique sur le territoire.

pelé pouvoir indicateur, et le rang du groupe à cette concentration définit l'optimum climatique [16]. Cette approche permet de définir, avec plus de précision que l'emploi d'un centre de gravité, le comportement climatique d'un groupe de plantes de comportements similaires.

2. Résultats : présentation des principaux phytoclimats en France

La classification a mis en évidence 210 groupes phytoclimatiques sur 10 niveaux de synthèse. Seuls les 14 groupes des trois premiers niveaux de synthèse sont présentés (Fig. 1) car ils permettent d'identifier les principaux phytoclimats de France et de les comparer avec ceux habituellement définis à l'aide de démarches de juxtaposition [1–4]. La présentation détaillée des groupes phytoclimatiques est présentée dans les Figs. 2 à 8 et le Tableau 1. Pour l'étude des autres niveaux de synthèses de la classification, le lecteur pourra consulter le site de la banque de données botaniques et écologiques « Sophy » : <http://sophy.u-3mrs.fr/sophy.htm>.

Le Tableau 1 présente les informations statistiques des trois premiers niveaux de synthèse telles que le nombre de groupes phytoclimatiques de chaque niveau

de synthèse, le nombre de comportements climatiques rassemblés dans chacun des groupes, le nombre de postes climatiques ayant servi à l'étalonnage des taxons et enfin le nombre d'observations utilisées pour caractériser le phytoclimat. La dénomination des phytoclimats correspond au nom du premier taxon du premier groupe et au nom du premier taxon du dernier groupe pour chacun des phytoclimats.

2.1. Les phytoclimats du premier niveau de synthèse

Les deux groupes du premier niveau de synthèse rassemblent l'ensemble des comportements phytoclimatiques traités. Ils sont strictement complémentaires. Sur le plan géographique chacun est présent dans 9300 quadrats sur 11 000. Un quadrat est caractérisé par la flore qui le compose et, par conséquent, un groupe phytoclimatique représente une certaine proportion de la flore de ce quadrat. Cette proportion varie de 0% quand la flore du groupe est absente du quadrat, à 100% quand les taxons étalonnés du quadrats ne sont représentés que par un seul groupe phytoclimatique. Dans ce premier niveau de synthèse les exclusions mutuelles entre deux phytoclimats sont difficiles à percevoir en raison du chevauchement de ces deux groupes sur le territoire

Tableau 1

Dénomination et caractéristiques des 14 groupes phytoclimatiques issus des trois premiers niveaux de synthèse du dendrogramme

NIVEAU DE SYNTHÈSE NUMERO 1								
N°	NBG	PLA	POS	OBS	OBS/POS	OBS/PLA	NOM DU GROUPE PHYTOCLIMATIQUE	
1905	1	1906	570	38001	66.7	19.9	FUMANA CORIDIFOLIA VIL	GALEOPSIS TETRAHIT L.
2468	2	564	568	41357	72.8	73.3	SUCCISA PRAEMORSA GILI	CRATAEGUS MONOGYNA JACQ
NIVEAU DE SYNTHÈSE NUMERO 2								
N°	NBG	PLA	POS	OBS	OBS/POS	OBS/PLA	NOM DU GROUPE PHYTOCLIMATIQUE	
1407	1	1408	560	26864	48.0	19.1	FUMANA CORIDIFOLIA VIL	CERASTIUM TETRANDRUM CU
1904	2	498	449	11137	24.8	22.4	GALEOPSIS TETRAHIT L.	PHYTEUMA MICHELII (ALL.
2254	3	350	557	23154	41.6	66.2	SUCCISA PRAEMORSA GILI	EUPHORBIA DULCIS L.
2467	4	214	566	18203	32.2	85.1	CRATAEGUS MONOGYNA JACQ	VIOLA ODORATA L.
NIVEAU DE SYNTHÈSE NUMERO 3								
N°	NBG	PLA	POS	OBS	OBS/POS	OBS/PLA	NOM DU GROUPE PHYTOCLIMATIQUE	
1345	1	1346	560	26103	46.6	19.4	FUMANA CORIDIFOLIA VIL	VICIA SATIVA L.
1406	2	62	124	761	6.1	12.3	CERASTIUM TETRANDRUM CU	ATRIPLEX LITORALIS L.
1684	3	278	447	8242	18.4	29.6	GALEOPSIS TETRAHIT L.	SILENE RUPESTRIS L.
1903	4	220	179	2895	16.2	13.2	PHYTEUMA MICHELII ALL.	DRABA AIZOIDES L.
2216	5	312	553	21439	38.8	68.7	SUCCISA PRAEMORSA GILI	EUPATORIUM CANNABINUM L.
2253	6	38	393	1715	4.4	45.1	EUPHORBIA DULCIS L.	TUSSILAGO FARFARA L.
2424	7	171	565	17019	30.1	99.5	CRATAEGUS MONOGYNA JACQ	CASTANEA SATIVA MILL.
2456	8	33	311	843	2.7	25.5	POLYGONUM CONVULVULUS L.	ODONTITES RUBRA GILIB.

N° : numéro du groupe phytoclimatique ; NBG : nombre de groupes phytoclimatiques de chaque niveau hiérarchique ; PLA : nombre de taxons par groupe phytoclimatique ; POS : nombre de postes climatiques ; OBS : nombre d'observations.

français. L'étude des niveaux de synthèse suivants permet d'observer de telles exclusions.

Ce premier niveau de synthèse rassemble deux types majoritaires de phytoclimats en France : un type littoral, méditerranéen et montagnard (n° 1905) et un type de plaines, de collines et de vallées du nord de la France (n° 2468). Cette distinction est liée aux valeurs des optimums climatiques et des pouvoirs indicateurs des taxons constitutifs de ces deux phytoclimats où l'on retrouve, dans le phytoclimat 2468, des taxons peu indicateurs de climats moyens en France, alors que le phytoclimat 1905 comporte des taxons indicateurs de climats plus spécialisés tels que le climat montagnard ou le climat du littoral. L'analyse des subdivisions suivantes présentée ci-après conforte ces observations. A ce stade de la classification les facteurs qui semblent jouer sur la répartition de ces groupes phytoclimatiques sont la proximité des masses maritimes, qui oppose des groupes phytoclimatiques littoraux et méditerranéens aux groupes internes, et l'altitude, qui oppose des groupes phytoclimatiques de plaines, de collines et de vallées contre ceux des moyennes et hautes montagnes.

Le groupe phytoclimatique 1905 rassemble 1906 plantes indicatrices du climat, dont *Fumana coridifolia* (Vill.) P.F. et *Galeopsis tetrahit* L. Il s'agit d'un groupe du littoral, des montagnes et de la région méditerranéenne. Il est peu ou pas indicateur d'un climat moyen durant toute l'année, fréquent dans les ré-

gions littorales, montagnardes et méditerranéennes. Les plantes de ce groupe représentent les 3/4 de la flore étalonnée et sont peu fréquentes (20 observations par plante en moyenne – Tableau 1). Ce sont des taxons du littoral (*Beta maritima* L.), des montagnes (*Phyteuma michelii* (All.) Rchb.), et de la région méditerranéenne (*Fumana coridifolia* (Vill.) P.F.). Bien que ce groupe recouvre la totalité de la France, il est plus particulièrement concentré dans les zones littorales, montagnardes et méditerranéennes avec des fréquences supérieures à 73% dans ces secteurs. Au-dessous de cette valeur, les plantes sont localisées dans les parties continentales de la France. Dans le deuxième niveau de synthèse, le groupe 1905 se divise en deux groupes (Fig. 3), l'un méditerranéo-atlantique (1407) et l'autre montagnard (1905) tous deux peu à moyennement indicateurs des températures et des précipitations.

