

RELATIONS DYNAMIQUES ENTRE LA VÉGÉTATION ET LE SOL SUR ÉBOULIS FROID DANS LES ALPES FRANCAISES MERIDIONALES

DYNAMIC RELATIONS BETWEEN VEGETATION AND SOIL ON COLD SCREE IN SOUTHERN FRENCH ALPS

par Françoise BERTINELLI*, Véronique PETITCOLAS*, Juliette ASTA*,
Lucien RICHARD* & Bernard SOUCHIER*

RESUME - La "Combe obscure" (Drôme), dans le Haut-Diois, à 1500 m d'altitude, en exposition Nord, montre un vaste éboulis glacé en profondeur et à sol superficiel froid ($t^{\circ} < 2^{\circ}\text{C}$ en été). Ce biotope, décrit dans les massifs subalpins des Alpes du Nord et le Jura (Cirques de Saint-Même, de la Plagne, le Creux du Van, etc..) se raréfie en allant vers le sud. Les conditions de milieux très sévères (éboulis mal fixé, sols froids lithocalciques à humus brut très filtrants) éliminent les espèces des forêts climaciques environnantes (hêtraies-sapinières). Des groupements subalpins, pinèdes à pins à crochets, landines à *Empetrum nigrum*, landes à rhododendrons, et de nombreux lichens, colonisent, par contre, ce biotope original. On y rencontre sur un espace réduit, de nombreuses associations végétales et un riche cortège floristique (plus de 180 espèces dont un tiers de lichens).

MOTS-CLES - dynamique, colonisation, éboulis froid, Alpes françaises méridionales, lichens.

SUMMARY - The locality of "Combe obscure" (Drôme), in Haut-Diois, at the altitude of 1500 m, with northerly exposure, presents a vast scree freezed in depth and a cold superficial soil ($t^{\circ} < 2^{\circ}\text{C}$ in summer). This biotope, described in subalpine mountains of North Alps and Jura (Cirque of Saint-Même, of la Plagne, le Creux du Van, etc..) becomes rare southward. The environment's very severe conditions (badly fixed mountain scree, cold lithocalcicous soils with very filtered rough humus) weed out the species of surrounding climacic forests (spruce-beech forests). Newertheless, this original biotope is colonized by *Pinus uncinata* forests, *Empetrum nigrum* heathlands, *Rhododendron* heathlands, and numerous lichens. Also, one can observe on a small area, numerous vegetable associations and a rich floristic cortege (more than 180 species with a third of lichens).

KEY-WORDS - dynamic, cold scree, southern french Alps, lichens.

INTRODUCTION

Des éboulis froids à sous-sol gelé de l'étage montagnard ont été étudiés dans les Alpes Nord-Occidentales sur des ubacs ombragés à enneigement durable (Creux du Van, Cirque de Saint-Même, La Plagne, Tarentaise, La Souloise) (RICHARD J.L., 1966 ; RICHARD L., 1970).

La présence de hautes falaises calcaires les dominant favorise la formation d'éboulis épais, et limite l'ensoleillement grâce à l'ombre portée. Ils sont caractérisés par une circulation complexe de l'air dans des interstices débouchant à deux niveaux altitudinaux différents. Ils offrent des conditions de milieu très sévères au point de vue microclimatique et édaphique et sont colonisés partiellement par des groupements végétaux subalpins qui leur donnent une physionomie typique.

L'éboulis froid de La Combe Obscure a retenu notre attention en raison de sa situation relativement méridionale, dans une zone où ce type de station est rare. Deux études préliminaires ont conduit à la protection du site par arrêté de biotope (FRAPNA, 1991; BERTINELLI et PETITCOLAS, 1992).

Le présent article a pour objectif de préciser les différentes étapes de la colonisation de l'éboulis, c'est à dire la dynamique de la végétation en relation avec celle des sols.

PRESENTATION GENERALE DU SITE ETUDIE

A - Situation géographique et structure lithomorphologique (fig. 1 et 2)

Il s'agit du plus méridional des éboulis calcaires froids étudié dans les Alpes françaises. Il se trouve dans les Alpes externes calcaires méridionales du Haut-Diois, entre le massif du Vercors au Nord et le Dévoluy, au Sud-Est, dans la Haute-Vallée du Buech, au lieu-dit la "Jarjatte", sur le flanc Nord-Ouest de la Montagne de Vachères (2400 m). L'éboulis de la Combe obscure s'étale sur environ 5 ha, au pied d'une falaise calcaire du crétacé (barrémo-bédoulien), entre 1450 et 1550 m d'altitude, et recouvre, sur une épaisseur sans doute importante, la pente forte (30° à 50°) de calcaire marneux hautérvien.

B - Physionomie du site : l'éboulis et son fonctionnement

Cet éboulis présente une zonation nette :

1/ une partie active, constituée de blocs de 30 à 50 cm de diamètre, homogène de haut en bas ;

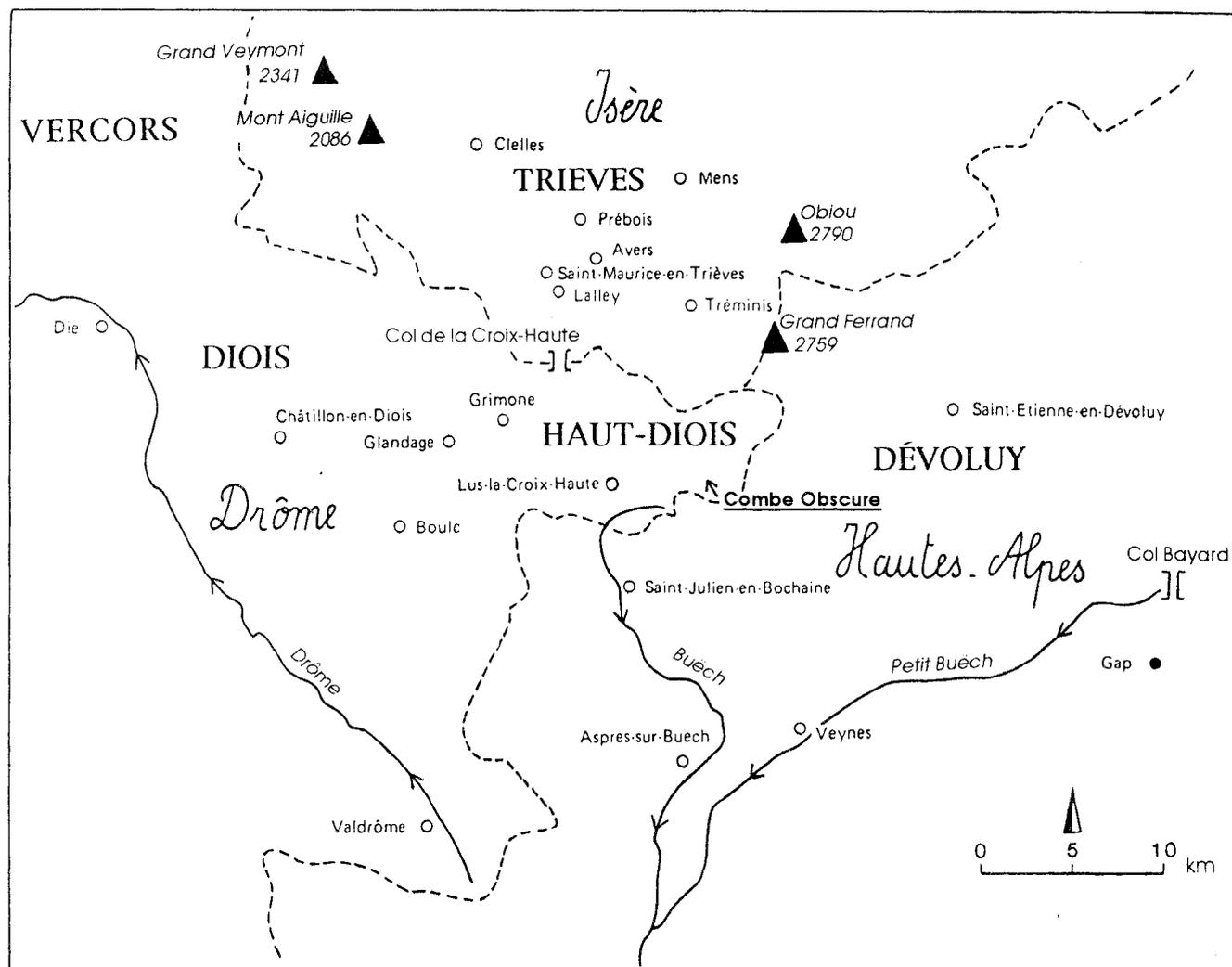


Fig. 1 - Situation géographique du site étudié (d'après BOUVIER, 1980).

