Université de Franche-Comté - Besançon
Faculté des Sciences et Techniques
Laboratoire de Taxonomie expérimentale
et de Phytosociologie

THÈSE
(rapport provisoire)

LES PHYTOCOENOSES FORESTIÈRES DU JURA NORD-OCCIDENTAL
-
ESSAI DE PHYTOSOCIOLOGIE INTÉGRÉE

par
François GILLET

Août 1986

Université de Franche-Comté - Besançon
Faculté des Sciences et Techniques
Laboratoire de Taxonomie expérimentale
et de Phytosociologie

THÈSE

(rapport provisoire)

LES PHYTOCOENOSES FORESTIÈRES DU JURA NORD-OCCIDENTAL

-

ESSAI DE PHYTOSOCIOLOGIE INTÉGRÉE

par

François GILLET

Août 1986

1 exemplaire 1. Bibliothèque

AVANT - PROPOS

Nous nous faisons un très agréable devoir, en tête de ce mémoire, de présenter nos remerciements à tous ceux et toutes celles qui ont permis à ce travail de voir le jour.

En premier lieu, nous tenons particulièrement à remercier Monsieur le Professeur M. BIDAULT, à qui nous sommes infiniment reconnaissant de nous avoir si généreusement accueilli dans son Laboratoire et d'avoir assuré la direction de nos recherches. Les grandes qualités humaines, scientifiques et pédagogiques de cet homme à la fois rigoureux et généreux, sa grande ouverture d'esprit et la clarté de ses conceptions ont été une providence pour notre maturation scientifique. La confiance avec laquelle, dès le début, il a accueilli notre projet, a été pour nous le meilleur des encouragements.

C'est un grand plaisir de rendre hommage ici au principal inspirateur de notre travail, Monsieur le Professeur J.M. GÉHU, que nous remercions très vivement de nous avoir fait l'honneur, non seulement de participer au jury, mais encore d'avoir consacré de son précieux temps à la lecture de notre manuscrit, en nous prodiguant de fructueux conseils. Nous tenons également à lui témoigner toute notre sympathie et notre reconnaissance pour avoir mis si généreusement à notre disposition l'infrastructure et la très riche documentation scientifique de la Station Internationale de Phytosociologie de Bailleul, dont nous avons pu apprécier les ressources inestimables.

Nous sommes très honoré de l'intérêt que porte à notre travail Monsieur le Professeur J.J. BARKMAN, que nous remercions chaleureusement d'avoir accepté spontanément notre invitation à participer au jury. Qu'il trouve ici l'expression de notre

profonde considération et de notre grande admiration pour son impressionnante oeuvre scientifique, qui constitue pour nous comme pour bien d'autres un modèle édifiant.

Nos plus vifs remerciements vont également à Monsieur le Professeur G. PHILIPPI, dont les compétences bien connues dans le domaine des associations bryophytiques rendent très intéressante sa participation au jury de notre thèse.

Monsieur le Professeur S. BRÜCKERT, qui fut notre maître en matière d'écologie végétale et de pédologie, a bien voulu accepter de juger notre travail. Nous l'en remercions sincèrement et nous espérons qu'il y trouvera quelque intérêt.

Monsieur le Professeur J.C. RAMEAU, grand spécialiste de la végétation forestière, nous a fait l'amitié de relire une partie de notre manuscrit et de s'intéresser à nos recherches. C'est un grand plaisir pour nous de le compter parmi les examinateurs de notre thèse.

Les réflexions méthodologiques développées dans ce mémoire doivent beaucoup aux échanges que nous avons entretenus avec Monsieur B. DE FOUCAULT, brillant théoricien (et praticien !) de la phytosociologie moderne, avec lequel nous nous sommes très vite lié d'amitié. Nous lui sommes très reconnaissant de l'attention avec laquelle il a suivi l'élaboration de notre mémoire, la convergence de nos deux expériences étant pour nous une précieuse source d'encouragement. Nous sommes donc très heureux de le compter parmi les illustres personnalités qui composent notre jury.

Nous tenons également à associer à nos remerciements tous nos amis phytosociologues avec qui nous avons eu de très intéressantes discussions et qui ont eu l'obligeance de relire une partie du manuscrit : MM. P. JULVE (que nous remercions tout particulièrement pour ses nombreux et très utiles remarques, conseils et critiques), P. LHOTE (dont nous avons apprécié les conseils pertinents), G. BAILLY, J.M. ROYER, J.C. VADAM.

Qu'il nous soit permis aussi de manifester notre gratitude à tous ceux qui ont contribué à faciliter notre travail : les botanistes régionaux qui nous ont indiqué des sites intéressants, MM. M. MANGE, C. ANTONY; le personnel du service de Prêt-Inter de la Bibliothèque Universitaire de Besançon, qui n'a pas ménagé ses efforts pour nous faire parvenir des références bibliographiques réputées introuvables !; la sympathique équipe, enseignants, chercheurs, secrétaires et techniciens, du Laboratoire de Taxonomie expérimentale et de Phytosociologie de Besançon. Que tous trouvent ici les marques d'estime et d'amitié que nous leur témoignons.

Enfin, nous n'oublierons pas dans nos remerciements nos parents et amis, et surtout notre compagne, H. COMOY, qui ont su endurer les longues périodes d'isolement que nécessite un tel travail, et dont l'aide et l'encouragement ont constitué un inestimable soutien moral sans lequel ce mémoire n'aurait jamais pu arriver à son terme.

* *
*

INTRODUCTION

Il peut paraître surprenant d'entreprendre aujourd'hui des recherches de longue haleine pour décrire et mieux comprendre l'organisation de la végétation forestière d'une région apparemment bien connue de ce point de vue.

Il est vrai que la *flore* du Jura en général, et du Jura nord-occidental en particulier, a fait l'objet de recherches assidues de la part des anciens botanistes, tels THURMANN, GRENIER, MICHALET, CONTEJEAN, MAGNIN, QUÉLET, HILLIER, et bien d'autres..., dont il faut saluer encore une fois l'oeuvre monumentale même si, pour les scientifiques d'aujourd'hui, ces travaux peuvent paraître bien "primitifs".

Pourtant, avec des moyens très limités mais beaucoup d'intuition, les "géobotanistes" du XIXe siècle jetèrent les bases d'une approche scientifique de la végétation spontanée et de son déterminisme. Néanmoins, si nos connaissances sur la flore jurassienne n'ont guère progressé depuis les travaux de ces pionniers, nous ne saurions nous contenter de leurs géniales mais sommaires ébauches concernant la *végétation* de cette région.

Depuis cette époque, en effet, les méthodes d'étude des biocoenoses n'ont cessé de se diversifier et de se perfectionner, en relation étroite avec le développement des sciences écologiques. En tant que science de la végétation, la *phytosociologie* a, pour sa part, beaucoup profité du grand succès mondial de la "méthode sigmatiste", largement diffusée par BRAUN-BLANQUET et ses élèves.

En ce qui concerne la végétation forestière du Jura nord-occidental, on doit constater que fort peu de travaux phytosociologiques modernes lui ont été consacrés. Nos connaissances actuelles dans ce domaine proviennent surtout d'une extrapolation de modèles décrits dans des régions voisines (Jura suisse, Bourgogne,...) à partir de quelques données locales trop vite généralisées.

Il convenait donc de combler cette lacune, et c'est l'une des motivations de notre travail. Mais notre projet ne devait pas se limiter à une description classique des associations forestières. Plus de dix années d'expérience nous ont conduit progressivement à une réflexion théorique sur les concepts de la phytosociologie sigmatiste. Pour expliquer l'importance de l'objectif théorique à l'origine de notre travail, il est nécessaire de brosser un rapide résumé de l'"ontogenèse" de ce projet.

Pendant notre apprentissage de la floristique phanérogamique et cryptogamique au sein de la Société d'Histoire Naturelle du Pays de Montbéliard, nous fûmes très vite attiré par la phytosociologie. A l'Université de Besançon, notre formation de phytosociologue profita par la suite de l'influence directe de nos maîtres, MM. BIDAULT, ROYER et RAMEAU.

D'abord intéressé par les milieux humides, étangs et tourbières, nous développâmes un goût prononcé pour la végétation des écosystèmes naturels complexes. Notre étude originale sur les buttes à sphaignes des marais de transition du Jura (GILLET 1982a) constitua pour nous une étape décisive : l'intérêt heuristique d'une analyse structurale et dynamique très fine des complexes de végétation nous apparut alors clairement.

Parallèlement, de nombreuses études phytoécologiques fondamentales et appliquées nous permirent de prendre du recul tout en nous incitant à situer notre problématique par rapport à une échelle de perception.

A ce stade, nous étions mûr pour accueillir avec enthousiasme les nouvelles conceptions de la *symphytosociologie*, remarquablement développées et diffusées en France par J.M. GÉHU. Ainsi naquit l'idée d'une thèse sur les sigmassociations du Jura, incluant la végétation muscinale.

Mais très rapidement, nous fûmes confronté à des problèmes méthodologiques incontournables, dont l'origine s'avéra essentiellement conceptuelle. Il manquait un niveau de perception entre l'association (telle que nous la concevions) et la sigmassociation, correspondant à la notion de *phytocoenose*.

Finalement, nous en arrivâmes à restreindre notre sujet d'étude aux phytocoenoses forestières du Jura nord-occidental, en leur appliquant une méthodologie originale qui s'écarte sensiblement de la méthode traditionnelle.

Les objectifs du présent travail sont donc doubles : il s'agit d'abord de mettre au point un modèle conceptuel et méthodologique susceptible de répondre aux exigences de rigueur, de cohérence et de pertinence face aux problèmes théoriques soulevés par l'analyse phytosociologique des végétations complexes; ensuite, nous nous proposerons d'appliquer ces concepts et méthodes à la typologie des phytocoenoses forestières de notre dition.