Le groupe phytoclimatique 2468 est constitué de 564 comportements climatiques, dont *Succisa praemorsa* (Gilib.) Ascherson, et *Crataegus monogyna* Jacq. C'est un groupe qui comprend l'autre quart des plantes étalonnées dans les plaines et collines continentales de la France. Ce sont des plantes de l'Europe tempérée très fréquentes comme *Convallaria maialis* L. et *Potentilla anserina* L. (73 observations en moyenne par taxon). Ce groupe est caractérisé par des positions moyennes pour toutes les variables climatiques pendant toute l'année et par des pouvoirs indicateurs inférieurs à 20%. Les

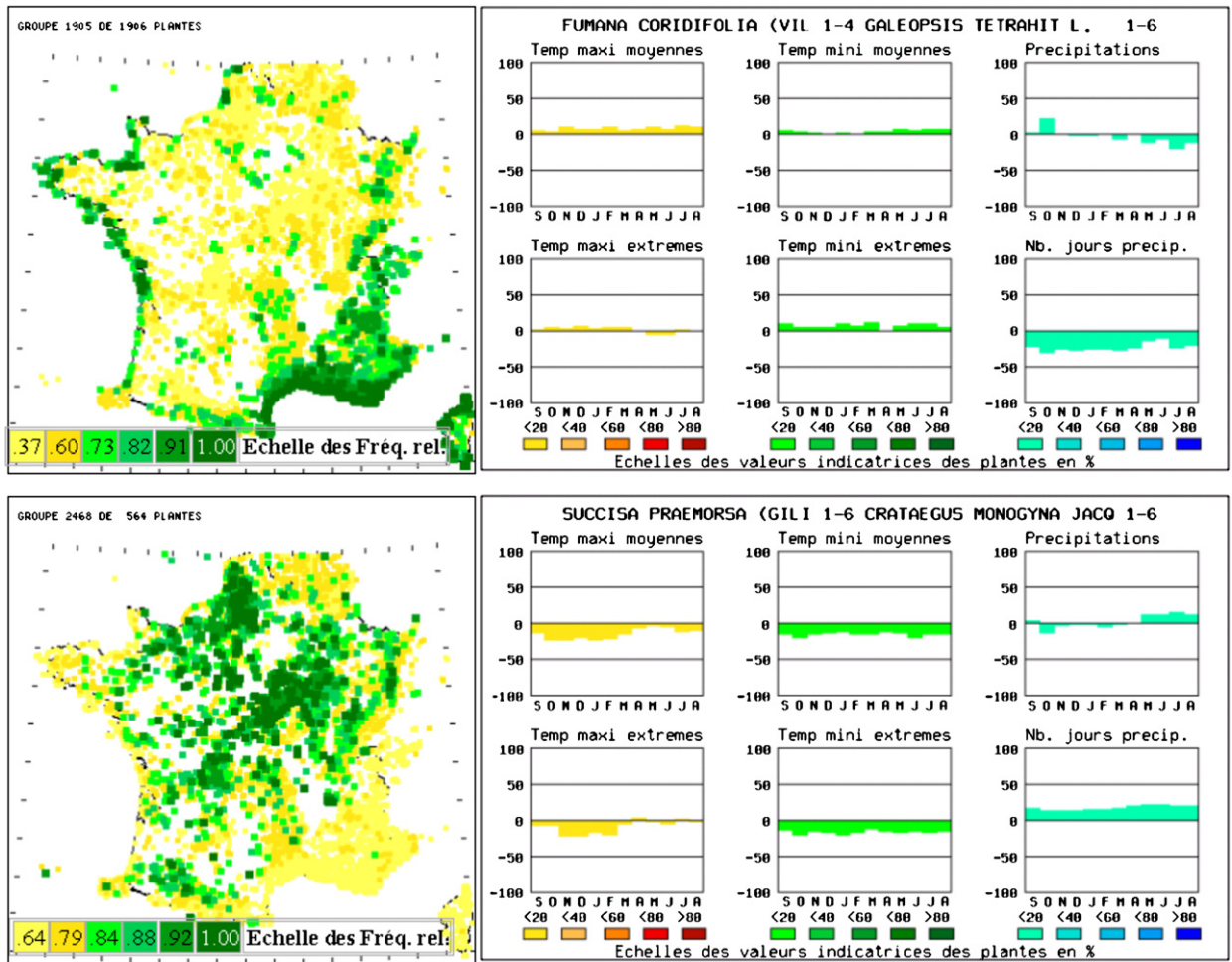


Fig. 2. Comparaison des répartitions géographiques et des comportements climatiques des groupes phytoclimatiques 1905 et 2468. La cartographie du groupe (à gauche) indique la proportion de plantes indicatrices appartenant à un phytoclimat dans un ensemble de 11.000 quadrats ; le comportement climatique du groupe (à droite) comprend l'optimum et le pouvoir indicateur des variables du climat enregistrées pendant 50 ans, à savoir les températures maximales moyennes (Temp. maxi. moyennes), les températures maximales extrêmes (Temp. maxi. extremes), les températures minimales moyennes (Temp. mini. moyennes), les températures minimales extrêmes (Temp. mini. extremes), le cumul mensuel des précipitations (Precipitations) et le nombre mensuel de jours de pluie (Nb. jours precip.). L'échelle de l'optimum climatique, en ordonnées, varie de -100% à $+100\%$ par rapport à la moyenne nationale des comportements climatiques. Le pouvoir indicateur, en abscisses, correspond à la probabilité (de 0 à 100%) que le phytoclimat indique la variable climatique dans laquelle il est cantonné.

fréquences des plantes sont supérieures à 80% dans les plaines continentales de la France. Ce groupe se subdivise dans le deuxième niveau de synthèse (Fig. 4) en un groupe faiblement continental et moyennement indicateur (2254) localisé dans le nord-est, les collines et les basses montagnes, et un groupe peu indicateur de positions moyennes (2467) présent dans les plaines de l'ouest, les collines et les basses montagnes.

2.2. Les phytoclimats du deuxième niveau de synthèse

Le deuxième niveau de synthèse de la classification comprend quatre groupes phytoclimatiques qui dé-

coulent des deux précédents. La Fig. 3 décrit les groupes phytoclimatiques 1407 et 1904 qui couvrent des étendues complémentaires au groupe 1905 du premier niveau de synthèse : l'un est cantonné sur le littoral atlantique et la zone méditerranéenne (1407) tandis que l'autre est cantonné aux moyennes et hautes montagnes (1904).