2/ un ensemble de parties fixées sur les faces latérales et à la partie inférieure. On y distingue facilement plusieurs ensembles au point de vue physiognomique, floristique et pédologique qui traduisent plusieurs stades d'évolution de l'éboulis, dans lequel s'est installée une circulation d'air froid constituant l'originalité essentielle du site (glacière). LAMBERT (1967) assimile le réseau des vides de pierrier à un tube à vent fonctionnant entre le haut et le bas de l'éboulis, et parcouru par un courant d'air dont le sens s'inverse en fonction du gradient thermique saisonnier (atmosphère interne de l'éboulis ↔ air libre). Dès le printemps l'air emmagasiné dans l'éboulis plus froid que l'air libre, tend à s'accumuler par gravité vers le bas de l'éboulis, provoquant l'aspiration d'air extérieur plus chaud par le haut de l'éboulis, qui se réchauffe donc, tandis que le bas de l'éboulis reste froid. Dès le début de l'hiver, le gradient est inverse, l'éboulis se recharge en air froid extérieur qui rentre par le "bas du tube à vent" tandis que l'air interne relativement plus tempéré s'échappe par le haut. De la glace peut se former vers l'orifice inférieur par congélation des eaux de percolation ou des condensations d'air humide dans le tube (GARTI, 1980). Le résultat de ces échanges d'air est l'apparition dans l'éboulis d'une anomalie négative de température dans la partie basse et positive dans la partie haute.

La zonation climatique qui en résulte entraîne l'apparition d'auroles de groupements végétaux offrant des affinités avec des landes subalpines qui contrastent avec la végétation climacique environnante.

C - La végétation climacique environnante

L'éboulis et ses zones de colonisation sont cernés latéralement par une hêtraie-sapinière (forêt communale de Lus-La-Croix-Haute) sur un talus de calcaires marneux à pentes accentuées (30° à 50°), orientées globalement au Nord-Ouest mais entaillées de loin en loin par des combes plus humides.

Deux types de groupements arborés peuvent être décrits :

1/ la hêtraie-sapinière sur les versants à forte pente de calcaires marneux, à sol brun colluvial à mull très actif. La composition floristique s'apparente aux hêtraies méridionales à *Calamintha grandiflora* dans des zones à grande nébulosité et décrites, dans la Drôme, par BANNES PUYGIRON (1933) ainsi qu'aux hêtraies-sapinières à *Trochiscanthes nodiflorus* (RAMEAU et al., 1993).

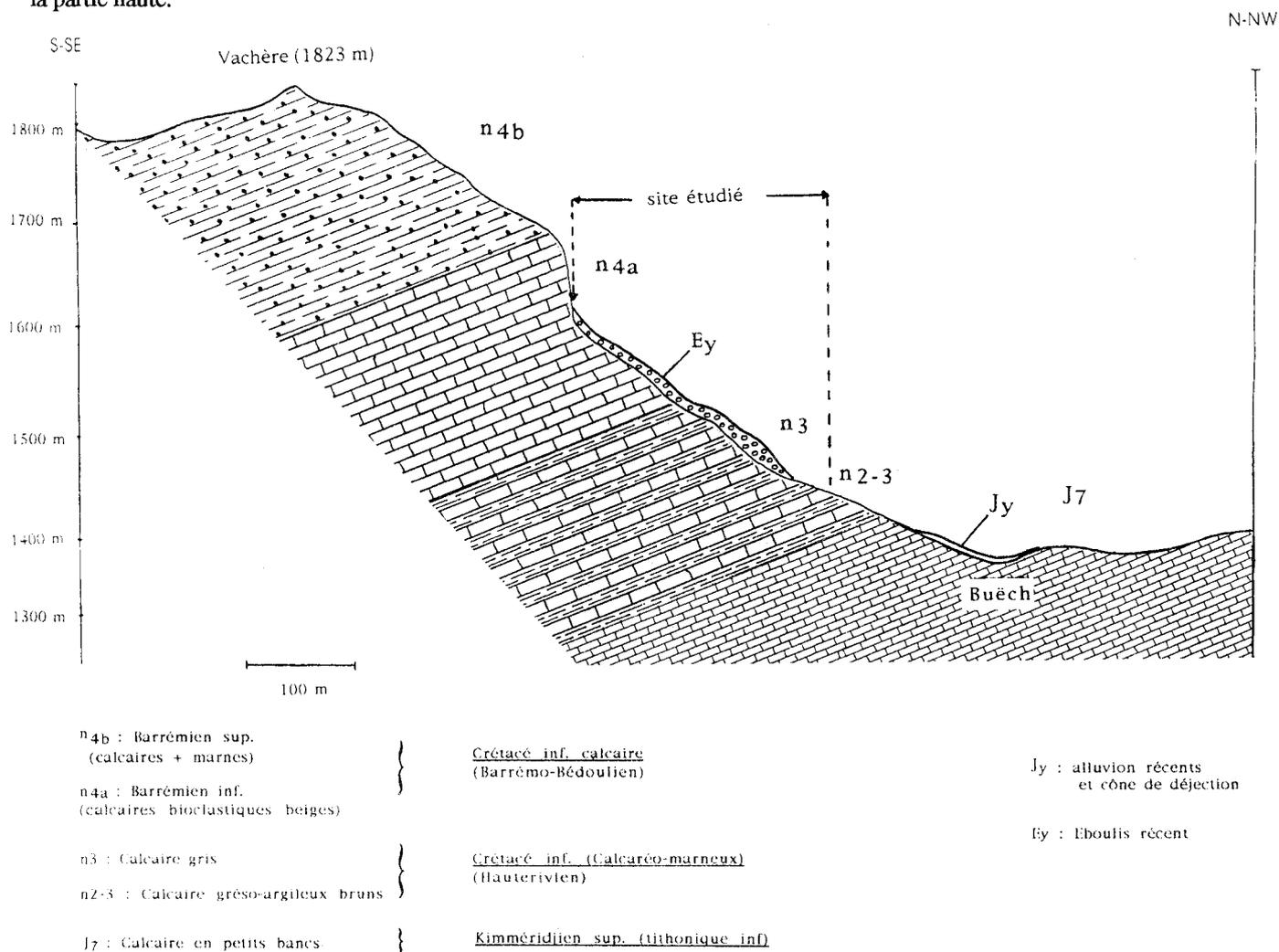


Fig. 2 - Profil topographique et structure lithomorphologique (S-SE/N-NW).