Concernant ce dernier aspect, il convient de préciser que nous nous intéresserons ici à l'ensemble des forêts caducifoliées semi-naturelles du Jura nord-occidental, à l'exclusion cependant des forêts hygrophiles, riveraines ou marécageuses.

Notre mémoire sera donc structuré en quatre grandes parties :

- la Première Partie, relativement succincte, sera consacrée à des généralités sur le cadre géographique, géomorphologique, géologique, pédologique, climatologique, floristique et phytosociologique de notre dition;

- dans une importante Deuxième Partie, nous développerons les aspects théoriques fondamentaux à partir d'une analyse critique de la méthodologie sigmatiste classique; un nouveau modèle conceptuel sera proposé et appliqué à la mise au point d'une méthodologie adaptée aux objectifs cognitifs poursuivis;

- la Troisième Partie sera consacrée à la description et à une tentative de classification des associations intraforestières de notre dition;

- enfin, la Quatrième Partie traitera de la délimitation, de la typologie et de la classification des phytocoenoses forestières, ainsi que de leur rôle dans la structure et la dynamique des paysages végétaux.

* *
*

Première Partie

GÉNÉRALITÉS

SUR LA RÉGION ÉTUDIÉE

Chapitre Premier

LE CADRE GÉOGRAPHIQUE

RÉSUMÉ

Le Jura nord-occidental est une région composite, formée de zones tabulaires (plateaux calcaires) et de zones plissées (faisceaux), entaillées par de profondes vallées (Doubs, Dessoubre, Loue, Lison). Les éléments caractéristiques de la morphologie karstique y sont bien représentés : combes, reculées, vallées sèches, lapiaz, dolines, etc. La partie ouest de notre dition est constituée, du nord au sud, par les Avant-Monts occidentaux, les faisceaux de Quingey et de Besançon, le plateau de Montrond et le plateau de Vercel-Amancey. Dans la moitié est, on peut voir se succéder parallèlement les collines préjurassiennes du Pays de Montbéliard, le chaînon du Lomont, les plateaux du Lomont et les plateaux et zones plissées de Pierrefontaine.

Le *"Jura nord-occidental"*, qui correspond à la bordure nord-ouest du Jura français, n'est pas une région homogène du point de vue de ses caractères physiographiques. Sur un plan administratif, elle est en quasi-totalité incluse dans le département du Doubs.

Avant d'envisager les particularités structurales et géomorphologiques du territoire étudié, il convient d'abord de le situer dans le contexte géographique général du massif jurassien.

1.1. SITUATION GÉOGRAPHIQUE ET DÉLIMITATION DE LA DITION

La chaîne du Jura forme un vaste croissant arc-bouté entre les Préalpes dauphinoises au sud et la Forêt Noire au nord. Sa face concave est bordée vers l'est par la plaine molassique helvétique, tandis que la dépression bressanne le délimite nettement vers l'ouest.

Son relief est nettement dissymétrique. La partie la plus élevée, la Haute-Chaîne, forme la bordure orientale (Jura interne) du massif. Elle s'abaisse brutalement vers l'est sur la plaine molassique suisse, tandis qu'une succession de plateaux s'étage régulièrement sur son flanc occidental (Jura externe).

Dans le Jura franc-comtois, on distingue ainsi classiquement trois domaines principaux : le Jura interne (Haute-Chaîne plissée), le Jura externe et les zones préjurassiennes. Seules les deux derniers sont représentés dans notre dition.

Le *Jura externe* est une région complexe formée de larges zones tabulaires ou faiblement ondulées, quelquefois faillées, ou *plateaux*, séparées par d'étroites zones disloquées, plissées et faillées, appelées *faisceaux*. Les géographes distinguent classiquement une zone externe des *"premiers plateaux"*, d'altitude comprise essentiellement entre 400 et 700 m, et une zone plus interne des *"deuxièmes plateaux"*, entre 800 et 1000 m en moyenne.

Les *zones préjurassiennes* sont des zones tabulaires ou sub-tabulaires périphériques développées au nord-est de la chaîne. Elles représentent la bordure de la plate-forme stable de l'Europe hercynienne restée en dehors de la tectogenèse alpine (CHAUVE 1975). Les *Avant-Monts* assurent la transition avec les plateaux de Haute-Saône. Les *collines préjurassiennes entre Ognon et Ajoie* constituent l'essentiel du Pays de Montbéliard, au contact du massif Vosgien ("trouée de Belfort") et du Fossé rhénan (Golfe de Montbéliard, Sundgau).

La figure 1 représente schématiquement l'assemblage de ces différentes unités structurales jurassiennes.

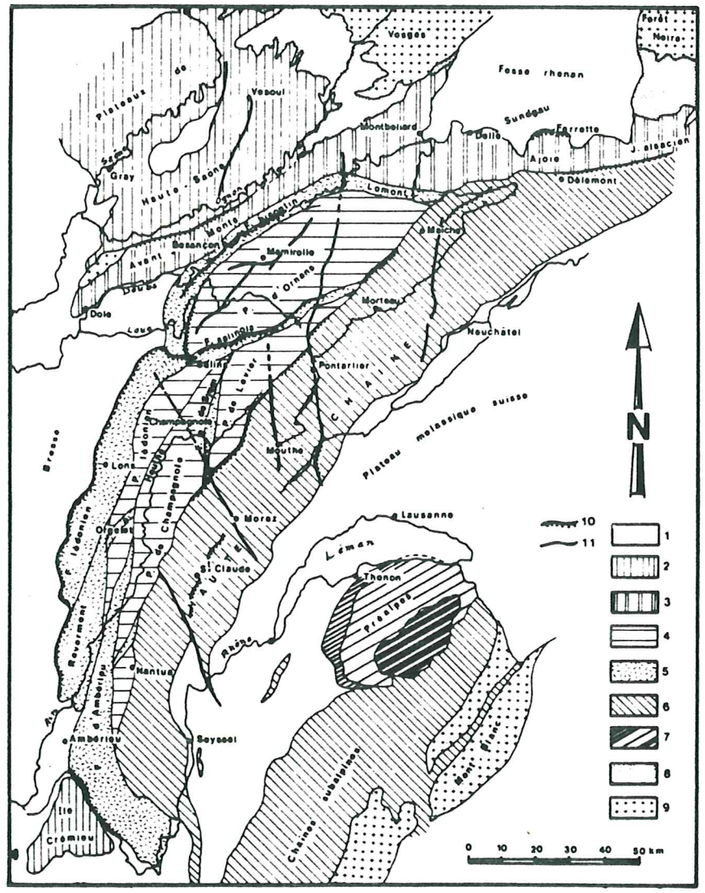


Figure 1 : Les grands ensembles structuraux du Jura (d'après CHAUVE 19~5).
1. Dépressions tertiaires et quaternaires. 2. plateaux de Haute-Saône et Île Crémieu. 3. Avant-Monts et collines préjurassiennes. 4. Plateaux du Jura externe. 5. Faisceaux plissés. 6. Haute-Chaîne et chaines subalpines. ~. Préalpes. 8. Dépressions structurales triasiques. 9. Massifs cristallins. 10. Chevauchements. 11. Failles.

Le territoire de notre dition s'inscrit schématiquement dans un trapézoïde allongé SW-NE et centré sur les "premiers plateaux" dubisiens (figure 2). Il englobe une partie de la zone préjurassienne entre Saint-Vit et Montbéliard, la partie moyenne de la vallée du Doubs et ses affluents, la haute vallée de la Loue et ses affluents, le Faisceau bisontin et le Lomont.

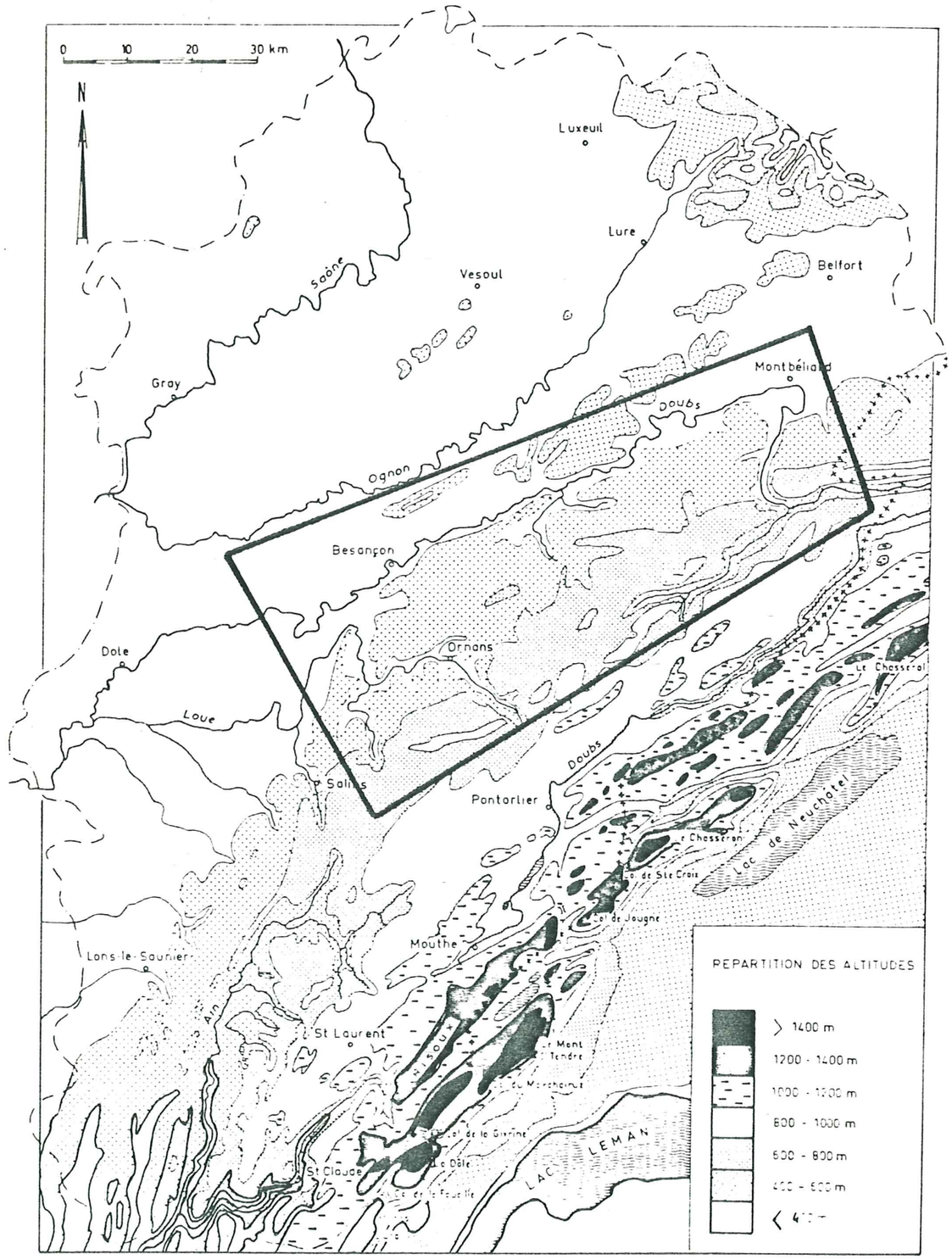


Figure 2 : Situation géographique du territoire étudié (fond de carte d'après CAMPY 1982).