Le groupe 1407 rassemble 1408 plantes, dont *Fumana coridifolia* (Vill.) P.F. et *Cerastium tetrandrum* Curtis, localisées en région méditerranéenne et sur le littoral atlantique. Il s'agit d'un phytoclimat littoral atlantique et de la région méditerranéenne. Il comprend des plantes méditerranéennes (*Cistus albidus* L.),

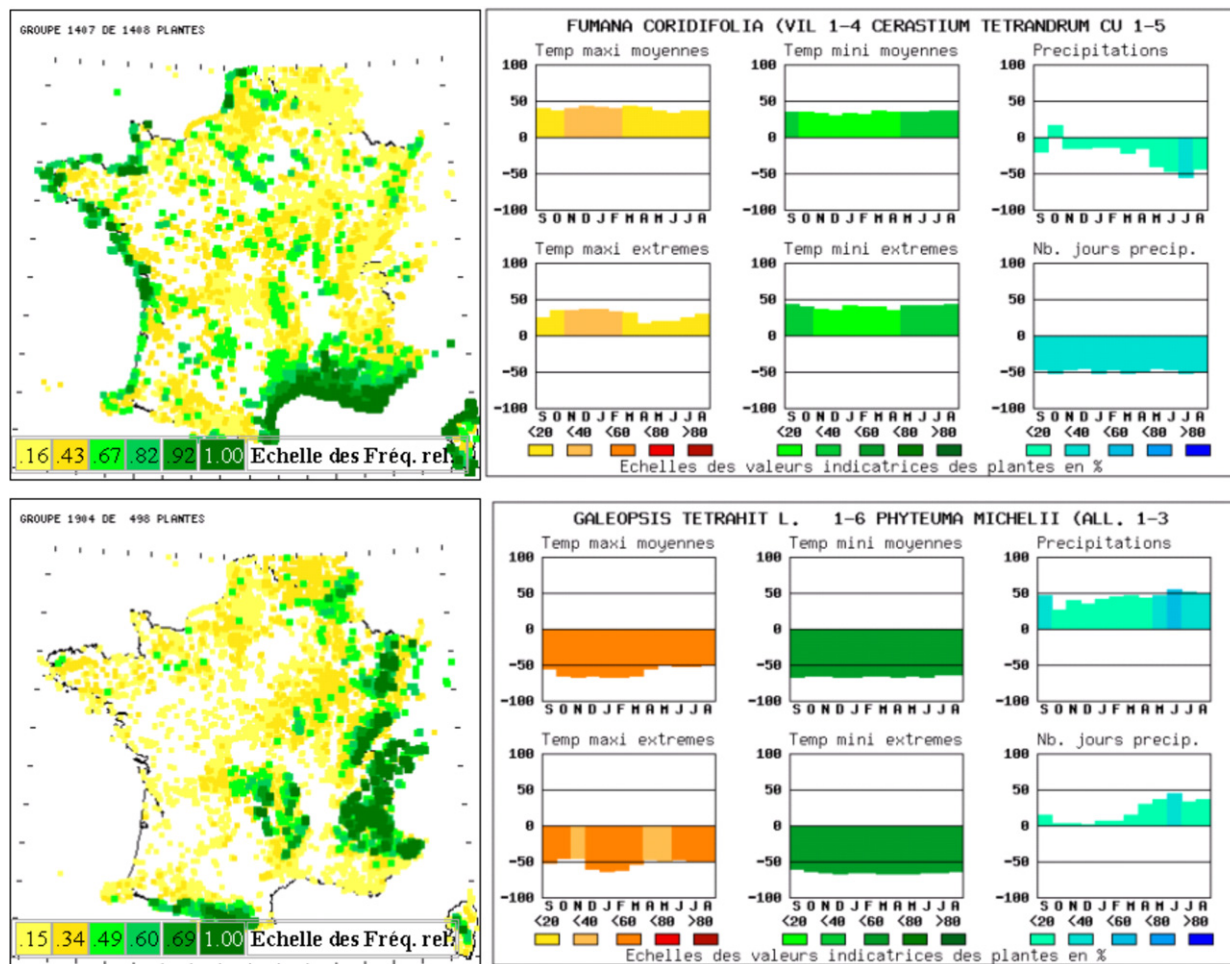


Fig. 3. Comparaison des répartitions géographiques et des comportements climatiques des groupes phytoclimatiques 1407 et 1904.

méditerranéo-atlantiques (*Beta maritima* L.) et atlantiques (*Quercus toza* Bosc.). Pour les températures, ce groupe montre des positions supérieures durant toute l'année à la moyenne nationale. Il est moyennement indicateur des températures maximales en hiver et des températures minimales au printemps et en été. Il montre des précipitations estivales inférieures. Il est moyennement indicateur d'un nombre de jours de pluie inférieur durant toute l'année. Les fréquences les plus élevées des plantes de ce groupe sont réparties principalement dans l'ensemble de la région méditerranéenne et sur le littoral atlantique (fréquence supérieure à 80%). Au troisième niveau de synthèse le groupe 1407 se subdivise (Fig. 5) en un groupe méditerranéo-atlantique (1345) moyennement indicateur de températures maximales supérieures en automne et en hiver, et en un groupe du littoral atlantique (1406) indicateur d'un régime atlantique des températures du jour et des précipitations.

Le groupe 1904 réunit 498 plantes, dont *Galeopsis tetrahit* L. et *Phyteuma michelii* (All.) Rchb., des montagnes de France. Il est constitué de plantes montagnardes comme *Centaurea montana* L. et *Dryas octopetala* L. Les fréquences des plantes sont supérieures à 49% dans les massifs montagneux. Ce groupe est indicateur de températures inférieures à très inférieures à la moyenne nationale pendant toute l'année. Les précipitations sont supérieures durant toute l'année. Ce groupe est moyennement indicateur des précipitations estivales. Dans le troisième niveau de synthèse ce groupe se subdivise (Fig. 6) en un groupe de moyennes montagnes (1684) et un groupe de hautes montagnes (1903) marqués par des positions inférieures des températures du jour et de la nuit pendant toute l'année.

Ces deux groupes phytoclimatiques du deuxième niveau de synthèse couvrent des étendues complémentaires sur le littoral atlantique et la zone méditerranéenne (1407) et dans les moyennes et hautes mon-