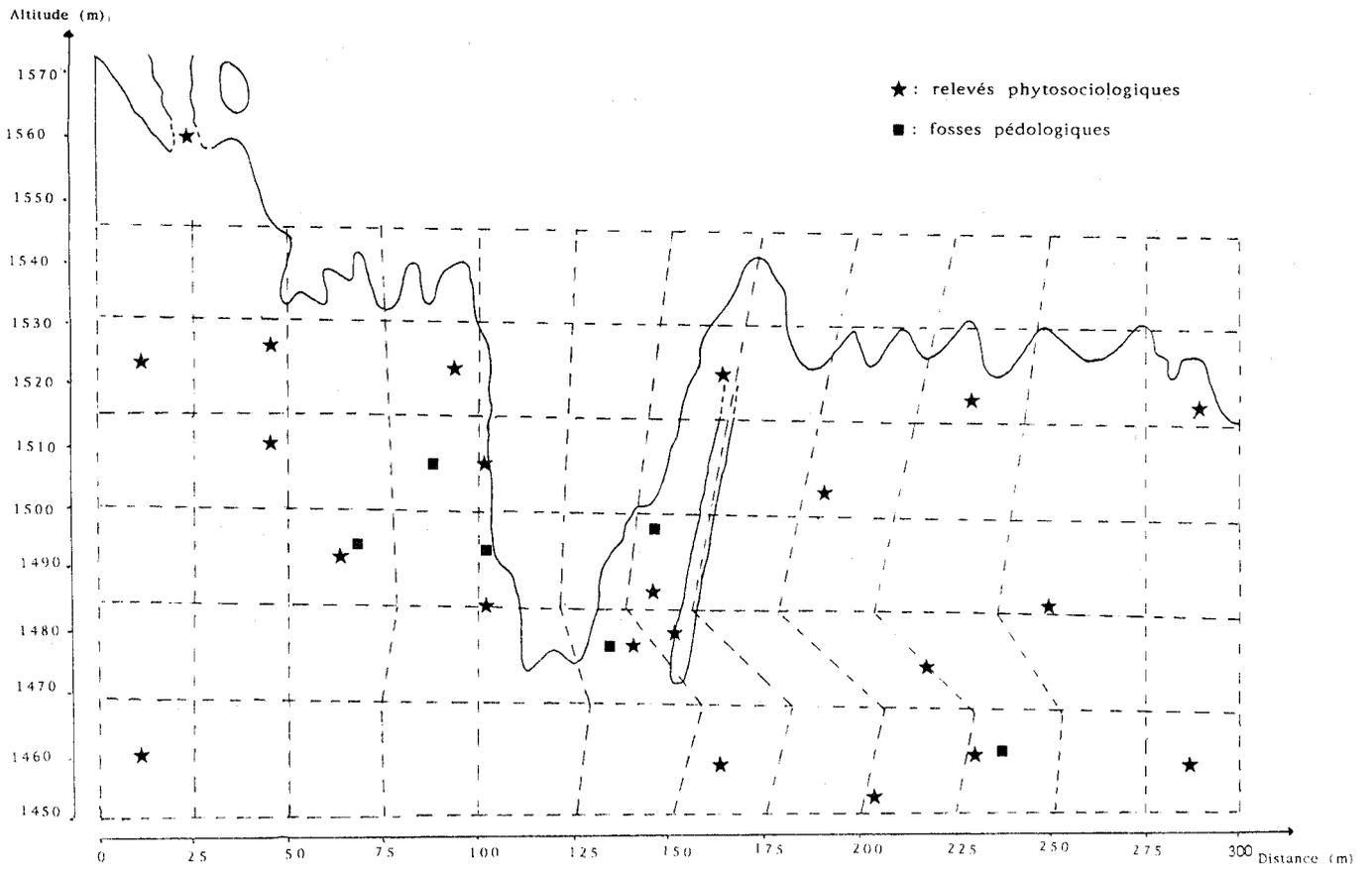


Fig. 3 - Emplacement des relevés floristiques et des fosses pédologiques.

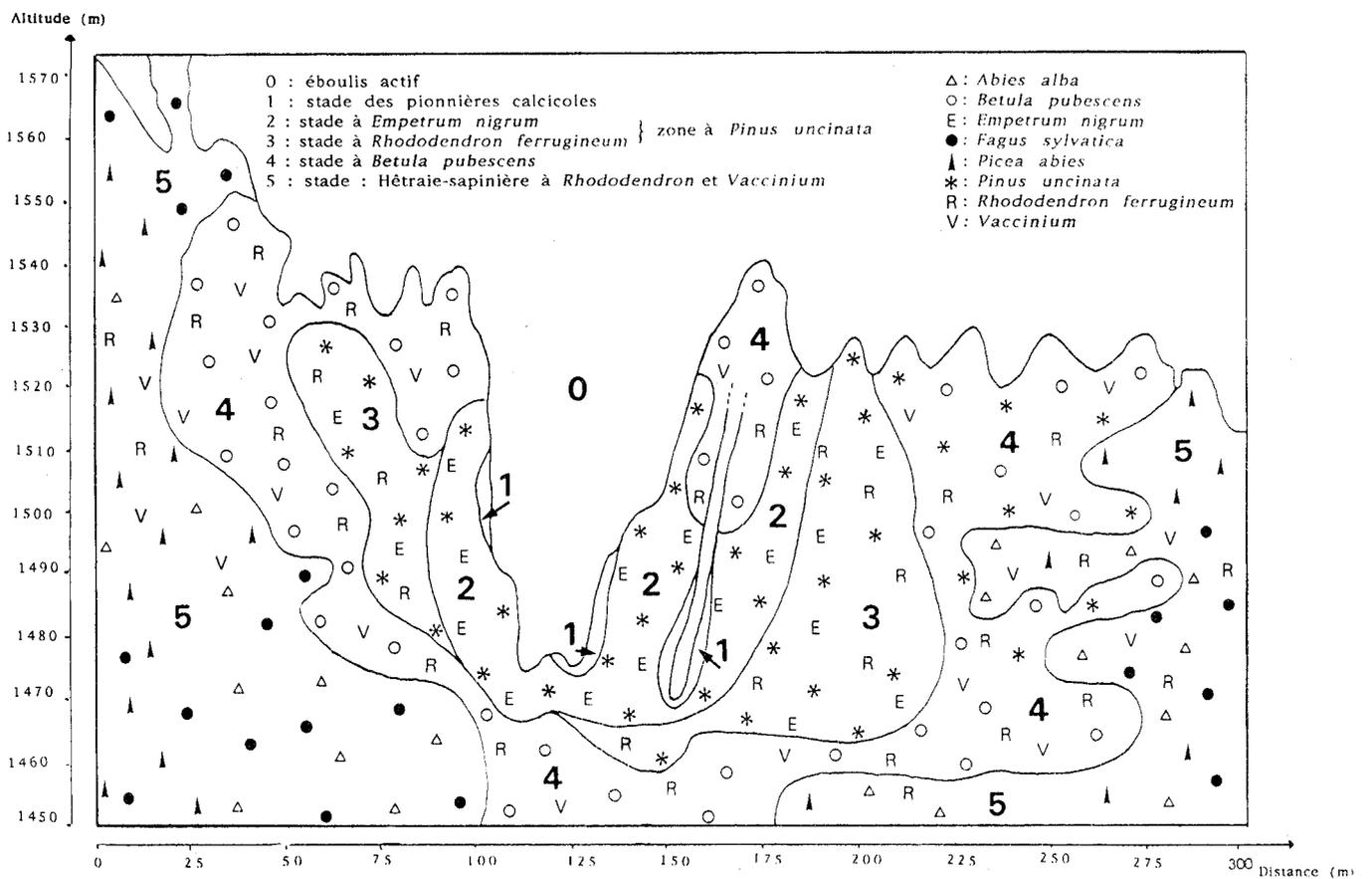


Fig. 4 - Végétation et stades de colonisation du site (vue de dessus).