L'altitude est comprise entre 220 et 820 m. Sa limite suit approximativement la vallée de l'Ognon au nord-ouest, la plaine de Bresse à l'ouest, le Faisceau salinois au sud, la frontière suisse à l'est, et la limite du département du Doubs au nord-est.

1.2. ESQUISSE GÉOMORPHOLOGIQUE

La morphologie actuelle du Jura est l'héritage d'une longue évolution paléogéographique. Au Mésozoïque (principalement au Jurassique), le Jura était recouvert par une mer épicontinentale, au fond de laquelle se sont accumulées d'épaisses couches de sédiments essentiellement calcaires ou marneux. Après le retrait de la mer au Crétacé, plusieurs phases tectoniques liées à l'orogenèse alpine vont affecter le Jura externe, qui seront responsables de l'acquisition progressive de sa morphologie structurale. Dès les premières manifestations des mouvements orogéniques, différentes phases d'érosion, sous climat chaud, tempéré ou froid, joueront un rôle déterminant dans l'élaboration de la morphologie jurassienne actuelle.

1.2.1. Les formes caractérisitiques du relief du Jura nord-occidental

La morphologie générale de notre dition résulte de l'agencement de trois éléments principaux : plateaux calcaires, faisceaux et vallées.

Les zones de plateaux correspondent à d'anciennes surfaces structurales d'érosion (pédiplaines) mises en place dès le Cénozoïque, sous un climat semi-aride (DREYFUSS, THEOBALD & THIEBAUT 1962, CELET 1975, CHAUVE 1975).

La *surface d'Ornans*, la plus ancienne, est datée du Miocène inférieur et moyen, tandis que la *surface de Montrond* s'est

développée aux dépens de la première à la fin du Miocène (Pontien), après la phase tectonique paroxysmique responsable de la surrection de la Haute-Chaîne.

Ces deux surfaces d'érosion, tapissées d'argiles résiduelles à chailles, correspondent dans la morphologie actuelle à deux gradins superposés, séparés par un talus de raccordement dont la dénivellation atteint souvent 50 m. La surface d'Ornans s'élève entre 450 et 700 m d'altitude en bordure du Faisceau salinois. La surface de Montrond, qui plafonne à 300-400 m, se développe largement sur les zones préjurassiennes et le Plateau de Montrond en contrebas du plateau d'Ornans (figure 3).

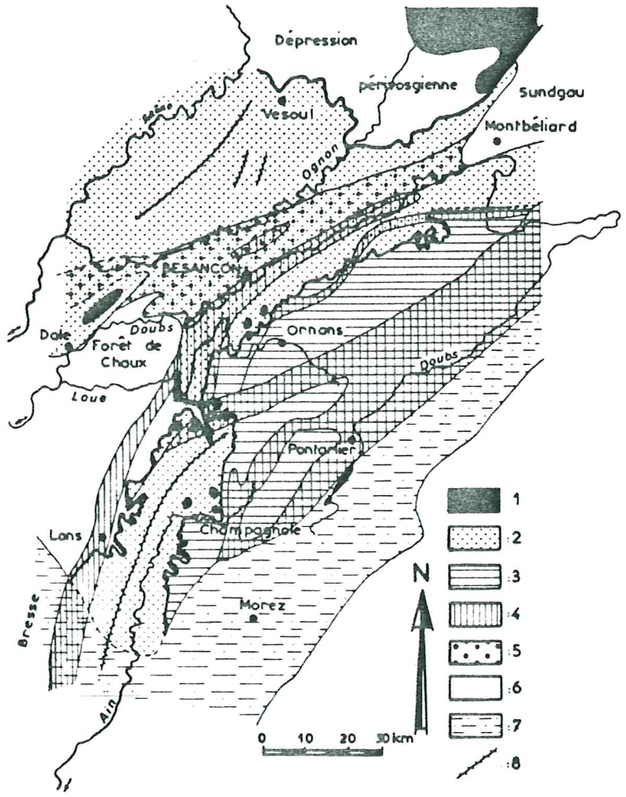


Figure 3 : Schéma d'interprétation géomorphologique du Jura nord-occidental (d'après DREYFUSS, in CHAUVE 1975).
1. Massifs anciens. 2. Surface de Montrond. 3. Surface d'Ornans. 4. Surfaces déformées. 5. Couloir Rhin-Doubs. 6. Dépressions. 7. Parties du Jura recouvertes par la mer miocène. 8. Failles ayant rejoué.

Les plateaux sont brusquement interrompus au niveau des vallées par des corniches calcaires abruptes plus ou moins continues, surmontant un talus marneux garni d'éboulis cryoclastiques (figure 4).

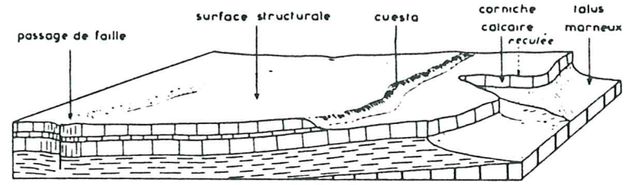


Figure 4 : Relief de plateau (d'après ROSENTHAL 1985).

C'est au niveau des faisceaux que se concentre l'essentiel des plissements et des failles chevauchantes. Ces zones densément tectonisées ont jadis été érodées et aplanies, mais des soulèvements récents expliquent qu'elles apparaissent aujourd'hui en relief par rapport aux plateaux adjacents.

Ces faisceaux montrent des alternances de plis anticlinaux et synclinaux orientés parallèlement à leur axe, et accidentés par des failles parallèles ou transversales.

L'érosion a dégagé à partir de ces structures les formes classiques du "relief jurassien" (figure 5).

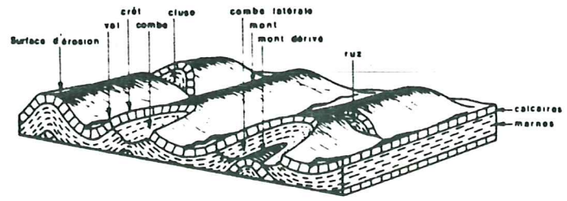


Figure 5 : Relief de faisceau ou "relief jurassien" (d'après CHAUVE 1975).

Les vallées sont relativement peu nombreuses et toujours plus ou moins encaissées au sein des plateaux calcaires et des faisceaux. Si l'on excepte l'Ognon qui est d'origine vosgienne, toutes les autres rivières (Doubs, Loue, Lison, Dessoubre, Barbêche,...) sont typiquement jurassiennes.

Au Pliocène, un large couloir occupé par une rivière alpine, l'Aar-Doubs (ou Rhin-Doubs), reliait le Fossé rhénan et la Bresse, dont les vestiges des anciennes terrasses alluviales siliceuses jalonnent l'actuelle vallée du Doubs à l'aval de Mandeure.

Les glaciations quaternaires ont laissé peu de traces dans la région considérée. Le front morainique externe des glaciers rissiens a toutefois atteint les hautes vallées de la Loue et du Lison, où ses oscillations ont favorisé le développement des reculées (CAMPY 1982).

Les *reculées* sont des gorges assez courtes terminées en amont par un "bout-du-monde", sorte de cirque entouré de falaises calcaires abruptes, à la base desquelles sort une résurgence (source karstique), et qui surplombent des couches marneuses formant talus et favorisant le recul des versants. L'origine des reculées est complexe et fait intervenir des phénomènes tectoniques et surtout l'érosion glaciaire et postglaciaire (érosion karstique, recul de la source,...).

L'évolution récente du réseau hydrographique jurassien a restreint l'importance des rivières aériennes au profit de réseaux souterrains très développés et très complexes. La plus grande partie des précipitations s'enfonçant dans le *karst jurassien*, les rivières n'obtiennent un gros débit que dans les parties basses de leur cours, alimentées par des résurgences (CHAUVE 1975).

L'importance des phénomènes karstiques est attestée par certaines structures morphologiques superficielles très caractéristiques.

Les *lapiaz* (ou lapiez) sont des zones où les bancs calcaires diaclasés émergent de la surface du sol, séparés par un réseau de crevasses (ou lésines) plus ou moins larges et profondes, selon l'intensité des phénomènes de dissolution du calcaire

par les eaux de ruissellement qui s'y infiltrent.