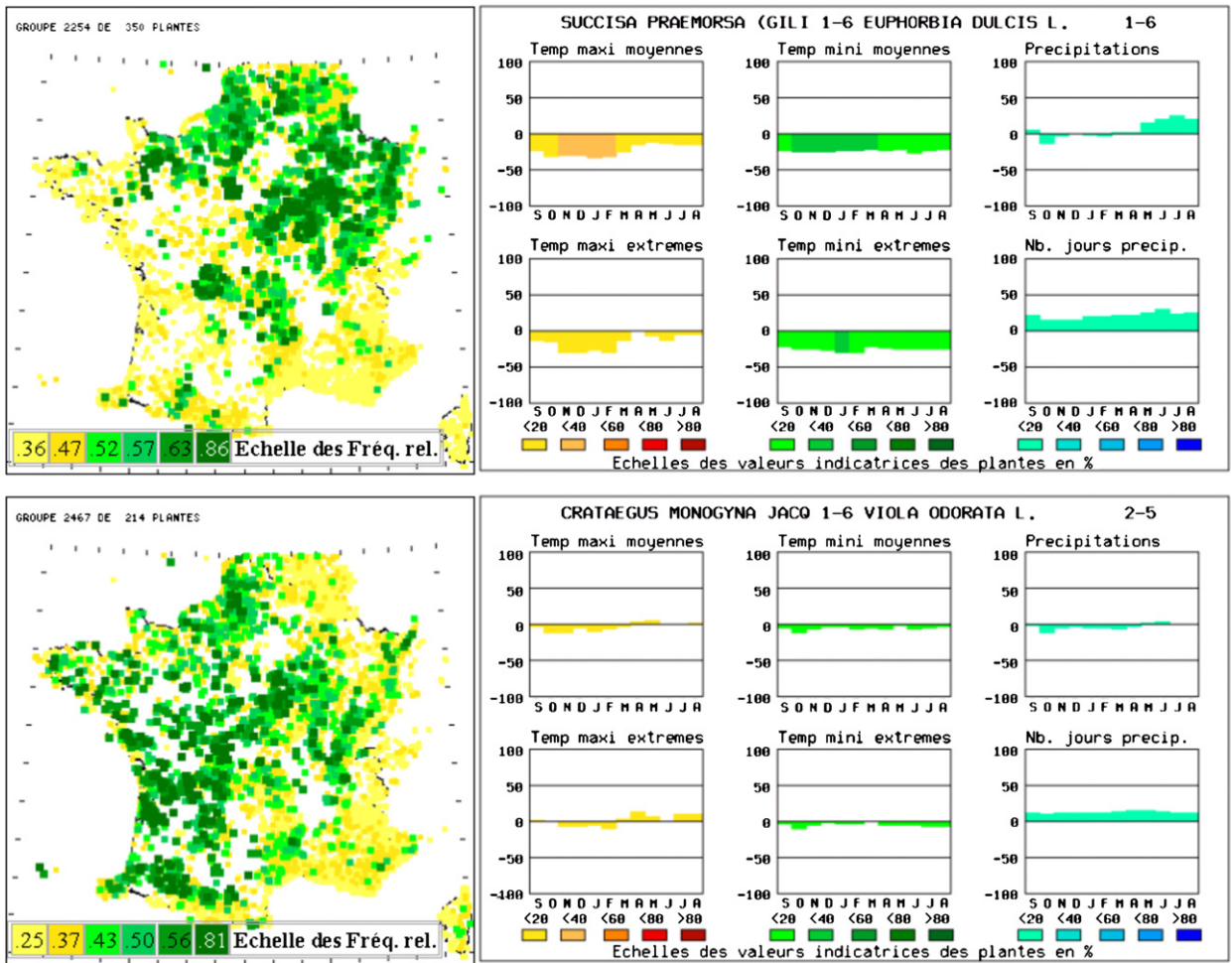


Fig. 4. Comparaison des répartitions géographiques et des comportements climatiques des groupes phytoclimatiques 2254 et 2467.

tagnes (1904). Le facteur qui semble séparer ces deux groupes est donc l'altitude.

La Fig. 4 présente les groupes phytoclimatiques 2254 et 2467 issus du groupe 2468. La distinction climatique entre ces deux groupes semble être liée à la proximité de l'océan atlantique en raison de position relatives inférieures à la moyenne nationale des températures pour le groupe 2254 alors que le groupe 2467 présente des positions strictement localisées au niveau de la moyenne nationale. Cependant, comme leurs optimums et leurs pouvoirs indicateurs ne sont pas encore très marqués dans ce niveau de synthèse, il convient d'examiner les autres groupes phytoclimatiques du troisième niveau de synthèse pour tenter de mieux cerner leurs différences climatiques (Figs. 7 et 8).

Le groupe 2254 contient 350 plantes, dont *Succisa praemorsa* (Gilib.) Ascherson et *Euphorbia dulcis* L., localisées sur un grand quart Nord-Est de la France. Il comporte des plantes de l'Europe tempérée comme

Quercus sessiliflora Salisb. et *Lamium album* L. dont la fréquence moyenne est de 66,2. Il est moyennement indicateur de températures moyennes inférieures en hiver. Il montre un régime continental de précipitations peu contrasté. Il se subdivise dans le troisième niveau de synthèse (Fig. 7) en un groupe continental des plaines du nord (2216) et un groupe des basses et moyennes montagnes (2253).

Le groupe 2467 est constitué de 214 plantes, dont *Crataegus monogyna* Jacq. et *Viola odorata* L., de la moitié Ouest et des basses montagnes. Il rassemble des plantes de l'Europe tempérée comme *Quercus pedunculata* Ehrh. et *Castanea sativa* L. qui présentent une fréquence moyenne de 85. Il est peu ou pas indicateur de positions moyennes durant toute l'année pour l'ensemble des variables. Ce groupe est réparti dans les plaines de la moitié ouest de la France et dans les basses montagnes. Au troisième niveau de synthèse, ce groupe se subdivise (Fig. 8) en un groupe non indicateur de

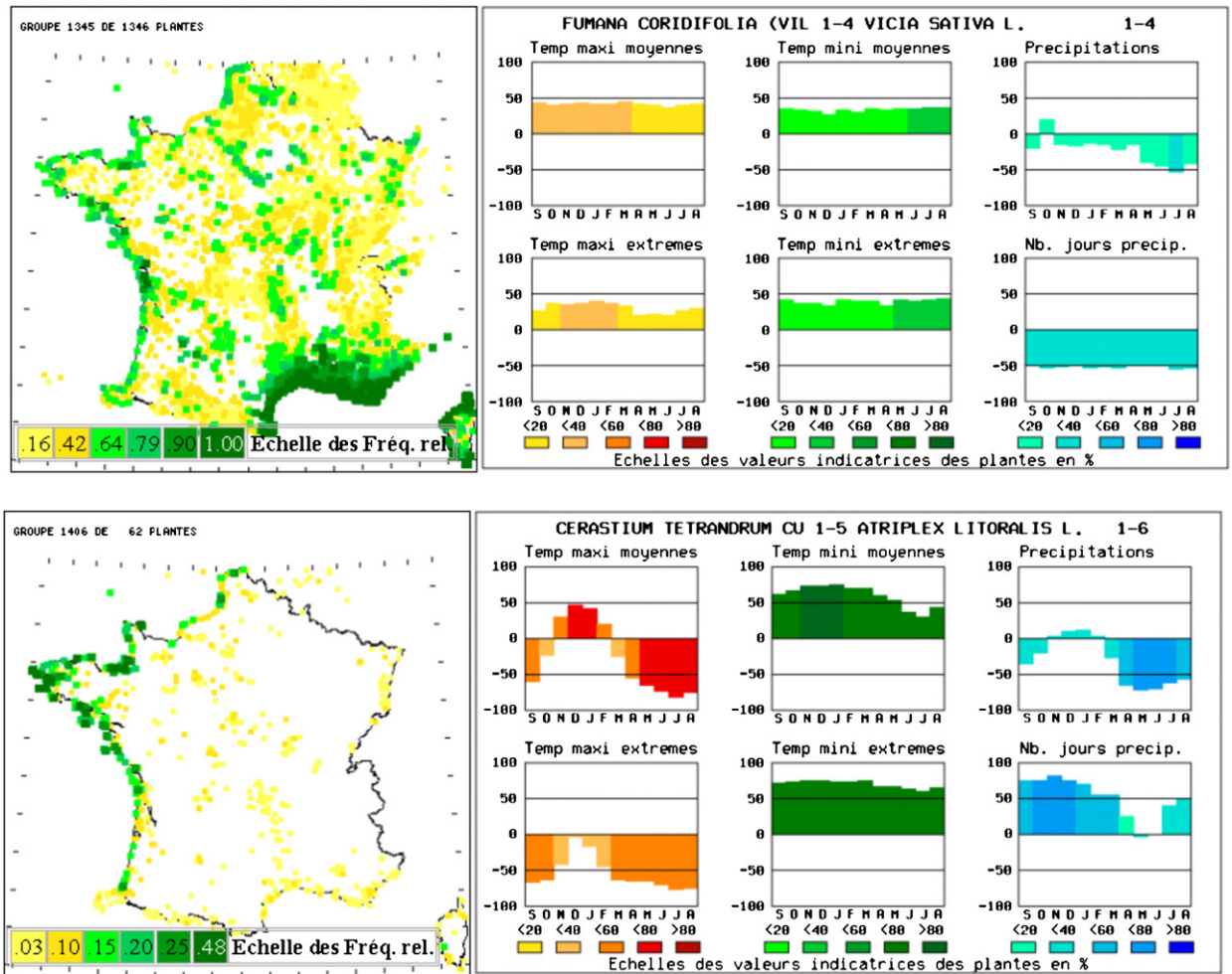


Fig. 5. Comparaison des répartitions géographiques et des comportements climatiques des groupes phytoclimatiques 1345 et 1406.

climat moyen (2424) et un groupe moyennement indicateur d'un climat moyen (2456).