2/ l'érablaie à fougères dans les combes humides parcourues par des coulées de neige. La mobilité du sol et la reptation du manteau neigeux éliminent le sapin, l'épicéa et partiellement le hêtre. Cette érablaie sur sol colluvial-humifère est à rapprocher du *Lunario-redivivae-Acerion pseudoplatani* Moor 1975 (RAMEAU *et al.*, 1993).

Dans ces groupements méso-hygrophiles à hygrosociophiles, on trouve à la fois des espèces communes des Alpes septentrionales et du Jura (*Dryopteris dilatata*, *Elymus europaeus*, *Sanicula europaea*, *Adenostyles alliariae*,...) et des espèces des Alpes méridionales (*Calamintha grandiflora* et *Asperula taurina*) dont nous soulignons l'abondance. Sur tronc de *Sorbus aria*, ont été observés quelques thalles de *Lobaria pulmonaria*, espèce sciaphile océanique, connue par ailleurs pour sa sensibilité au SO₂ et sans doute située, à sa limite méridionale. Enfin ici, dans la partie inférieure de ce bassin versant, sur des replats à sous-sol riches en gros blocs (anciens dépôts fluvio-glaciaires), la forêt est constituée d'un groupement original : une hêtraie à buis sur un sol brun calcique à mullmoder avec litière épaisse, groupement non identifiable aux hêtraies à buis mésoxérophiles (*Buxo-Fagetum*).

METHODOLOGIE (fig.3)

L'étude du site a porté sur les points suivants :

1/ Les facteurs du milieu : microclimats et sols. Plusieurs fosses pédologiques ont été réalisées, dans les groupements végétaux les plus typiques. Les températures des horizons superficiels (-10 cm) et de quelques points en profondeur ont été repérées.

2/ La reconnaissance des groupements végétaux et la zonation de la végétation ont été effectuées à partir de relevés phytosociologiques. Pour faciliter le repérage cartographique des diverses espèces, un quadrillage a été matérialisé sur le terrain : carreaux d'environ 25 m de côté avec lignes horizontales parallèles aux courbes de niveau. La surface bosselée du sol n'a pas facilité toujours ce carroyage.

3/ La croissance des végétaux ligneux : une étude dendrologique très succincte a été effectuée par carottage à la tarière de Pressler de quelques pins à crochets dominants.

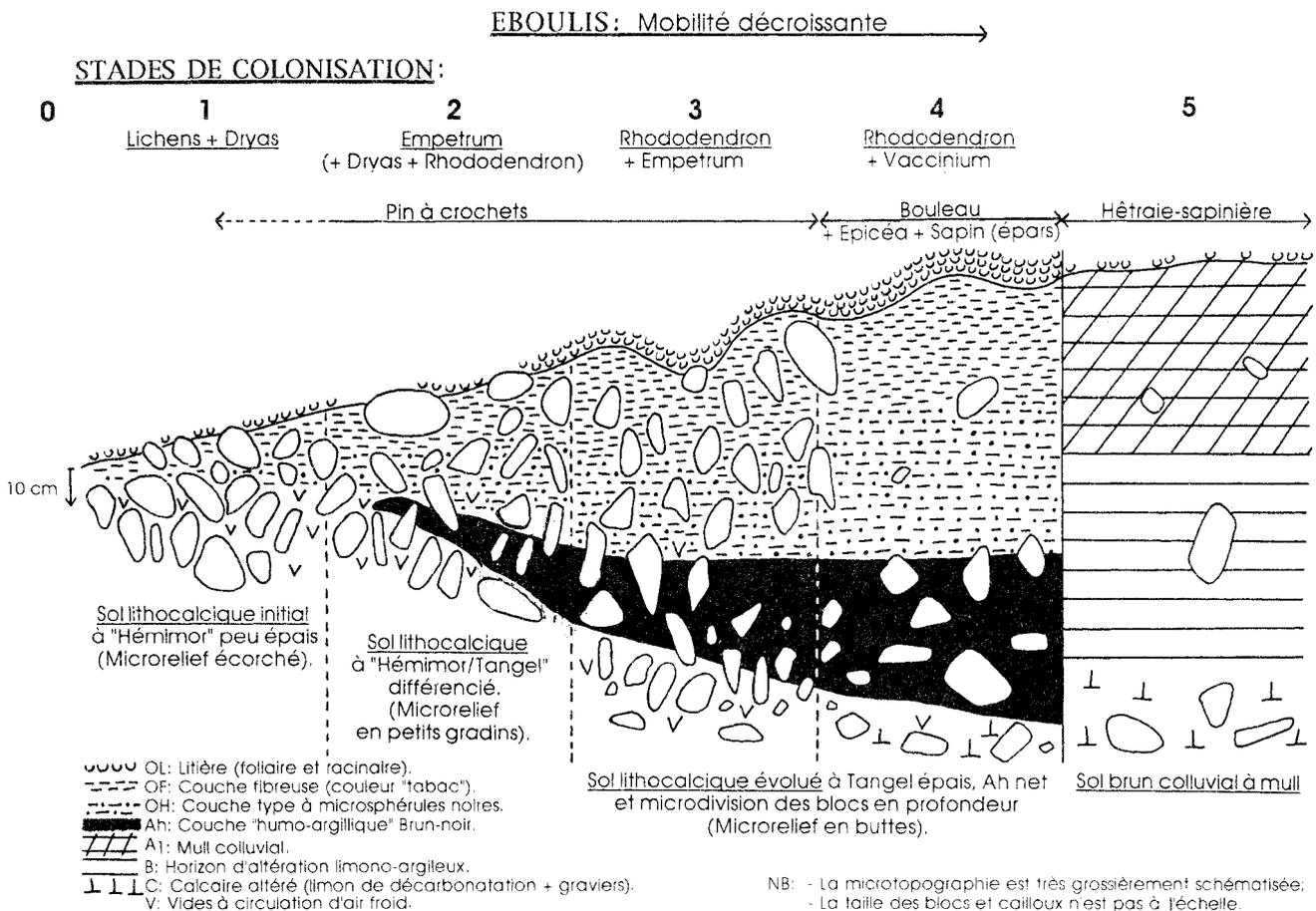


Fig. 5 - Sols et stades de colonisation (séquence schématique en coupe).

TABLEAU I - Tableau synthétique des relevés phytosociologiques effectués dans les stades de colonisation.