Les *dolines* sont des dépressions décamétriques de forme circulaire ou ovale, fréquentes sur les plateaux calcaires diaclasés ou/et faillés,ainsi que sur les charnières anticlinales. Les dolines dissymétriques sont les plus fréquentes dans les forêts du Jura nord-occidental : le versant exposé au NE entame les bancs rocheux qui affleurent en formant une microfalaise en croissant, tandis que le flanc opposé est moins pentu et recouvert de colluvions hétérogènes. Cette dissymétrie s'explique par une érosion différentielle d'origine microclimatique : l'accumulation de la neige sur le flanc exposé au NE accentue à ce niveau les phénomènes de dissolution du calcaire au moment de la fonte (eau froide agressive). Le fond des dolines est toujours tapissé de matériaux limoneux de remplissage.

Les *vallées sèches*, assez fréquentes dans notre dition, ont la morphologie de petites vallées mais sont quasiment dépourvues d'écoulement superficiel (sauf occasionnellement en période de crue). On admet qu'elles résultent de la succession d'une phase primitive d'érosion subaérienne par un cours d'eau, et d'une phase évoluée d'érosion karstique par dissolution verticale provoquant l'absorption d'abord partielle puis totale de l'eau en profondeur vers le réseau de circulation souterraine (ROSENTHAL 1985).

1.2.2. Les principales unités géomorphologiques

Notre dition peut être découpée en un certain nombre de grandes unités géomorphologiques, schématisées sur la figure 6.

La zone préjurassienne constitue une bande de collines peu élevées (250-450 m) entre les vallées du Doubs et de l'Ognon.

La partie occidentale de cette zone est formée par les Avant-Monts, dans lesquels on peut distinguer des régions basses (l'altitude dépassant rarement 300 m) tabulaires (plateau bisontin) et des régions plus élevées (culminant à 620 m au Fort de Chailluz) mollement plissées (Chailluz, Val de Roulans).

Vers l'est, les collines préjurassiennes du Pays de Montbéliard s'étendent entre le Lomont, le Golfe tertiaire du Sundgau et les plateaux périvosgiens. Le relief de cette région est marqué par un réseau lâche de plis et de failles.

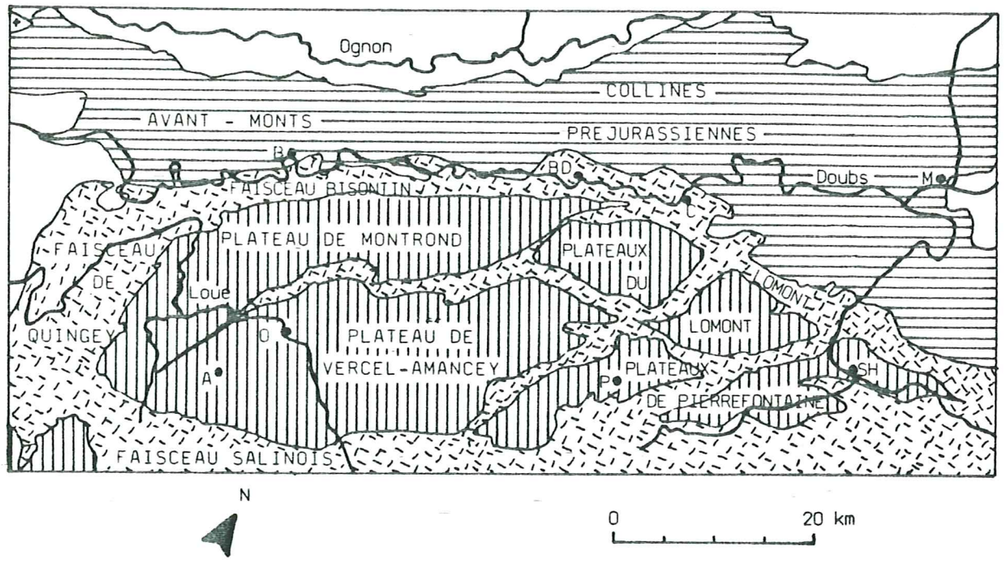


Figure 6 : Les grandes unités géomorphologiques du Jura nord-occidental. En tiretés : faisceaux; en hachures verticales : plateaux; en hachures horizontales : zone préjurassienne; en blanc : dépressions périphériques. A : Amancey; B : Besançon; BD : Baume-les-Dames; C : Clerval; M : Montbéliard; O : Ornans; P : Pierrefontaine-les-Varans; SH : Saint-Hippolyte.

Plus au sud, la bordure du Jura externe consiste en un alignement continu de faisceaux.

Au sud-ouest, le faisceau de Quingey, d'orientation nord-sud, constitue l'extrêmité septentrionale de la région du "Vignoble" qui borde la plaine de Bresse. C'est un carrefour entre la dépression deltaïque de la Forêt de Chaux, le Plateau bisontin, le Faisceau bisontin, le Plateau de Montrond, le Faisceau salinois et le Plateau lédonien.

Il est relayé vers Besançon par le faisceau bisontin, qui forme une bande anticlinale étroite d'orientation SW-NE. L'altitude y dépasse rarement 600 m.

Le faisceau bisontin s'interrompt brusquement à la hauteur de Clerval, où il est relayé par la chaîne plissée du Lomont, qui s'en distingue par son orientation W-E, ses formes plus massives et des altitudes plus élevées (atteignant plus de 800 m).

Les premiers plateaux dubisiens, parfois regroupés sous l'appellation de "plateau d'Ornans" (au sens large), sont des zones tabulaires disséquées par un réseau d'accidents d'orientation SW-NE ou W-E.

Le plateau de Montrond constitue le gradin inférieur, entre le faisceau bisontin et l'accident de Mamirolle. L'altitude est comparable à celle des collines de la zone préjurassienne (350-450 m). La circulation des eaux y est essentiellement karstique, ponctuant la surface de très nombreuses dolines.

Le plateau de Vercel-Amancey constitue une vaste zone tabulaire au sud de la précédente, entre l'accident de Mamirolle et le faisceau salinois. L'ensemble est affecté d'un pendage du SE vers le NW, les altitudes passant de 750 à 550 m.

Plus à l'est, les plateaux sont affectés de nombreux accidents tectoniques qui rendent leur délimitation imprécise. En contrebas de l'axe anticlinal du Lomont, et au NE de l'anticlinal de Buez, les plateaux du Lomont, traversés par l'anticlinal de Laviron, constituent une zone subtabulaire, d'altitude comprise entre 550 et 600 m. Au contact du "plateau" de Maîche (qui appartient au domaine du Jura interne, exclu de notre dition), les plateaux de Pierrefontaine, dont l'altitude moyenne se situe autour de 700 m, sont morcelés par de puissants anticlinaux, et entaillés par de profondes vallées.

Le réseau hydrographique superficiel affecte profondément la morphologie des unités précédemment décrites.

La vallée du Doubs entame les plateaux et les zones plissées de Pierrefontaine, le Lomont et le faisceau bisontin qu'elle longe entre Clerval et Torpes. Elle s'étale plus largement en aval, ainsi que dans le domaine des collines préjuras-

siennes du Pays de Montbéliard entre Pont-de-Roide et Clerval.

La haute vallée de la Loue et son système de reculées entaillent profondément le faisceau salinois (Gorges de Noailles), le plateau de Vercel-Amancey, le plateau de Montrond et le faisceau de Quingey, où elle tend à s'élargir dans les synclinaux tandis qu'elle forme des cluses étroites dans les anticlinaux. La basse vallée de la Loue, en aval d'Arc-et-Senans, s'étale dans la plaine bressanne jurassienne où elle rejoint la basse vallée du Doubs au sud de Dole.

Les autres vallées, de moindre importance, constituent des ramifications des grandes rivières dont elles dépendent, en s'insinuant souvent profondément dans les premiers plateaux dubisiens (vallée du Lison dans le plateau de Montrond, Cusancin et Barbêche dans les plateaux du Lomont, Dessoubre dans les plateaux de Pierrefontaine, etc.).

* *
*

Chapitre Deuxième

GÉOLOGIE - PÉDOLOGIE

RÉSUMÉ

La série stratigraphique du Jura nord-occidental, essentiellement jurassique, est formée de l'alternance d'ensembles lithologiques calcaires (Bajocien, Bathonien, Rauracien, Séquanien, Portlandien,...) pouvant constituer d'imposantes falaises, et marneux (Lias, Oxfordien, Argovien, Séquanien, Kimméridgien,...) dont les affleurements sont toujours déprimés. Mais ce sont les formations superficielles qui constituent pour l'essentiel le support véritable de la pédogenèse : argiles de décarbonatation, limons de plateaux, alluvions anciennes de l'Aar-Doubs, colluvions de pentes et de fonds de vallons, éboulis, groises,... Les forts contrastes édaphiques et géomorphologiques se traduisent par une grande variété de types de sols, depuis les rendzines superficielles jusqu'aux sols lessivés acides profonds.

Le Jura est une région géologique classique qui sert de modèle de référence, non seulement pour la stratigraphie du Jurassique qui lui doit son nom, mais aussi pour de nombreux phénomènes morpho-tectoniques. On ne s'étonnera pas dans ces conditions que la géologie du Jura nord-occidental soit particulièrement bien connue.

En ce qui concerne la pédologie, les recherches sont plus récentes et les documents synthétiques encore rares.

Comme il est hors de propos de résumer l'ensemble des connaissances actuelles sur la géologie et la pédologie du Jura, nous nous limiterons à une présentation succincte des principaux types de roches-mères, de formations superficielles et de sols représentés dans notre dition et susceptibles de conditionner la végétation forestière.

2.1. LE SUBSTRATUM GÉOLOGIQUE

La série stratigraphique du Jura nord-occidental est essentiellement représentée à l'affleurement par les différentes formations sédimentaires du Jurassique (figure 7).