2.3. Les phytoclimats du troisième niveau de synthèse

Ce niveau de synthèse contient huit groupes phytoclimatiques qui proviennent tous des précédents groupes analysés. Du groupe 1407 (méditerranéo-atlantique) découlent les groupes 1345 et 1406 (Fig. 5); du groupe 1904 (moyennes et hautes montagnes) proviennent les groupes 1684 et 1903 (Fig. 6); du groupe 2254 (plaines, collines basses montagnes du nord et du nord-est) dérivent les groupes 2216 et 2253 (Fig. 7); enfin, du groupe 2457 (plaines, collines de l'ouest et basses montagnes) se distinguent les groupes 2424 et 2456 (Fig. 8).

Le groupe 1345 rassemble 1346 plantes méditerranéo-atlantiques, dont *Fumana coridifolia* (Vill.) P.F. et *Vicia sativa* L (Fig. 5). Il est constitué de plantes du lit-

toral (*Spergularia marginata* Kittel), de la région atlantique sub-littorale (*Quercus toza* Bosc) et de la région méditerranéenne (*Cistus albidus* L.). Il est moyennement indicateur de températures maximales supérieures en automne et en hiver et de températures minimales supérieures en été. Il est moyennement indicateur d'un nombre de jours de pluie inférieurs durant toute l'année.

Le groupe 1406 est constitué de 62 plantes, dont *Cerastium tetrandrum* Curtis et *Atriplex litoralis* L., du littoral atlantique (*Herniaria maritima* Link.) et méditerranéo-atlantique (*Salsola kali* L.). Il est très indicateur de températures maximales moyennes supérieures en hiver et très inférieures en été. Il est extrêmement indicateur de températures minimales moyennes très supérieures en hiver. Il est aussi très indicateur de précipitations très inférieures en été et d'un nombre de jours de pluie très supérieur en automne. Ce groupe est constitué de plantes des littoraux atlantique et médi-

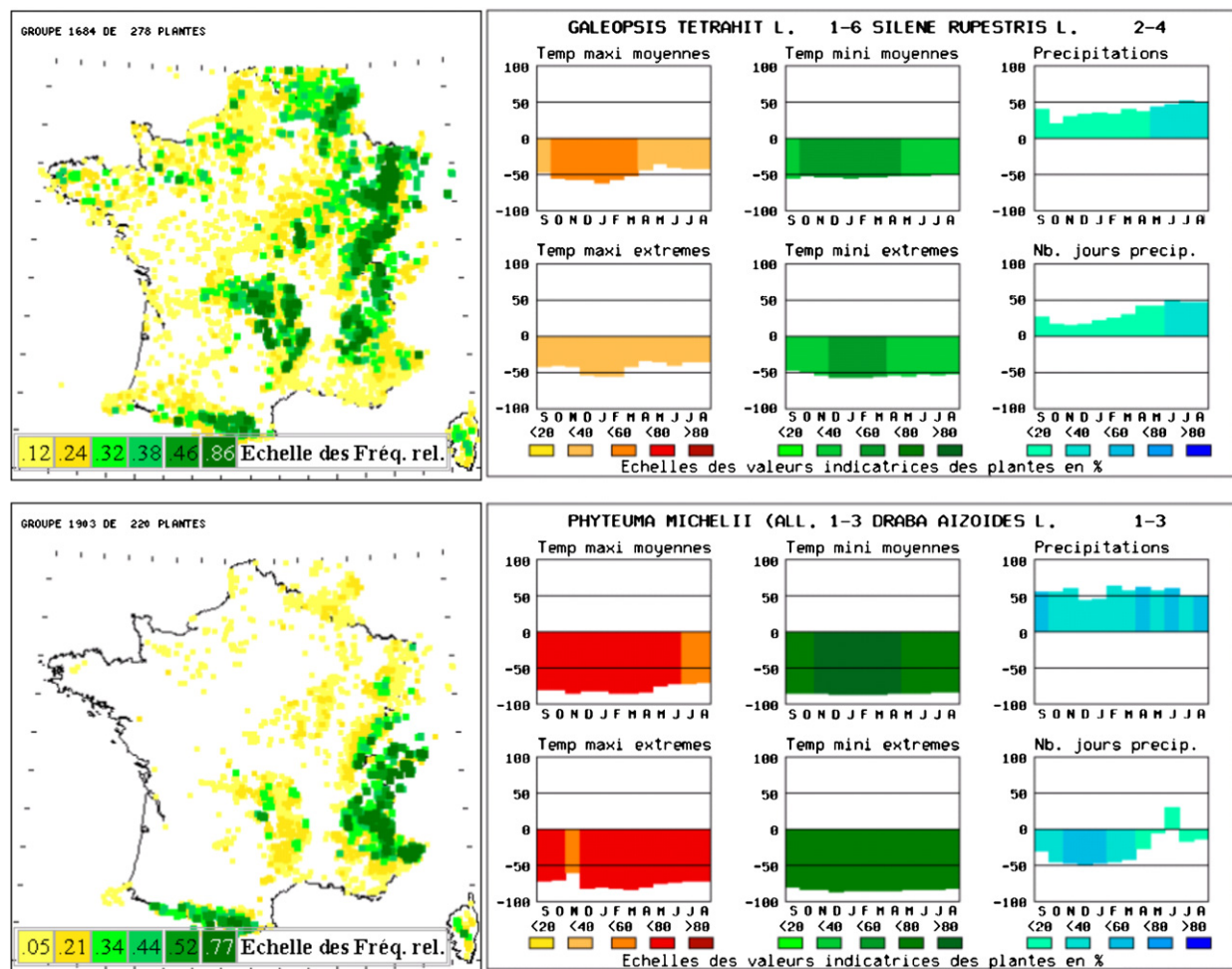


Fig. 6. Comparaison des répartitions géographiques et des comportements climatiques des groupes phytoclimatiques 1684 et 1903.

terranéen, adaptées aux sols salés, mais ses fréquences sont cependant plus élevées sur le littoral atlantique (supérieures à 15%).

Ces deux phytoclimats issus du groupe 1407 de type méditerranéo-atlantique, montrent des répartitions assez proches qui se recoupent dans la zone littorale atlantique. Le premier groupe (1345) est de type méditerranéo-atlantique tandis que le deuxième (1406) témoigne d'un climat typiquement océanique. Les différences de comportement climatique entre ces deux groupes phytoclimatiques sont dues au cantonnement du groupe 1406 localisé sur le littoral atlantique, alors que le groupe 1345 est localisé à la fois sur la façade atlantique et en zone méditerranéenne. L'effet de l'océan atlantique semble jouer un rôle majeur dans la distinction de ces deux groupes phytoclimatiques.