	STADES 2-3	STADE 4	STADE 5
STRATE ARBORESCENTE	< 5 %	< 5 %	50 %
Pinus uncinata	+		
Picea abies	+	+	
Betula pubescens		+	
Abies alba		+	2-3
Fagus sylvatica			2-3
Acer pseudoplatanus			+
Sorbus aucuparia			+
Sorbus aria			+
STRATE ARBUSTIVE ET SOUS-ARBUSTIVE	5 à 10 %	25 %	5 %
1. Mésoxérophiles			
Pinus uncinata	+	+	
Rhamnus alpinus	+		
Sorbus chamaemespilus	+		
Sorbus aria	+		
2. Mésophiles à mésohygrophiles montagnardes			
Abies alba	+	+	+
Fagus sylvatica	+	+	+
Sorbus aucuparia	+	+	+
Acer pseudoplatanus			+
Lonicera nigra			+
Rubus idaeus			+
Lonicera alpigena			+
3. Mésohygrophiles de sol à mull			
Rosa alpina	+	+	+
Salix appendiculata	+	+	
4. Mésohygrophiles de moder			
Betula pubescens	+	2	
STRATE CHAMAEPHYTIQUE	40 %	40 %	5 %
1. Acidiphiles des humus bruts, mésophiles			
Empetrum nigrum	2	+	
Rhododendron ferrugineum	1-2	2	1
Vaccinium vitis-idaea	1	1-2	+
Vaccinium uliginosum	+	1-2	+
Vaccinium myrtillus	+	1	
2. Xérophiles à mésoxérophiles à large amplitude écologique (sols rocailloux)			
Juniperus communis	+	+ 1	
Sorbus chamaemespilus	+		
Arctostaphylos alpinus	+		
Arctostaphylos uva-ursi	+		
3. Espèces de rocailles longtemps enneigées			
Salix retusa	1	+	
4. Espèces sciaphiles, mésophiles, de sol profond à grande amplitude			
Lonicera nigra	+		
STRATE HERBACÉE	10 %	< 5 %	10 %
1. Pionnières sur substrat calcaire, neutrophiles, mésophiles à mésoxérophiles			
Dryas octopetala	1		
Saxifraga paniculata	+		
Sedum atratum	+		
Campanula cochleariifolia	+		
Carex sempervirens	+		
Silene vulgaris	+	+	
Alchemilla conjuncta	+	+	
Sesleria coerulea	+	+	
Asplenium viride		+	
Adenostyles alpina			+
Galium glaucum			+
2. Espèces d'humus brut, de litière épaisse, et du moder, mésophiles			
Orthilia secunda	+		
Pritzelago alpina	+		
Pyrola rotundifolia	+		
Huperzia selago		+	
Maianthemum bifolium		+	
Lycopodium annotinum			+
3. Espèces neutrophiles mésophiles			
Gymnocarpium robertianum		+	
Calamintha grandiflora			+

4. Espèces de combes humides, longtemps enneigées ou suintantes			
Saxifraga reticulata			
Saxifraga oppositifolia	+		
Saxifraga aizoides	+		
Pinguicula alpina	+		
5. Espèces neutrophiles, mésophiles à mésohygrophiles sur sols à mull (typiques de l'Aceri-fagion)			
Lilium martagon	+		
Sanicula europaea	+		
Carex digitata	+		
Cardamine heptaphylla			+
Galium odoratum			+
Paris quadrifolia			+
Euphorbia dulcis			+
Aconitum vulparia			+
6. Espèces subacidiphiles (typiques de l'Aceri-fagion)			
Veronia urticifolia		+	
Prenanthes purpurea			+
7. Espèces acidiphiles, mésophiles à plus ou moins large amplitude, sur mull, mull-acide et mor (Abieti -fagion en voie d'acidification)			
Melampyrum silvaticum	+	+	
Luzula sylvatica	+	+	+
Oxalis acetosella		+	+
8. Espèces mésohygrophiles des combes à mégaphorbiaies			
Saxifraga exarata	+		
Saxifraga rotundifolia			+
Aruncus dioicus			+
Heracleum sphondylium			+
9. Espèces mésophiles du moder			
Deschampsia flexuosa		+	+
10. Espèces à très grande amplitude			
Polygonum viviparum	+		
Solidago virgaurea	+		
Convallaria maialis	+	+	
Campanula rotundifolia		+	
STRATE MUSCINALE	25 %	20 %	1 %
	1	2	+
Rhytidiadelphus triquetrus			
Hylocomium splendens	1	2	+
Dicranum scoparium	1	1	+
Tortella tortuosa	1	+	+
Ptilium crista-castrensis	+	+	+
Pleurozium schreberi	1		
Polytrichum alpinum	1		
Rhytidiadelphus loreus	1		
Rhytidiadelphus squarrosus	1		
Hypnum cupressiforme	+		
Ptilium pulcherrimum	+		
Polytrichum formosum	+		
Rhytidium rugosum	+		
Schistidium apocarpum		+	
Abietinella abietina		+	
Barbilophozia lycopodioides		+	
Plagiochila asplenoides		+	+
Eurhynchium praelongum		+	+
Eurhynchium striatum			+
STRATE LICHÉNIQUE	5 %	< 5%	< 5%
	+1		
Cladonia mitis			
Cladonia rangiferina	+1		
Cladonia arbuscula	+1		
Cladonia gracilis	+		
Cladonia pyxidata	+		
Cladonia grayi	+		
Solorina saccata	+		
Cladonia coniocraea	+		
Cetraria islandica	+1	+	
Cladonia chlorophaea	+	+	
Cladonia furcata v.pinnata	+	+	
Cladonia fimbriata	+	+	
Peltigera aphthosa	+	+	
Peltigera leucophlebia	+	+	
Cladonia macroceras	+	+	
Cladonia ochrochlora		+	
Cladonia pocillum			+

RESULTATS (fig.4, 5 et tab.I)

I - La zonation de la végétation et des sols

A partir de l'éboulis non encore fixé, on distingue plusieurs stades de colonisation nettement caractérisés du point de vue physionomique, floristique et pédologique.

0 - Eboulis actif, constitué de blocs de diamètre maximum de 50 cm, ne présente aucune végétation phanérogamique.

1 - Stade des pionnières calcicoles. Le recouvrement végétal y est d'environ 30%. Sur les affleurements calciques, s'installent *Arctostaphylos alpina*, *Dryas octopetala*, *Tortella tortuosa* et dans des microcombes à neige, *Salix reticulata*. Dans les fissures, on trouve *Solorina saccata*, lichen calcicole. Le sol lithocalcique initial à "hémimor" peu épais se caractérise ainsi : sous l'horizon fibreux OF d'épaisseur très irrégulière, l'horizon diagnostic OH se reconnaît à sa structure en microsphérules noires dite "en marc de café".

2 - Stade à *Empetrum nigrum*. La microtopographie de ce stade se caractérise par un faciès en gradins de quelques décimètres de hauteur correspondant à des blocs partiellement enfouis sous l'humus.

Le recouvrement végétal, plus important, constitue des sortes de coussins sur les blocs avec *Empetrum nigrum* et *Sorbus chamaemespilus*. Subsistent encore des espèces pionnières du stade 1 mais *Dryas* régresse, et apparaît ça et là le *Rhododendron*.

La présence abondante de mousses et surtout de lichens caractérise ce stade. Parmi les mousses, se remarquent *Hylocomium splendens*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *R. loreus*, *R. squarrosus*, *Dicranum scoparium*, *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum formosum*, *P. alpinum* etc... Beaucoup de ces espèces sont acidiphiles. La couverture muscinale présente par endroit des recouvrements de près de 50%.

En ce qui concerne la végétation lichénique terricole, on est en présence d'une biomasse exceptionnelle ; sur l'ensemble du site, on a estimé à 0,7 hectares la surface où le recouvrement lichénique dépasse 5% et 0,3 hectares celle où il dépasse 10 %. Dans le stade à *Empetrum nigrum*, prédominent les *Cladonia* (*Cl. arbuscula*, *C. rangiferina*, *C. mitis*, du groupe *Cladina*, mais aussi *C. macroceras*, *C. gracilis*, *C. furcata*, *C. pyxidata*, *C. fimbriata*, etc...) accompagnés de *Cetraria islandica* fréquent, *Peltigera aphthosa*, *P. leucophlebia*, etc. (espèces terricoles acidiphiles). On observe des espèces habituellement abondantes dans l'étage subalpin dans les Alpes : *Peltigera aphthosa*, *Pannaria pezizoides*, *Cladonia mitis*, *Cladonia macroceras* (espèces terricoles) ainsi que des espèces corticoles (*Cetraria sepincola* sur rameaux, *Parmeliopsis ambigua* et *Cetraria pinastri* à la base des troncs) ou encore de nombreuses espèces pouvant apparaître dans le montagnard, mais n'étant particulièrement bien développées, dans les Alpes, que dans l'étage subalpin (*Cladonia* du groupe *Cladina*). C'est un fait très rare que de rencontrer à l'étage montagnard une végétation lichénique aussi luxuriante qu'on n'observe habituellement qu'en haute latitude, sur sol gelé la plus

grande partie de l'année. Dans les Alpes, comme nous l'avons déjà signalé plus haut, on trouve une zone équivalente et même de superficie plus étendue, dans le Dévoluy (GARTI, 1980 ; ASTA, 1980 et 1986).