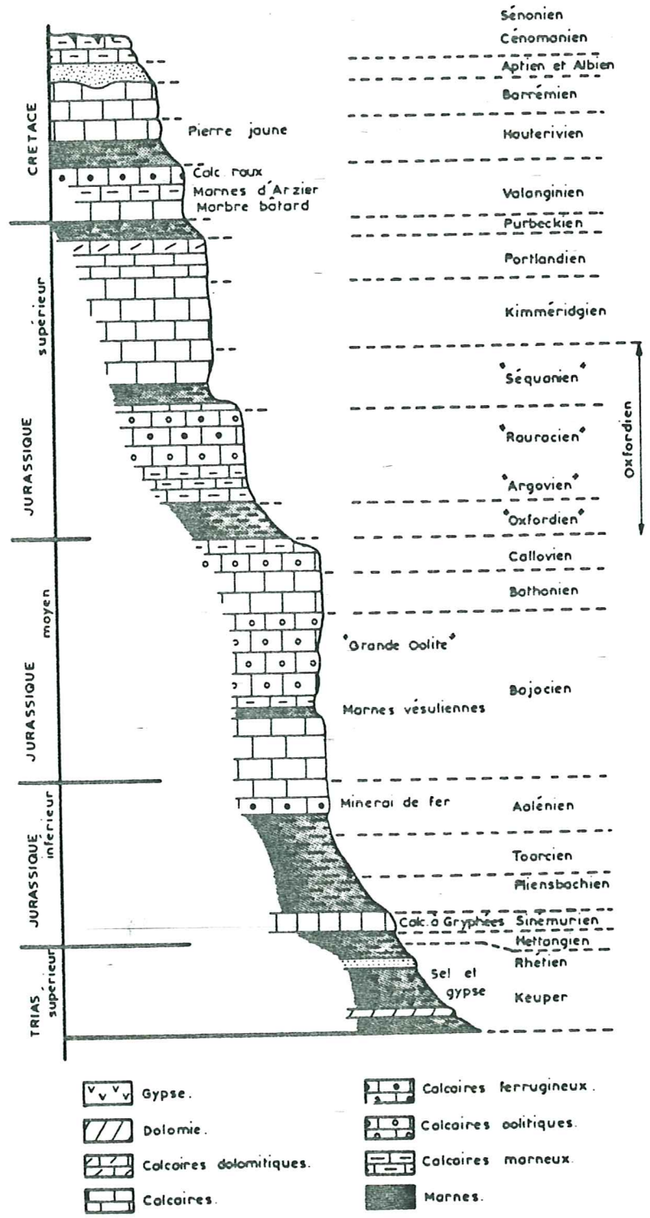


Figure 7 : La série stratigraphique secondaire du Jura (d'après CHAUVE 1975).

L'alternance de grands ensembles lithologiques marneux et calcaires influence fortement le modelé du paysage : les niveaux marneux sont toujours déprimés et forment des "combes" dominées par les masses calcaires qui dessinent des crêts (au niveau des faisceaux) et des corniches (en rebord des plateaux).

Le *Trias* n'affleure qu'exceptionnellement sur les marges de notre dition (faisceau de Quingey, collines préjurassiennes), où il est surtout représenté par les marnes irisées à gypse et dolomie du Keuper supérieur.

Le *Lias* (Jurassique inférieur), essentiellement marneux, affleure dans la bordure NW de la zone préjurassienne (dépressions périphériques) et au coeur des anticlinaux des faisceaux de Quingey et de Besançon. Les dépressions liasiques marneuses (Pliensbachien, Toarcien,...) sont généralement déforestées, mais les affleurements localisés des calcaires noirs à Gryphées du Sinémurien constituent de légers reliefs souvent boisés.

A partir du niveau stratigraphique de l'Aalénien, les faciès marneux sont remplacés par les imposantes formations calcaires du *Dogger* (Jurassique moyen). La lithologie subit d'importantes variations latérales de faciès (figure 8).

L'Aalénien est représenté le plus souvent par des calcaires gréseux et des calcaires à oolithes ferrugineuses de faible épaisseur.

La base du Bajocien est constituée d'épaisses couches de calcaires bioclastiques (calcaires à entroques) dans lesquels s'intercalent des calcaires construits à Polypiers et des calcaires à silex. Le Bajocien supérieur ("Grande Oolithe") constitue une puissante formation de calcaires oolithiques.

La série calcaire du Dogger se poursuit par les calcaires graveleux du Bathonien inférieur, auxquels succèdent les calcaires compacts à sublithographiques du Bathonien moyen et supérieur.

Elle se termine par le Callovien, dont le niveau inférieur correspond au faciès "Dalle Nacrée" (calcaire bioclastique d'épaisseur réduite), lui-même parfois surmonté par un niveau

oolithique ferrugineux (Callovien moyen). Dès le Callovien supérieur, la sédimentation devient marneuse.

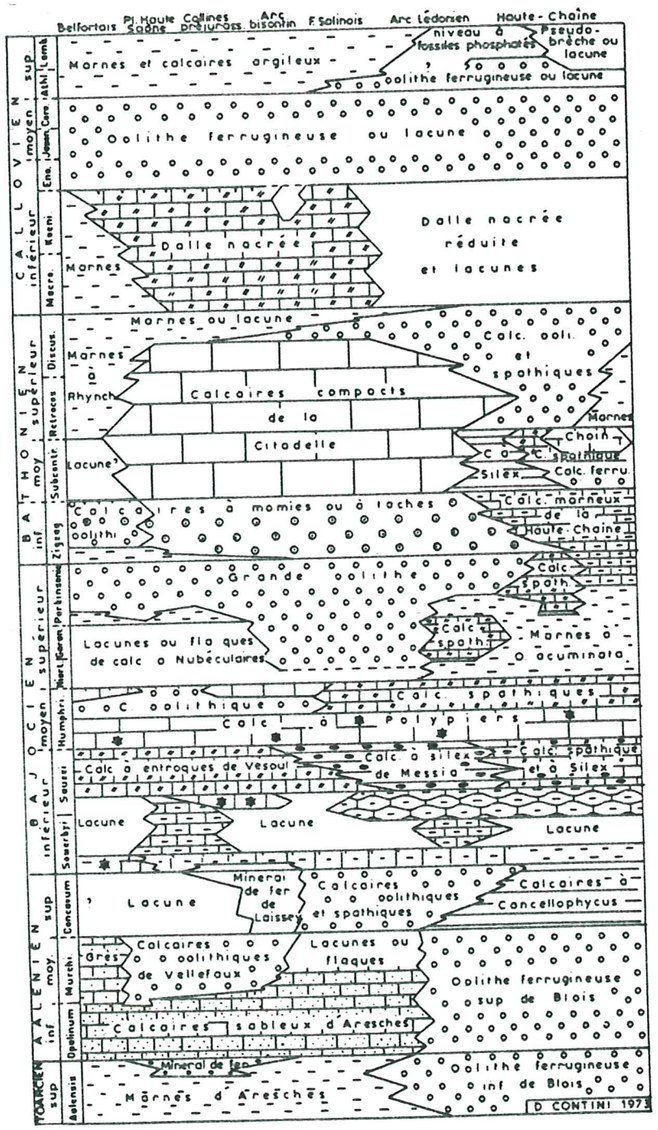


Figure 8 : Les principales unités lithologiques du Dogger du Jura franc-comtois (d'après CONTINI in CHAUVE 1975).

Avec les marnes bleues pyriteuses de l'Oxfordien *sensu stricto* débute le Jurassique supérieur ou *Malm* (figure 9). Cette formation marneuse assez épaisse constitue des dépressions dans le paysage ("combes" oxfordiennes). Elle est surmontée par des "couches à sphérites" formées d'une alternance de lits marneux et de bancs calcaires se débitant en gros nodules. La sédimentation marneuse s'achève avec les calcaires marneux à chailles et débris silicifiés de l'Argovien.

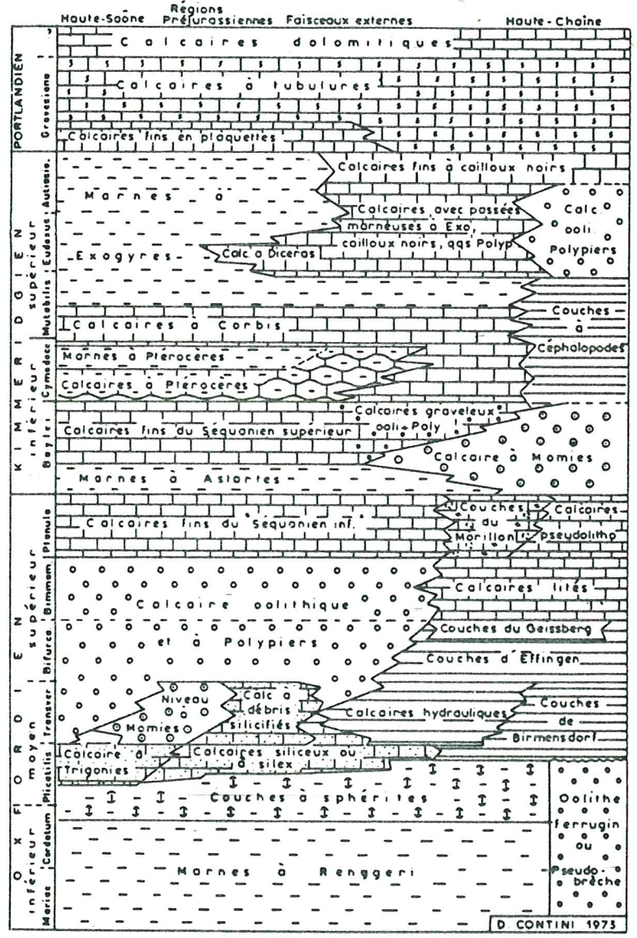


Figure 9 : Les principales unités lithologiques du Malm du Jura franc-comtois (d'après CONTINI in CHAUVE 1975).

La série calcaire du Jurassique supérieur apparaît avec le faciès coralligène du Rauracien, dans lequel alternent des calcaires oolithiques, bioclastiques et à Polypiers. Le Rauracien constitue l'essentiel des corniches des reculées de la vallée de la Loue.