Le groupe 1684 contient 278 plantes de moyennes montagnes, dont *Galeopsis tetrahit* L. et *Silene rupestris* L. Il comprend aussi *Digitalis purpurea* L. (abon-

dante), et des plantes des collines de l'Europe tempérée comme *Pulmonaria officinalis* L. Il est indicateur (pouvoirs indicateurs entre 40 et 60%) de températures moyennes inférieures durant toute l'année et moyennement indicateur de précipitations supérieures estivales. Il montre un nombre de jours de pluie moyen en automne et en hiver et supérieur au printemps et en été. Ce groupe présente des fréquences élevées dans les basses et moyennes montagnes de France, sauf dans les Alpes du sud et la Corse où ses fréquences restent inférieures à 40%.

Le groupe 1903 rassemble 220 plantes des moyennes et hautes montagnes de France, dont *Phyteuma michelii* (All.) Rchb. et *Draba aizoides* L. Il est composé de plantes des moyennes et hautes montagnes comme *Antennaria dioica* (L.) Gaertn. et *Minuartia verna* (L.) Hiern. Il est indicateur à très indicateur (pouvoirs indicateurs entre 40 et 80%) de températures maximales extrêmes très inférieures pendant presque toute l'année

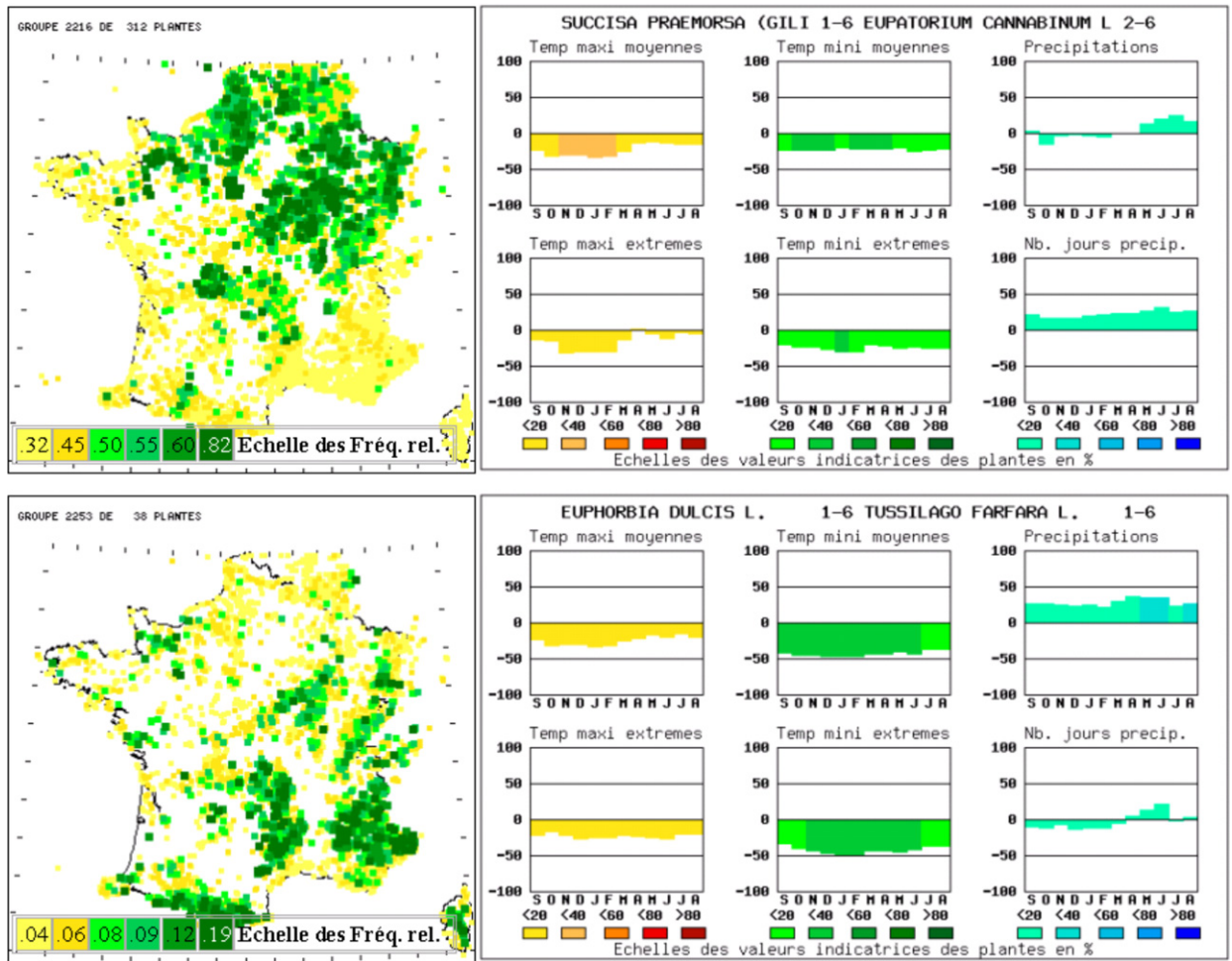


Fig. 7. Comparaison des répartitions géographiques et des comportements climatiques des groupes phytoclimatiques 2216 et 2253.

et de températures maximales moyennes extrêmement inférieures en hiver, en hiver et au printemps. Il est extrêmement indicateur de températures minimales moyennes extrêmement inférieures en automne et en hiver (pouvoirs indicateurs supérieurs à 80%). Il est moyennement indicateur de précipitations supérieures pendant toute l'année et montre un régime continental pour le nombre de jours de pluie.

Ces deux phytoclimats, issus du groupe 1904 de type montagnard, sont opposés par leurs altitudes qui montrent des écarts de températures importants entre eux.

Le groupe 2216 est constitué de 312 plantes, dont *Succisa praemorsa* (Gilib.) Ascherson et *Eupatorium cannabinum* L., du quart Nord-Est et du centre de la France. Il rassemble des plantes de l'Europe tempérée comme *Chrysanthemum leucanthemum* L. et *Lychnis flos-cuculis* L. de fréquence moyenne égale à 69. Il est moyennement indicateur de températures maximales

moyennes inférieures en hiver et de températures minimales moyennes en automne et en hiver. Il montre un régime de précipitations de type continental peu accentué.

Le groupe 2253 est constitué de 38 plantes des basses montagnes de la moitié sud de la France, dont *Euphorbia dulcis* L. et *Tussilago farfara* L. Il comporte en majorité des plantes des sous-bois des basses montagnes de l'Europe tempérée comme *Cerastium arvense* L. et *Ranunculus breyninus* Crantz. Il est moyennement indicateur de températures minimales moyennes inférieures en automne, en hiver et au printemps. Il montre des précipitations moyennes durant toute l'année.

Ces deux phytoclimats (2216 et 2253) sont opposés par leur latitude et leur altitude, montrant un groupe des plaines et des basses montagnes du nord-est et un groupe des montagnes d'une grande moitié sud de la France.