C'est à ce stade que le sol est le plus froid (présence de glace à - 40 cm). Il s'agit d'un sol lithocalcique à "Hémimor/Tangel" différencié dont l'horizon diagnostic OH à structure en marc de café passe localement à une ébauche d'horizon organo-minéral Ah décrit au stade suivant.

Dans les stades 1 et 2, se remarquent quelques pins à crochets souffreteux et clairsemés de taille généralement inférieure à 2 m. C'est pratiquement la seule essence capable d'accepter de nombreuses contraintes édaphiques (exemple de végétation spécialisée).

3 - Stade à *Rhododendron ferrugineum*. On passe progressivement à un stade de colonisation reconnaissable à l'abondance du *Rhododendron* dont le recouvrement peut atteindre parfois 90%. L'*Empetrum* subsiste encore sur quelques bombements. Lichens et mousses se font plus rares. Les pins de taille plus élevée (jusqu'à 6 m) et bien que plus denses, constituent un groupement bas et encore ouvert. Les troncs, souvent courbés, traduisent l'effet des coulées de neige. Les régénérations sont assez nombreuses. Le sol, moins froid, présente en profondeur un horizon "humo-argillique" brun noir (Ah), diagnostic du sol lithocalcique évolué à Tangel épais.

4 - Stade à *Betula pubescens*. Située à la périphérie de la précédente, elle montre une strate arbustive plus dense; l'importance relative du *Rhododendron* décroît, les espèces pionnières calcicoles disparaissent et les *Vaccinium* (*V. myrtillus*, *V. uliginosum*, *V. vitis-idaea*) deviennent plus abondants. La strate herbacée prend un caractère plus montagnard. Cette zone est bien repérable lors des colorations automnales.

Le sol lithocalcique évolué présente dans les parties supérieures, moins de blocs et, en profondeur, un horizon "humo-argillique" plus épais, et moins humiques.

5 - Hêtraie-sapinière à *Rhododendron* et *Vaccinium*. Ce groupement forme transition étroite avec la hêtraie-sapinière climacique. Quelques *Rhododendron* traduisent encore des affinités subalpines. *Lycopodium annotinum* forme des plages abondantes dans la partie Nord-Nord occidentale du site. *Picea abies*, rare dans le Vercors méridional et le Dévoluy, est ici relativement abondant.

Les lichens terricoles sont très rares, cependant que les lichens corticoles sont abondants et constituent une végétation bien développée dans le montagnard : *Pseudevernia furfuracea*, *Hypogymnia physodes*, *H. tubulosa*, *H. bitteriana*, *Platismatia glauca*, *Letharia divaricata*, *Ochrolechia alboflavescens*, etc...

II- Observations sur la croissance des arbres :

La localisation des arbres sondés à la tarière (pins à crochets, épicéas, hêtres) est indiquée figure 3. Les premiers résultats obtenus amènent deux remarques :

1/ la croissance très lente des arbres présents sur le site (1,5 m pour un épicéa de 120 ans) rappelle celle des arbres de la zone de combat subalpine ;

2/ l'arbre le plus âgé que nous ayons répertorié sur le site a 280 ans. Localisé à la limite des stades 1 et 2, il permet d'envisager l'hypothèse de la colonisation de cette zone à près de 400 ans (compte tenu de la hauteur du carottage).

INTERPRÉTATION ET CONCLUSION

Le site de Combe obscure présente un intérêt évident, comme biotope original et exemplaire d'une flore et d'un peuplement ligneux subalpins en situation dite "abyssale", installés à la faveur d'un éboulis mobile, sous falaise, et exposition Nord-Est.

Dans cette station, les conditions micro- et pédo-climatiques (qu'on pourrait qualifier de "paraglaciaires"), débordent de l'éboulis proprement dit, puisque le cortège subalpin abyssal est associé, dans le versant, à des groupements forestiers montagnards hygrosclérophiles, également remarquables, et constituant, dans leur ensemble, un véritable îlot caractéristique de la zone externe des Alpes du Nord, au cœur du domaine dit "intermédiaire sud".

Après l'analyse statique de la composition des groupements végétaux et des sols, les auteurs mettent l'accent sur l'interprétation dynamique de la végétation associée à l'éboulis, et constituant la mosaïque des différents "stades de colonisation". La diversité des groupements végétaux de l'éboulis est beaucoup plus grande que dans les sites homologues (végétations subalpines abyssales) des Alpes françaises occidentales. Cette grande diversité, et son ordonnance spatiale, témoignent en fait d'une dynamique de colonisation d'un éboulis à blocs et cailloutis, dont il convient de souligner deux particularités essentielles :

1/ En section horizontale l'éboulis présente une convexité relativement forte par rapport à la topographie du versant environnant. Il en résulte des divagations en langues d'épandages de blocs et cailloutis, en bordure latérale de l'éboulis principal, dont les rives ne sont donc pas nettement délimitées, contrairement à ce que l'on peut observer dans la plupart des stations comparables (Cirques de Saint-Même, de la Plagne etc...). La colonisation de ces langues d'éboulis, alimentées par l'amont, peut être ainsi plus tardive, et/ou plus lente que celle de certaines zones de l'éboulis principal, permettant ainsi d'observer différents stades de colonisation végétale et de pédogenèse.

2/ La nature du calcaire crétacé bioclastique induit un mode d'altération relativement favorable à l'observation des stades de la pédogenèse. En effet, malgré une bonne résistance à la gélifraction, ce calcaire libre, au cours de la dissolution apparemment rapide, une fraction silicatée importante, argilolimonense, dont la couleur ocre-beige reste masquée, au moins dans l'éboulis proprement dit, par la matière organique.

Ainsi la stabilisation mécanique d'un volume d'éboulis s'accompagne en profondeur, de la formation progressive d'un horizon humominéral de couleur brun/brun

noir désigné par le sigle "Ah humoargillique" (sans anticiper sur le résultat d'études ultérieures concernant son mode exact de différenciation). Cet horizon caractérise le sol lithocalcique à tangel différencié, plus évolué que ceux observés sur la majorité des karsts subalpins fréquents sur les faciès calcaires durs (Urgonien et Tithonique) (CARATINI, 1987). Cet horizon témoigne d'une stabilisation certaine du profil (stades 3 et 4). Quelquefois, il apparaît, dans certaines portions du site, comme une relique d'un sol enterré sous un faciès de rajeunissement (coulée latérale à blocs et cailloutis), (type stades 1 ou 2).

Ainsi, les différents groupements décrits représentent une filiation des stades de colonisation, eux même déterminés par l'évolution du pédoclimat, à la fois superficiel et profond dans les diverses zones de l'éboulis. On a pu établir en effet, par prises de températures (qui seront ultérieurement poursuivies) que la péjoration du pédoclimat (circulation d'air froid, formation et conservation de glace) est maximale aux stades 2 et 3 (développement d'une couche holorganique fibreuse suffisante puis continue). Ensuite, avec la stabilisation marquée par l'installation de la rhodoraie fermée, le sol (tangel épais et différencié) remplit progressivement les vides jusqu'à des profondeurs supérieures ou égales à 80 cm. Le pédoclimat devient moins extrême ; il se manifeste par la disparition des lichens terricoles et l'installation de ligneux plus "tempérés" comme le sapin et l'épicéa.