Le faciès Séquanien lui succède, dont le niveau inférieur, à dominante argileuse, est constitué de l'alternance de marno-calcaires, de calcaires fins et de marnes (des faciès crayeux sont développés à l'est de notre dition); la partie supérieure est formée de calcaires micritiques dont les bancs sont fréquemment entrecoupés de minces lits marneux.

Le Kimméridgien *sensu stricto* présente d'importantes variations latérales et horizontales de faciès. A la base, les calcaires et marnocalcaires dominent le plus souvent (surtout vers le SE), tandis que le sommet de l'étage est représenté par les marnes à Exogyres.

Le Jurassique supérieur s'achève avec les calcaires en plaquettes et les calcaires sublithographiques à "tubulures" du Portlandien.

Le *Crétacé* n'affleure pratiquement pas dans notre dition, où les minces couches marneuses et sableuses de l'Albien n'ont pas survécu aux phases d'érosion du Tertiaire.

Les sédiments *tertiaires* ne sont représentés que par des dépôts lacustres ponctuels (conglomérats oligocènes) et les anciennes terrasses alluviales de l'Aar-Doubs (dépôts fluviatiles riches en galets siliceux d'origine vosgienne et alpine).

Les terrains *quaternaires* sont représentés, en dehors des formations superficielles, par quelques moraines rissiennes mal conservées (vallée de la Loue), par des dépôts périglaciaires de "groise" garnissant la plupart des pentes des grandes vallées (éboulis cryoclastiques calibrés mis en place lors de la fonte des glaciers), ainsi que par les alluvions récentes des rivières actuelles.

La répartition des affleurements dans le Jura nord-occidental fait ressortir l'individualité des grandes unités géomorphologiques distinguées précédemment (*cf.* § 1.2.2.).

La zone des Avant-Monts et des collines préjurassiennes se caractérise par une zonation plus ou moins régulière des affleurements du NW (Lias des dépressions périphériques) au SE (Séquanien du "plateau" d'Ecot). Les placages d'alluvions siliceuses pliocènes parsèment les collines le long de l'actuelle vallée du Doubs.

Le flanc des anticlinaux des faisceaux est le plus souvent constitué par des calcaires du Bajocien et du Bathonien.

Ces mêmes calcaires du Jurassique inférieur constituent le sous-sol des extrêmités SW et NE du plateau de Montrond, parsemées de dolines, ainsi que d'une grande partie des plateaux du Lomont. Le secteur central du Plateau de Montrond est occupé par une vaste dépression où affleurent les marnes et marnocalcaires de l'Argovien et de l'Oxfordien. Les calcaires durs du Rauracien sont très généralement recouverts de limons de plateau.

Le sous-sol des plateaux de Vercel-Amancey et de Pierrefontaine est constitué par de vastes affleurements de marnocalcaires séquaniens et kimméridgiens. Les calcaires du Rauracien n'affleurent qu'aux environs des reculées où ils forment de hautes corniches.

Les flancs et le fond des reculées correspond généralement à l'affleurement des marnocalcaires et marnes de la base du Jurassique supérieur (Argovien, Oxfordien, Callovien).

Les vallées encaissées de la partie orientale de notre dition (Dessoubre, Doubs, Barbêche) recoupent les deux séries calcaires du Malm et du Dogger, qui constituent deux niveaux de corniches superposés, surmontant des talus marneux recouverts d'éboulis cryoclastiques.

2.2. LES FORMATIONS SUPERFICIELLES

Contrairement aux régions d'altitude plus élevée situées au SE, notre dition n'a pas subi le "rabottage" par les calottes glaciaires quaternaires. C'est pourquoi les plateaux calcaires dubisiens sont presque partout recouverts d'une couche de maté-

riaux argilo-limoneux d'épaisseur variable.

Les *argiles de décarbonatation* proviennent de la dissolution d'une masse importante de calcaires lors de la période d'érosion intense qui a donné naissance aux surfaces structurales du Miocène (*cf.* § 1.2.1.). Les résidus insolubles (argiles, hydroxydes de fer, quartz,...) se sont ainsi accumulés sur place à la surface des bancs calcaires. Ces argiles de décarbonatation ont ensuite subi des remaniements plus ou moins importants (érosion, transport, accumulation,...) et ont connu plusieurs pédogénèses successives, sous des climats très différents. Pendant les périodes chaudes semi-arides, leur rubéfaction a donné naissance à des paléosols connus sous les noms de *terra fusca* et *terra rossa*.

Ces argiles de décarbonatation sont très fréquemment recouvertes d'une couche de *limons de plateaux*, dont l'épaisseur peut dépasser le mètre. L'origine de ces formations meubles constituées de dépôts argilo-siliceux très fins, brun jaunâtre, est encore controversée. Pour certains auteurs, ces limons auraient une origine éolienne quaternaire.

Toutefois, l'hypothèse la plus plausible est celle d'une origine commune des argiles et des limons : le matériau résiduel originel aurait subi une évolution pédologique avec lessivage des argiles, provoquant leur accumulation dans les horizons profonds (argiles de décarbonatation), tandis que dans les horizons supérieurs n'aurait subsisté qu'une fraction limoneuse et sableuse (limons de plateau). Les limons superficiels ont pu par la suite être éliminés par l'érosion (profils "tronqués"), ou se mélanger aux argiles sous-jacentes, sous l'effet de phénomènes de solifluxion et de cryoturbation pendant les périodes froides du Quaternaire.

A l'origine, la composition chimique, la texture et l'épaisseur des formations argilo-limoneuses superficielles dépend de la nature de la roche-mère à partir de laquelle elles se sont constituées. Mais elles ont pu subir depuis leur mise en place au Tertiaire d'importants remaniements (solifluxion,...). C'est ainsi que les *argiles et limons à chailles* (renfermant des débris siliceux centimétriques), qui proviennent en majeure partie du démantèlement des marnocalcaires argoviens,

tapissent aujourd'hui une grande partie des anciennes surfaces structurales d'Ornans et de Montrond, où elles recouvrent des terrains très variés, et où elles ont pu s'accumuler dans les dépressions des surfaces déformées.

D'anciennes terrasses alluviales (principalement d'âge Pliocène), aujourd'hui disloquées, forment des placages parfois étendus sur les collines de la zone préjurassienne (couloir de l'Aar-Doubs).

Les pentes des vallées et des faisceaux sont fréquemment recouverts de formations détritiques superficielles, les *colluvions*. Ces matériaux de granulométrie très variable proviennent du démantèlement du substratum de la pente, dont les éléments composites (blocs rocheux, cailloux, graviers, sables, limons, argiles) sont mélangés à des limons et argiles arrachés des plateaux.

Les colluvions les plus fines s'accumulent en bas de pente et dans les fonds de vallons, où elles peuvent se mêler plus ou moins à des alluvions récentes. Le fond des vallées sèches est recouvert de formations limoneuses argilo-calcaires parfois épaisses d'origine complexe, colluviale et alluviale.

Les colluvions les plus grossières constituent des éboulis plus ou moins mobiles à la base des falaises calcaires. L'ablation de la corniche sous l'action du gel et du dégel est favorisée par les propriétés mécaniques du soubassement marneux.

A côté de ces formations de solifluxion d'origine récente, on peut distinguer les dépôts cryoclastiques périglaciaires ou *groises* : ces dépôts, particulièrement développés sur les versants exposés au nord, sont composés d'éléments calcaires anguleux centimétriques enrobés dans une matrice argileuse plus ou moins importante. Ces éboulis fins calibrés résultent de la désagrégation et de l'émiettement de blocs calcaires durs sous l'action du gel durant la période sèche et froide finiwürmienne (CELET 1975).

2.3. DONNÉES PÉDOLOGIQUES SUCCINCTES

De nombreux travaux ont été consacrés à la pédologie des forêts du Jura nord-occidental (GAIFFE 1972 & 1976, PRENEY 1978, RAMEAU *et al.* 1980, ABRAMATIC 1980, SCHELLE 1980, VINIT 1984, DUBURGUET & GILLET 1986, etc.), qui font tous ressortir une grande diversité de types de sols. Nous nous limiterons ici à quelques généralités et à un aperçu synthétique.

Tout d'abord, il faut remarquer que, malgré le substratum géologique essentiellement calcaire, ce sont généralement les formations superficielles qui constituent le support véritable de la pédogénèse.

Parmi les facteurs déterminants de différenciation, citons l'épaisseur et la nature de ces dépôts superficiels, la composition chimique et le degré d'altérabilité des calcaires, et les conditions topographiques stationnelles.

Parmi les processus pédogénétiques fondamentaux, les phénomènes de décarbonatation et de brunification jouent un rôle déterminant. Le lessivage concerne surtout les sols limoneux des plateaux.

Les affleurements rocheux (corniches en bordure de plateau, crêts des anticlinaux, lapiaz,...) sont le domaine des sols calcimagnésiques superficiels (rendzine brunifiée d'érosion, sol lithocalcique,...). Une mince couche d'argiles de décarbonatation permet l'installation de sols bruns calciques ou de sols bruns eutrophes "à pellicule calcaire"; ces sols relativement superficiels se rencontrent fréquemment sur les pentes faibles à dalles calcaires conformes.

Sur les plateaux, les types de sols se différencient surtout selon l'épaisseur des argiles de décarbonatation et des limons. On y observe une mosaïque de sols bruns eutrophes, de sols bruns mésotrophes et de sols bruns lessivés. Les sols bruns acides et sols lessivés acides sont rares et se localisent sur les affleurements de limons à chailles en position sommitale.

Les fonds de dolines correspondent à des sols bruns limoneux profonds et faiblement lessivés.

Les pentes moyennes à fortes garnies de colluvions ou d'éboulis cryoclastiques entretiennent différents types de sols calcimagnésiques (rendzine colluviale, sol brun colluvial calcaire ou calcique, sol humo-calcaire, sol humo-calcique,...).