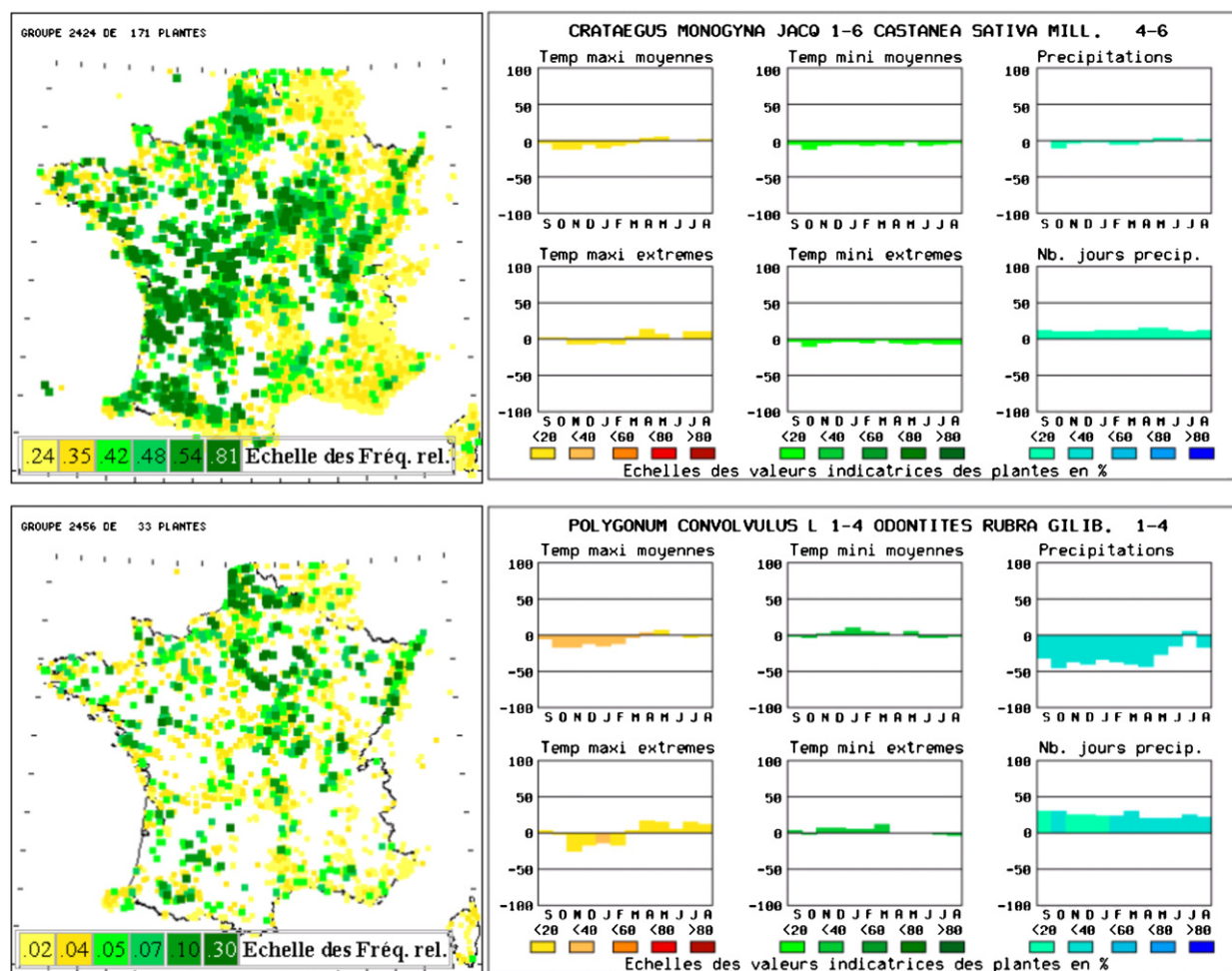


Fig. 8. Comparaison des répartitions géographiques et des comportements climatiques des groupes phytoclimatiques 2424 et 2456.

Le groupe 2424 comporte 171 plantes de plaines et des versants des basses montagnes, hors région méditerranéenne, dont *Crataegus monogyna* Jacq. et *Castanea sativa* Mill. Il regroupe des plantes de l'Europe tempérée comme *Brunella vulgaris* L. et *Inula montana* L. Il est peu ou pas indicateur d'un climat moyen.

Le groupe 2456 rassemble 33 plantes dont *Polygonum convolvulus* L. et *Odontites rubra* Gilib., des plaines de l'Europe tempérée ainsi que *Mespilus germanica* L. et *Hypericum pulchrum* L. Il est moyennement indicateur de températures moyennes, de précipitations inférieures en automne, en hiver et au printemps, et de précipitations moyennes en été. Il montre un régime continental peu accentué. Il est localisé dans les plaines de France principalement dans la moitié nord et est du territoire.

Ces deux phytoclimats sont très proches climatiquement parlant car ils appartiennent tous deux au climat de type océanique dégradé, mais le facteur semblant les

opposer est vraisemblablement lié à la position relativement continentale du groupe 2456, qui est plus interne que le groupe 2424. Ils montrent donc un léger gradient de continentalité.

3. Discussion et conclusion

La classification probabiliste des comportements climatiques des plantes représente une méthode de caractérisation de phytoclimats dont la définition montre des similitudes avec les travaux des phytogéographes sur l'identification des grands types de végétation en France. En comparant la géographie des principaux phytoclimats (Fig. 1) et les territoires décrits par Flahault [1], des concordances sont visibles. Par exemple, le groupe 1406 (*Cerastium tetrandrum* Curtis 1–5 et *Atriplex litoralis* L. 1–6) du troisième niveau de synthèse (Fig. 5) indique un climat de type océanique. Sa répartition géographique correspond à ce que Fla-

hault définit comme étant le domaine atlantique, secteur armorico-ligérien, issu de la région tempérée de l'Europe occidentale. Les espèces communes entre ce phytoclimat et le domaine atlantique sont par exemple *Sedum anglicum* Huds., *Erica ciliaris* L., *Scilla verna* Huds. et *Koeleria albescens* DC. Il en va de même pour le groupe 1903 (*Phyteuma michelii* (All.) Rchb. et *Draba aizoides* L.) qui correspond à la zone alpine définie par Ozenda et Borel [4] et qui indique bien un climat de hautes montagnes.

L'étude des phytoclimats permet de distinguer des gradients climatiques entre ces groupes : par exemple, la distinction entre les phytoclimats 1684 et 1903 (Fig. 6) souligne une différence d'altitude entre ces deux groupes visible par leurs différences d'optimum de températures qui sont plus bas pour le groupe 1903 que le pour le groupe 1684. En revanche, les cumuls mensuels des précipitations sont plus importants pour le groupe 1903 que pour le groupe 1684, soulignant une plus grande pluviométrie des hautes montagnes par rapport aux moyennes montagnes.

Cette classification probabiliste permet aussi d'identifier des phytoclimats présentant des caractéristiques originales et ayant des répartitions s'étendant sous plusieurs grands types climatiques, ce qui n'est pas mis en évidence par des méthodes de juxtaposition [1–4]. Par exemple, Flahault utilise préférentiellement des taxons endémiques pour définir des territoires floristiques et leurs liens avec les paramètres du milieu, notamment avec des climats bien tranchés tels que le climat méditerranéen ou le climat atlantique. Avec une telle démarche les comportements du chêne vert ou du pin maritime ne peuvent être rattachés à un type de climat particulier, alors qu'ils appartiennent tous deux au phytoclimat méditerranéo-atlantique (groupe 1345, Fig. 5).