Pédogenèse et série progressive de colonisation sont donc étroitement liées. Ce site réunit ainsi, sur quelques hectares seulement, un ensemble très diversifié de conditions édaphiques, microclimatiques, et par suite, de groupements végétaux, avec des espèces végétales originales pour la région. Tout cela est l'indice d'une riche biodiversité qui nécessite d'être plus précisément quantifiée du point de vue cinétique d'évolution et biodynamique des humus (analogies isotopiques)

BIBLIOGRAPHIE

- ASTA, J. 1980 - *Flore et végétation lichéniques des Alpes Nord-Occidentales : écologie, biogéographie, écophysiologie, biodétection de la pollution fluorée*. Thèse Doctorat Etat, Université Grenoble I, 249 p.
- ASTA, J. 1986 - *Flore et végétation lichéniques de la pinède à crochets du Bois du Sappey (Pellafol, Isère)*. *Bull. Féd. Myc. Dauphiné-Savoie*, 101, 9-12.
- * AUGIER, J., 1966 - *Flore des Bryophytes*. Lechevalier, 702 p.
- BANNES PYUGIRON de, 1933 - *Le Valentinois méridional. Esquisse phytosociologique*. Montpellier.
- BERTINELLI, F. et PETITICOLAS, V. 1992 - *Etude du site de Combe Obscure (Drôme). Proposition de mesures de protection (arrêté de biotope)*. Rapport pour le Conseil Général de la Drôme et l'Université Joseph Fourier Grenoble I, 93 p.
- BOUVIER, J.C., 1980 - *La mémoire partagée, Lus-la-Croix-Haute. Le Monde Alpin et Rhodanien*, 3 et 4.
- CARATINI, V., 1987 - *Les sols à accumulation organique des étages montagnard et subalpin humides : reconstitution paléobotanique, paléoclimatique. Fonctionnement actuel*. DEA "Géographie, Ecologie et Aménagement des montagnes". Université de Grenoble I, 66p.

- *CHATENIER, C. 1897 - Esquisse de la flore de Lus-la-Croix-Haute (Drôme). *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 44, CXXXV-CXLVI.
- *CLAUSTRES, G. et LEMOINE, C. 1985 - *Connaître et reconnaître la flore et la végétation des montagnes*. Ouest France, 333 p.
- *CLAUZADE, G. et ROUX, C. 1985 - Likenoj de Okcidenta Europo. *Bull. Soc. Bot. Centre-Ouest*. N° spécial : 7-1985, 893 p.
- *FITTER, R., FITTER, A. et FARRER, A. 1991 - *Guide des Graminées, Carex, Joncs, Fougères*. Delachaux et Niestlé, 256 p.
- *FOURNIER, P. 1946 - *Les quatre Flores de France*. Lechevalier, 1091 p.
- *FRAPNA Drôme, 1991 - *Combe obscure. Proposition d'arrêté préfectoral de conservation de biotope.*, 5p
- GARTI, C. 1980 - *Gorges de la Souloise et contreforts du Massif de l'Obiou. Etude préliminaire à la protection du site*. DDA de l'Isère, 2 tomes.
- *JAHNS, H.M., 1989 - *Guide des Fougères, Mousses et Lichens d'Europe*. Delachaux et Niestlé, 258 p.
- LAMBERT, A., 1967 - La formation de glace dans les conduits karstiques, les roches fissurées et les pierriers. *Revue de Géographie physique et de Géologie dynamique* (2), IX, 4, 321-324.
- *OZENDA, P. et CLAUZADE, G., 1970 - *Les Lichens. Etude biologique et Flore illustrée*. Masson, 801 p.
- PIGEON, V., 1990 - *Catalogue des stations forestières du Pays du Buëch*. ENGREF : Laboratoire de recherche en sciences forestières. "Ecosystèmes forestiers. Ecologie du Paysage", 402 p.
- *PURVIS, O.W., COPPINS, B.J., HAWKSWORTH, D.L., JAMES, P.W. and MOORE, D.M., 1992 - *The Lichen Flora of Great Britain and Ireland*. Natural History Museum Publications with the British Lichen Society, 710 p.
- *RAMEAU, J.C., MANSION, D., DUME, G., LECOINTE, A., TIMBAL, J., DUPONT, P. et KELLER, R., 1993 - *Flore forestière française. Guide écologique illustré. 2. Montagnes*. Institut pour le développement forestier., 2421 p.
- RICHARD, J.L., 1966 - Les forêts naturelles d'épicéa et de pin de montagne du Jura. *Bull. Soc. Neuch. Sc. Nat.*, 89, 101-112.
- RICHARD, L., 1970 - La végétation des zones froides de l'étage montagnard. *Ann. Centre Universitaire Savoie*, 8, 69-80.
- * Ouvrages et articles consultés pour la détermination des espèces.

LISTE DES ESPECES VEGETALES PAR ORDRE ALPHABETIQUE DE GENRE

* Espèces protégées, rares ou menacées du département de la Drôme

**Espèces protégées en région Rhône-Alpes

***Espèces protégées sur l'ensemble du territoire français

Arbres et arbustes

Abies alba Miller
 Acer pseudoplatanus L.
 Betula pubescens Ehrh.
 Corylus avellana L.
 Cotoneaster integerrima Medikus
 Fagus sylvatica L.
 Lonicera alpigena L.
 Lonicera nigra L.
 Picea abies (L.) Karsten (P. excelsa Link)
 Pinus uncinata (DC.) Domin (P. uncinata DC., P. montana Miller subsp. arborea Turbeuf)
 Rhamnus alpinus L.
 Ribes alpinum L.
 Rosa alpina L.
 Rubus idaeus L.
 *Salix appendiculata Villars (S. grandifolia Ser.)
 **Salix glaucosericea B. Fold.
 *Salix hastata L.
 *Salix reticulata L.
 *Salix retusa L.
 Sambucus racemosa L.
 Sorbus aria (L.) Crantz
 Sorbus aucuparia L.
 Sorbus chamaemespilus (L.) Crantz
 Ulmus glabra Hudson (U. scabra Miller)

Chamaephytes

Arctostaphylos alpinus L.
 Arctostaphylos uva ursi L.
 Empetrum nigrum L.
 Juniperus communis L.
 *Rhododendron ferrugineum L.
 Salix retusa L.
 Vaccinium myrtillus L.
 Vaccinium uliginosum L.
 Vaccinium vitis idaea L.

Herbacées

Aconitum. vulparia Reichb, (A. altissimum Miller, A. lycoctonum L. ind. A. pennium (Ser) Gayer)
 Adenostyles alliariae (Gouan) A. Kerner
 Adenostyles alpina (L.) Bluff et Fingerh, (Adenostyles glabra (Miller) DC.)
 Alchemilla conjuncta aggr. (incl. A. conjuncta Bab., etc.)
 Allium narcissiflorum Vill.
 ***Aquilegia alpina L.
 Aruncus dioicus (Walter) Fern (A. sylvestris Kostel)
 ***Asperula taurina L.
 Bupthalmum salicifolium L.