Dans les fonds de vallons garnis de colluvions limono-argileuses calcaires, se développent des sols bruns calcaires ou eutrophes colluviaux profonds.

Les affleurements marneux sont caractérisés par des sols bruns calcaires sur les pentes, et par des sols marmorisés à gley (ou des pélosols à pseudogley) dans les dépressions mal drainées.

* *
*

Chapitre Troisième

CLIMATOLOGIE SOMMAIRE

RÉSUMÉ

Dans son ensemble, le macroclimat du Jura nord-occidental présente un caractère à la fois subatlantique (prédominance des vents du SW, abondance et distribution régulière des précipitations) et subcontinental (forts contrastes thermiques, influence du vent du NE ou "bise"). Des différences climatiques sensibles sont enregistrées entre la partie ouest (précipitations relativement plus abondantes, températures moyennes plus élevées) et la partie est (hivers rigoureux, enneigement plus important, fréquence de la bise) de notre dition, qui se situe par ailleurs à la charnière entre les domaines collinéen et montagnard (gradient altitudinal NW-SE). Les forts contrastes physiographiques sont responsables d'une grande variété de mésoclimats stationnels.

Les caractéristiques du climat régional ont été maintes fois abordées, de façon plus ou moins approfondie (MAGNIN 1893, POTTIER-ALAPETITE 1942, TRONCHET 1955, BAILLAUD *et al.* 1957, PRENEY 1978, BOURGEOIS 1979, etc.). Toutefois on se heurte au problème de l'hétérogénéité des données disponibles, qui rend les comparaisons et les synthèses difficiles.

Le *macroclimat*, à l'échelle du Jura nord-occidental, est classiquement décrit à partir des données très complètes de la station météorologique de Besançon. Pourtant, la situation très particulière de cette localité fait qu'elle ne saurait rendre compte de la multiplicité des climats locaux, qui dépendent non seulement de l'altitude, mais aussi pour une part importante de la configuration topographique (vallées, faisceaux, plateaux, etc.). La distinction entre *macroclimat* (échelle d'une petite région naturelle) et *mésoclimat* (échelle d'une localité ou d'une station forestière par exemple) est difficile à cerner dans notre dition, où les contrastes physiographiques sont considérables.

Tout en résumant les caractères généraux du climat régional, nous nous efforcerons de cerner de façon synthétique les particularités macroclimatiques des différentes sous-unités géographiques.

Le climat du Jura nord-occidental dans son ensemble est un climat tempéré, caractérisé par deux saisons thermiques bien nettes (l'été et l'hiver), séparées par des saisons intermédiaires présentant des variations importantes d'une année à l'autre. L'originalité du climat comtois tient à son caractère fondamentalement intermédiaire, puisque soumis à la double influence atlantique et continentale.

L'influence océanique se traduit par la prédominance des vents du SW, chauds et humides, qui apportent l'essentiel des précipitations. Celles-ci sont très abondantes, puisqu'elles dépassent partout 1000 mm par an. Le régime pluviométrique est également de type océanique, avec une distribution moyenne régulière tout au long de l'année, bien que les fluctuations annuelles soient parfois considérables. On enregistre cependant en moyenne un léger maximum de pluviosité en automne. Le nombre moyen des jours de pluie, de grêle ou de neige varie entre 160 et 190, soit à peu près un jour sur deux.

La tendance continentale est très nette en ce qui concerne les fortes variations de température : l'amplitude thermique annuelle (différence entre les températures moyennes du mois le plus chaud et du mois le plus froid) dépasse 17°C; l'écart entre les mimima et maxima absolus est encore plus significatif, puisqu'il atteint et dépasse 50°C. Malgré l'abondance des précipitations, la durée d'insolation moyenne annuelle atteint 1900 heures, et l'hygrométrie moyenne annuelle reste modérée (77% à Besançon). Le vent du NE, froid et sec, est en grande partie

responsable de cette composante continentale du climat dubisien.

En définitive, le régime pluviométrique rapproche le climat de notre dition des climats atlantiques, tandis que le régime thermique (étés chauds, hivers rigoureux et relativement secs, forts écarts thermiques nycthéméraux,...) se rapporte davantage au climat continental. L'effet de l'altitude ne fait qu'accentuer ce caractère continental, surtout en hiver.

La température moyenne annuelle est sous la dépendance du double gradient altitudinal (planitiaire à montagnard) et longitudinal (atlantique à continental).

Dans les régions basses occidentales (Vignoble de Quingey, plateau de Besançon, vallée du Doubs jusqu'à Baume les Dames), elle varie de 10 à 11°C. Elle s'abaisse d'environ un degré Celsius dans le Pays de Montbéliard (moyenne de 9 à 10°C dans les collines préjurassiennes et la vallée du Doubs jusqu'à Saint-Hippolyte).

Le plateau de Montrond et la haute vallée de la Loue connaissent une température annuelle moyenne comparable, entre 9 et 10°C, tandis que les plateaux de Vercel-Amancey et de Pierrefontaine, d'altitude plus élevée, voient cette moyenne se rapprocher de 8°C.

La distribution des précipitations ne se calque pas tout à fait sur celle des températures (figure 10). Les courbes isohyètes suivent approximativement les courbes de niveau et paraissent donc fortement corrélées avec l'altitude. La pluviosité augmente toutefois plus rapidement au niveau des reliefs de la bordure occidentale du Jura externe (faisceau de Quingey et partie ouest du faisceau bisontin).

Dans la zone préjurassienne et la vallée du Doubs, entre Besançon et Montbéliard, la pluviosité moyenne annuelle reste comprise entre 1000 et 1100 mm. Sur le plateau de Montrond, la chaîne et les plateaux du Lomont, elle oscille entre 1100 et 1200 mm. Sur les plateaux de Vercel-Amancey et de Pierrefontaine, elle dépasse 1200 mm et peut même atteindre 1500 mm (Epenoy) au voisinage du faisceau salinois.

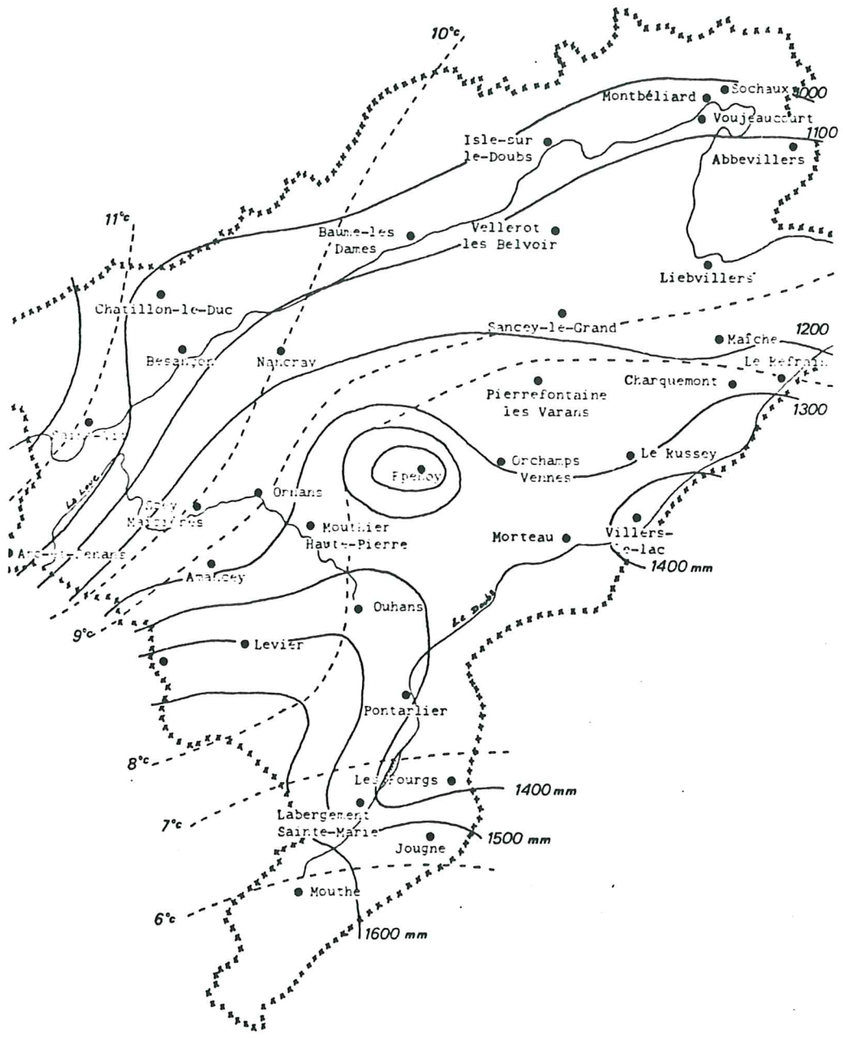


Figure 10 : Courbes isothermes et isohyètes du département du Doubs pour la période 1946-1975 (d'après PRENEY 1978).

L'importance des précipitations neigeuses est variable d'un secteur à l'autre. Elles permettent en particulier de faire ressortir l'originalité climatique de la région des Avant-Monts occidentaux (à l'ouest de Baume-les-Dames), pour laquelle les chutes de neige sont réparties en moyenne sur 10 à 15 jours. La couverture neigeuse est éphémère (15 jours annuels) et peu épaisse (moyenne inférieure à 10 cm).

Le plateau de Montrond, les faisceaux de Quingey et de Besançon connaissent un enneigement plus important, compris entre 15 et 20 jours en moyenne.

La partie orientale de la zone préjurassienne (Pays de Montbéliard, à l'est de Clerval) se distingue par des chutes de neige encore plus fréquentes : entre 25 et 30 jours de précipitations et de couverture neigeuses annuelles.