La démarche numérique permet de caractériser un grand lot de données concernant les relations entre plantes et climats. Cependant, les plantes étalonnées sont, dans leur ensemble, des plantes réparties dans d'autres pays d'Europe. Les climats qu'elles indiquent représentent ainsi une partie de l'expression de leur comportement écologique et, par extension, une partie de la gamme d'une variable climatique qui les caractérise. Il serait donc souhaitable, afin de comprendre très précisément le comportement écologique de certains taxons, de travailler à une échelle européenne, voir planétaire. Par exemple, *Dryas octopetala* L., taxon arctico-alpin, est réparti en France dans les hautes montagnes (groupe 1904, Fig. 3) alors qu'il colonise la toundra arctique en Norvège et en Finlande ; *Quercus toza* Bosc. est réparti en France dans la moitié sud de la région atlantique (groupe 1345, Fig. 5), alors qu'il est

présent jusqu'au sud de la péninsule ibérique. Le passage à une échelle plus vaste que celle de la France permettrait d'étalonner ces plantes par rapport à leur gamme climatique complète, ce qui apporterait une plus grande précision dans la comparaison de leurs comportements. Une telle approche serait techniquement réalisable grâce aux banques de données botaniques existantes en Europe [20]. Toutefois, il convient aussi de reconnaître que les différences de comportements exprimées par les plantes sur le territoire français traduisent déjà des particularités dans l'expression de leur comportement écologique.

Par ailleurs, les résultats de l'étalonnage climatique et de la classification probabiliste des plantes n'expriment pas en soit des relations de causalité : ces résultats montrent des liens apparents dont certains ont une véritable signification de causalité, alors que d'autres sont le fruit de phénomènes ne dépendant pas du climat tels que la nature du sol, la pression anthropique ou le hasard de la dissémination des plantes. C'est le cas par exemple pour les taxons constitutifs de la flore azonale, telle que les plantes halophiles et celles des milieux dulcicoles, que l'on peut retrouver dans toute l'Europe comme *Atriplex litoralis* L. et *Cerastium tetrandrum* Curtis qui font partie du groupe 1406 inféodé principalement au littoral atlantique (Fig. 5). Les indications sur les variables du climat que ces végétaux apportent restent ainsi valables dans le cadre climatique français.

En conclusion, les résultats de la classification probabiliste des comportements climatiques des plantes apportent une première synthèse permettant de distinguer des groupes de plantes apparemment inféodées à des climats particuliers présentant des pouvoirs indicateurs supérieurs à 40%, de groupes peu indicateurs des variables du climat le plus souvent répartis sur de vastes étendues en France. Cette classification permet ainsi de sélectionner des taxons indicateurs du climat dont l'actuelle répartition pourrait être suivie ou modélisée afin d'étudier les effets du réchauffement global au cours du temps. Dans cette perspective, il serait possible de choisir des taxons présents dans les groupes phytoclimatiques montrant des positions extrêmes de part et d'autre de la gamme des variables climatiques, notamment des températures, comme les groupes rassemblant des taxons indicateurs des climats méditerranéen et des hautes montagnes tels que le groupe 1345 (méditerranéo-atlantique, Fig. 5) et le groupe 1903 (moyennes et hautes montagnes, Fig. 7). L'étude de la répartition future de ces groupes devrait ainsi montrer un décalage vers le nord de la France et en altitude des espèces constitutives de ces phytoclimats comme

Pinus Halepensis Mill., *Cistus albidus* L., ou *Brachypodium ramosum* (L.) Roem. & Schult. pour le groupe 1345 et *Pinus montana* subsp. *uncinata* (DC.) Celak., *Rhododendron ferrugineum* L. et *Antennaria dioica* (L.) Gaertn. du groupe 1903.

Références

- [1] C. Flahault, in : H. Coste, Flore descriptive et illustrée de la France, 3 vols., A. Blanchard ed., 1906.
- [2] P. Ozenda, La cartographie écologique et ses applications. Ecological mapping and its applications, Masson, 1986.
- [3] A. Douguedroit, Les paysages forestiers de Haute-Provence et des Alpes-Maritimes. Géographie – Ecologie – Histoire, Edisud, Aix-en-Provence, 1976.
- [4] P. Ozenda, J.-L. Borel, An ecological map of Europe: why and how? C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. III 323 (2000) 983–994.
- [5] M. Gounot, Méthodes d'étude quantitative de la végétation, Masson et Cie, 1969.
- [6] G. Long, Diagnostic phyto-écologique et aménagement du territoire. 1 : Principes généraux et méthodes, Masson et Cie, 1974.
- [7] G. Long, Diagnostic phyto-écologique et aménagement du territoire. 2 : Application du diagnostic phyto-écologique, Masson et Cie, 1975.
- [8] G. Long, Conceptions générales sur la cartographie biogéographique intégrée de la végétation et de son écologie. Tour d'horizon sur l'œuvre cartographique du service de la C.G.V. et du C.E.P.E. du C.N.R.S., Centre d'Etudes Phytosociologiques et Ecologiques, Montpellier, document n° 46, 1968.
- [9] P. Daget, M. Godron, Analyse fréquentielle de l'écologie des espèces dans les communautés. Collection d'Ecologie n° 18, Masson, 1982.
- [10] W. Thuiller, BIOMOD – optimizing predictions of species distributions and projecting potential future shifts under global change, Glob. Change Biol. 9 (2003) 1353–1362.
- [11] V. Badeau, J.-L. Dupouey, C. Cluzeau, J. Drapier, C. Le Bas, Modélisation et cartographie de l'aire climatique potentielle des grandes essences forestières françaises, Rapport final du projet CARBOFOR – Séquestration de carbone dans les grands écosystèmes forestiers de France, Tâche D1, Ecofor, 2004.
- [12] W. Thuiller, S. Lavorel, M.T. Sykes, M.B. Araújo, Using niche based modelling to assess the impact of climate change on tree functional diversity in Europe, Diversity and Distribution 12 (2006) 49–60.
- [13] L. Mucina, E. Van Der Maarel, Twenty years of numerical syntaxonomy, Vegetatio 81 (1989) 1–15.
- [14] A. Lacoste, M. Roux, L'analyse multidimensionnelle en phytosociologie et en écologie. Application à des données de l'étage subalpin des Alpes maritimes, 1. L'analyse des données floristiques, Oecol. Plant. 7 (1) (1972) 353–369.
- [15] A. Lacoste, M. Roux, L'analyse multidimensionnelle en phytosociologie et en écologie. Application à des données de l'étage subalpin des Alpes maritimes, 2. L'analyse des données écologiques et l'analyse globale, Oecol. Plant. 7 (2) (1972) 125–146.
- [16] E. Garbolino, P. De Ruffray, H. Brisse, G. Grandjouan, Relations entre plantes et climats en France : étalonnage de 1874 bio-indicateurs, C. R. Biologies 330 (2007) 159–170.
- [17] J. Braun-Blanquet, Plant sociology. The study of plant communities. Authorized English translation of "Pflanzen-soziologie" (1928), edited by G.D. Fuller and H.S. Conard, University of Chicago III, USA, 1932.
- [18] G. Grandjouan, Une méthode de comparaison statistique entre les relations des plantes et des climats, Thèse d'état : Université Louis Pasteur, Strasbourg, 1982.
- [19] H. Brisse, G. Grandjouan, Etalonnage et classification climatique de 450 plantes en France, Vegetation und Klimat, Tüxen R., 1977, pp. 535–607.
- [20] L. Mucina, J.H.J. Schaminee, J.S. Rodwell, Common data standards for recording relevés in field survey for vegetation classification, Journal of Vegetation Science 11 (2000) 769–772.