Calamintha grandiflora (L.) Moench. (*Satureia grandiflora* (L.) Scheele)
 Campanula cochlearifolia Lam.
 Campanula rhomboidalis L.
 Campanula rotundifolia L.
 Cardamine heptaphylla (Villars) O. Schultz (*Dentaria heptaphylla* Villars)
 Carex digitata L.
 Carex sempervirens Villars
 ****Clematis alpina* (L.) Miller
 Convallaria majalis L.
 Cotoneaster integerrimus Medikus
 Cotoneaster nebrodensis (Guss.) C.Koch, (*Cotoneaster tomentosa* (Aiton) Lindl.)
 Deschampsia flexuosa (L.) Trin. (*Avenella flexuosa* (L.) Parl.)
 Dryas octopetala L.
 Epilobium alsinifolium Villars
 Euphorbia dulcis L.
 Fragaria vesca L.
 Galium glaucum L. (*Asperula glauca* (L.) Besser)
 Galium mollugo L.
 Galium odoratum (L.) Scop (*Asperula odorata* L.)
 Galium saxatile L. (*G. hircynium* Weigel)
 Gentiana lutea L.
 Goodyera repens (L.) R. Br
 Heracleum sphondylium L. (*H. sphondylium* subsp. australe (Hartman) Ahlfv.)
 Hordelymus europaeus (L.) Harz (*Elymus europaeus* L.)
 Hypericum richeri Villars
 Laserpitium latifolium L.
 Laserpitium nestleri
 Laserpitium siler L.
 Lilium martagon L.
 Luzula sylvatica (Huds.) Gaudin
 Maianthemum bifolium (L.) F. W. Schm.
 Melampyrum sylvaticum L.
 Orthilia secunda (L.) House (*Pyrola secunda* L.)
 Oxalis acetosella L.
 Paris quadrifolia L.
 Pedicularis verticillata L.
 Phyteuma spicatum L.
 Pinguicula alpina L.
 Polygonatum verticillatum (L.) All.
 Polygonum viviparum L.
 ***Potentilla nivalis* Lapeyr.
 Prenanthes purpurea L.
 ****Primula auricula* L.
 Pritzelago alpina (L.) Kuntze (*Hutchinsia alpina* (L.) R. Br.)
 ***Pyrola media* Sw.
 ****Pyrola rotundifolia* L.
 Salix reticulata L.
 Sanicula europaea L.
 Saxifraga aizoides L.
 Saxifraga exarata Villars
 Saxifraga oppositifolia L.
 Saxifraga panniculata Mil. (*S. aizoon* Jacq)
 Saxifraga rotundifolia L.
 Sedum atratum L.
 Senecio nemorensis L. subsp. fuschsii (C.Gmelin) Celak.)
 (*S. ovatus* (P. Gaertner *et al.*) Willd., *S. fuschsii* C. Gmelin),

Sesleria caerulea (L.) Ard (*S. varia* (Jacq) Weltst ex Schultes, *S. albicans* Kit)
 Silene vulgaris (Moench) Garcke (*S. cucubalus* Wibel, *S. inflata* Smith, *S. willdenowii* Sweet)
 Soldanella alpina L.
 Solidago virgaurea L.
 Tofieldia calyculata (L.) Wahlenb.
 Trochiscanthes nodiflora (Vill.) Koch
 Urtica dioica L.
 Veronica urticifolia Jacq. (*V. latifolia* auct)
 Viola biflora L.

Pteridophytes

Asplenium viride Hudson
 Cystopteris fragilis (L.) Bernh.
 ****Cystopteris montana* (Lam.) Desv.
 Dryopteris dilatata (Hoffm.) A. Gray (*Polystichum dilatatum* DC)
 Gymnocarpium dryopteris (L.) Newman (*Dryopteris disjuncta* (Rupr.) C. Morton, *Lastrea dryopteris* (L.) Bory)
 Gymnocarpium robertianum (Hoffm.) Newman (*Dryopteris robertiana* (Hoffm.) C. Chr., *Lastrea robertiana* (Hoffm.) Newman)
 ***Huperzia selago* (L.) Bernh. ex Schank et Mart. (= *Lycopodium selago* L.)
 **Lycopodium annotinum* L.
 Polystichum lonchitis (L.) Roth

Mousses et Hépatiques

Abietinella abietina (Hedw.) Fleisch.
 Barbilophozia lycopodioides (Wallr.) Loeske
 Camptothecium lutescens (Huds.) B. e.
 Ctenidium molluscum (Hedw.) Mitt.
 Dicranella heteromalla (Hedw.) Schimp.
 Dicranum scoparium (Hedw.)
 Eurhynchium praelongum (Hedw.) B. S. G.
 Eurhynchium striatum (Hedw.) Schimp.
 Hylocomium splendens (Hedw.) B. S. G.
 Hypnum cupressiforme L. ap. (Hedw.)
 Leucodon sciuroides (Hedw.) Schwaegr.
 Plagiochila asplenioides (L.) Dum.
 Pleurozium schreberi (Brid.) Mitt.
 Pogonatum urnigerum (Hedw.) P.Beauv.
 Polytricum alpinum (Hedw.)
 Polytricum formosum (Hedw.)
 Ptilium crista-castrensis (Hedw.) De Not.
 Ptilium pulcherrimum (Web.) Vain
 Rhytidiadelphus loreus (Hedw.) Warnst.
 Rhytidiadelphus triquetrus (Hedw.) Warnst.
 Rhytidiadelphus squarrosus (Hedw.) Warnst.
 Schistidium apocarpum (Hedw.) B. S. G. em. Poelt
 Tortula ruralis (Hedw.) Gärtn., Meyer & Scherb.
 Tortella tortuosa (Hedw.) Limpr.

Lichens.

Baeomyces rufus (Huds.) Reben.
 Candelariella vitellina (Ehrht.) Müll. Arg.
 Cetraria islandica (L.) Ach.
 Cetraria pinastri (Scop.) Röhl.

- Cetraria sepincola* (Ehrht) Ach.
Cladonia arbuscula (Wall.) Rabh.
Cladonia bellidiflora (Ach.) Schaer.
Cladonia cenotea (Ach.) Schaer.
Cladonia chlorophea (Floerke) Spreng
Cladonia coniocraea (Floerke) Hav.
Cladonia deformis Hoffm.
Cladonia digitata (Hoffm) Schoer.
Cladonia fimbriata (L.) Fr.
Cladonia floerkeana (Fr.) Sommerf.
Cladonia furcata (Huds) Schrad.
Cladonia furcata var. *pinnata* (Floerke) Vain.
Cladonia gracilis (L.) Willd.
Cladonia grayi Merill.
Cladonia macroceras (Del.) Ahti
Cladonia mitis Sandst.
Cladonia ochrochlora Floerke
Cladonia pocillum (Ach.) Floerke
Cladonia pyxidata (L.) Hoffm.
Cladonia rangiferina (L.) Web.
Cladonia squamosa (Scop.) Hoffm.
Hypogymnia bitteriana (Zahlbr.) Räs.
Hypogymnia physodes (L.) Nyl.
Hypogymnia tubulosa (Schaer.) Hav.
Icmadophila ericetorum (L.) Zahlbr.
Ionaspis epulotica (Ach.) Th. Fr.
Lecanora carpinea (L.) Vain.
Lecanora chlarotera Nyl.
Lepraria latebrarum Ach.
Lobaria pulmonaria (L.) Hoffm.
Letharia divaricata (L.) Hue
Nephroma resupinatum (L.) Ach.
Ochrolechia alboflavescens (Wulf.) Zahlbr.
Pannaria pezizoides (Web.) Trev.
Parmelia saxatilis (L.) Ach.
Parmelia subaurifera Nyl.
Parmeliopsis ambigua (Wulf.) Nyl.
Parmeliopsis hyperopta (Ach.) Arn.
Peltigera aphthosa (L.) Willd.
Peltigera leucophlebia (Nyl.) Gyelnik.
Peltigera malacea (Ach.) Funk.
Peltigera canina (L.) Willd.
Peltigera polydactyla (Neck.) Hoffm.
Pertusaria amara (Ach.) Nyl.
Pertusaria pertusa (L.) Tuck
Phlyctis argena (Ach.) Flot.
Platismatia glauca (L.) Culb. et Culb.
Pseudevernia furfuracea (L.) Zopf.
Solorina saccata (L.) Ach.
Verrucaria calciseda DC.