Enfin, le Lomont et les faisceaux orientaux, ainsi que les plateaux de Vercel-Amancey et de Pierrefontaine, se caractérisent par des chutes de neige abondantes, réparties sur environ 30 jours par an, et recouvrant le sol d'une épaisseur moyenne de 30 cm de neige pendant plus de deux mois par an.

Le nombre moyen annuel de jours de gelée est important : il varie de 80 jours (région bisontine) à 130 jours environ (plateau de Pierrefontaine). Les gelées tardives sont fréquentes, même dans les régions basses. Comme le faisait déjà remarquer POTTIER-ALAPETITE (1942), "le printemps tardif, explosif, est presque inexistant et l'on est tout surpris d'avoir en mai, après des giboulées glaciales qui sentent encore l'hiver, la brusque surprise de journées très chaudes qui peuvent atteindre une température de près de 30°".

Le caractère original et composite du macroclimat de notre dition, à la charnière d'une part entre le domaine "subatlantique" et le domaine "subcontinental", et d'autre part entre le domaine collinéen et le domaine montagnard, s'exprime nettement dans les particularités de la flore et de la végétation.

* *
*

Chapitre Quatrième

CARACTÈRES GÉNÉRAUX DE LA FLORE ET DE LA VÉGÉTATION

RÉSUMÉ

La flore forestière du Jura nord-occidental présente un caractère nettement médioeuropéen (prédominance de l'élément subcontinental sur l'élément subatlantique, absence de l'élément atlantique). L'importance des éléments allochtones d'origine méridionale (subméditerranéen-subatlantique, subméditerranéen et préalpin-subméditerranéen), associés à un lot important d'espèces montagnardes préalpines, permet de rapprocher ce peuplement floristique de celui des Préalpes du nord-ouest. La végétation forestière actuelle est largement dominée par les chênaies-charmaies, bien que le hêtre y occupe naturellement une place importante, surtout à partir de 500 m d'altitude. Le gradient altitudinal est à l'origine de la différenciation d'un étage collinéen, caractérisé par la rareté des orophytes préalpines, et d'un étage montagnard inférieur, dans lequel se développe une grande variété de hêtraies et d'érablières montagnardes. L'extension des chênaies-charmaies sur les plateaux jusqu'au contact de la hêtraie-sapinière peut s'expliquer partiellement par le passé sylvicole de cette région (régime du taillis ou du taillis-sous-futaie, surexploitation, éradication du hêtre et du sapin). La politique moderne d'aménagement forestier semble tendre vers un rétablissement de l'équilibre dendrologique climacique.

La flore vasculaire du Jura nord-occidental a fait l'objet de recherches approfondies dès le milieu du XVIIIe siècle, comme en témoignent les nombreuses flores et catalogues régionaux disponibles (GRENIER 1843 & 1864-1869, BABEY 1845, GODET 1853 & 1869, MICHALET 1864, CONTEJEAN 1892,...). De nombreuses observations floristiques ont été consignées dans une foule de publications éparses qu'il serait fastidieux d'énumérer ici.

Signalons particulièrement les *Archives de la Flore Jurassienne* et les *Notes de Botanique* rédigées par A. MAGNIN (de 1899 à 1918), qui fourmillent, entre autres, de renseignements précieux sur la répartition de certains taxons. Des contributions plus récentes sont parues régulièrement dans le *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle du Doubs* et dans le *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle du Pays de Montbéliard*.

Nos connaissances sur la flore bryologique régionale doivent beaucoup à L. HILLIER (voir spécialement HILLIER 1913 & 1954). Le premier catalogue bryologique régional est dû au mycologue montbéliardais L. QUELET (1879). Une grande lacune sépare ces travaux déjà anciens des observations récentes de VADAM et GILLET (voir bibliographie).

Une liste des principales publications concernant la flore et la végétation du Jura franc-comtois a été mise au point par TRONCHET (1950, 1952, 1967 & 1971), puis par MATHIEU *et al.* (1974).

Sans prétendre présenter ici une synthèse des connaissances sur la flore et la végétation du Jura nord-occidental, nous tenterons plus modestement d'en dégager les traits qui nous paraissent essentiels, concernant plus particulièrement la flore et la végétation forestières.

4.1. DONNÉES PHYTOGÉOGRAPHIQUES

La flore du Jura externe central et septentrional présente un caractère composite, qui témoigne d'une origine complexe, dont les grandes lignes ont été fort bien explicitées dans POTTIER-ALAPETITE (1942), qui reste, à notre connaissance, la référence la plus complète et la plus récente sur le sujet.

Selon une conception classique, la flore d'un territoire peut être décomposée en un certain nombre d'*éléments*, certains autochtones, d'autres allochtones (originaires de domaines voisins). Comme la définition de ces éléments floristiques se base sur la chorologie comparée des idiotaxons, leur nombre et leur

contenu peuvent varier selon les auteurs.

Nous essaierons dans ce paragraphe d'évaluer l'importance relative des principaux éléments de la flore forestière régionale, à partir de la compilation d'un ensemble de données publiées ou inédites. Ainsi, nous distinguerons essentiellement les "éléments" subcontinental, subatlantique, subméditerranéen, subboréal et préalpin.

Dans un *élément subcontinental*, on peut regrouper un lot assez important d'espèces qui atteignent dans l'Est de la France la limite occidentale de leur aire. Parmi ces espèces médioeuropéennes *sensu stricto* représentées dans les forêts de notre dition, certaines sont partout très fréquentes : *Ribes alpinum*, *Lathyrus vernus*, *Carex digitata*, *Daphne mezereum*, *Pulmonaria obscura*, *Galium sylvaticum*, *Elymus europaeus*, *Bromus benekenii*, *Ranunculus nemorosus*, *Carex montana*, *Carex brizoides*, *Carex umbrosa*,...

D'autres sont plus rares et inféodées à des types stationnels particuliers : *Luzula luzuloides*, *Leucojum vernum*, *Acer platanoides*, *Tilia cordata*, *Isopyrum thalictroides*, *Epipactis purpurata*, *Anemone ranunculoides*, *Carex humilis*, *Vicia dumetorum*,...

Enfin, certaines d'entre elles ne sont fréquentes que dans la partie orientale de notre dition, à l'est d'une ligne passant par Baume-les-Dames et Valdahon : *Asarum europaeum*, *Carex pilosa*, *Corydalis cava* (cette dernière espèce possède quelques stations isolées le long de la vallée du Doubs jusqu'à Dole).

Si dans l'ensemble, l'élément subcontinental est bien représenté, on notera toutefois l'absence totale de *Dactylis polygama* et l'extrême rareté de *Poa chaixii* (une seule station connue, près de Vercel !).

L'*élément subatlantique* est représenté par des espèces à large répartition en Europe occidentale tempérée, mais qui deviennent de plus en plus rares vers l'est : *Lonicera periclymenum*, *Potentilla sterilis*, *Pulmonaria montana*, *Melica uniflora*, *Teucrium scorodonia*, *Lathyrus montanus*, *Carex pendula*, *Hypericum pulchrum*, *Narcissus pseudonarcissus*, *Ribes rubrum* var. *syl-*

vestre,... Ces taxons sont très fréquents dans les forêts de notre dition, sauf les quatre derniers qui sont plus disséminés. Parmi les Bryophytes, on peut citer : *Calypogeia fissa*, *Nowellia curvifolia* et *Mnium hornum* (rare).

Les espèces strictement atlantiques sont complètement absentes.

L'*élément subméditerranéen-subatlantique*, qui rassemble des taxons dont l'aire de répartition suit le pourtour de la Méditerranée et déborde dans le sud du domaine atlantique, est très bien représenté dans le Jura nord-occidental. On peut y distinguer deux groupes d'espèces.

Le premier groupe est constitué par des taxons largement répandus et très fréquents, tels qu'*Hedera helix*, *Ilex aquifolium*, *Helleborus foetidus*, *Ornithogalum pyrenaicum*, *Clematis vitalba*, *Tamus communis*, *Digitalis lutea*, etc. On peut y ajouter quelques Bryophytes, comme *Homalia trichomanoides*, *Plasteurhynchium striatulum*, *Frullania dilatata*, *Porella platyphylla*, *P. laevigata*, *Hymenostomum tortile*,...

Dans un deuxième groupe, nous isolerons des espèces plus exigeantes, dont l'aire est plus morcelée, et qui se limitent dans notre dition au Jura bisontin (Vignoble de Quingey, Avant-Monts, faisceau bisontin jusqu'à Baume-les-Dames vers l'est) : *Daphne laureola*, *Ruscus aculeatus*, *Iris foetidissima*, *Polystichum setiferum*, *Carex depauperata* et *Ceterach officinarum*. Elles caractérisent la bordure occidentale du Jura externe et ne pénètrent pas sur les plateaux. Seules les deux dernières espèces possèdent des stations isolées et sporadiques le long de la vallée du Doubs dans le Pays de Montbéliard jusqu'à Delle (à notre connaissance, la station classique de *Carex depauperata* du Mont-Bart près de Montbéliard n'a pas été confirmée depuis CONTEJEAN 1892 !). Trois espèces de Bryophytes nous semblent présenter une distribution comparable (elles atteignent toutefois les plateaux de Montrond et d'Amancey) : *Cololejeunea rosettiana*, *Grimmia orbicularis* et *Tortella nitida*.

Si les espèces du premier groupe semblent avoir grandement profité du réchauffement postwürmien pour s'étendre largement vers le nord et vers l'ouest à partir des régions méridionales,

les espèces du deuxième groupe, plus délicates, ont dû contourner les massifs montagneux, et remonter sur le rebord occidental du Jura à partir du couloir rhodanien, avant d'emprunter la vallée du Doubs pour gagner leurs stations nord-orientales (voir l'exemple très significatif de *Ruscus aculeatus* dans MAGNIN 1912).

L'*élément subméditerranéen* proprement dit est formé par des espèces d'origine méditerranéenne qui, à la différence des précédentes, n'ont pratiquement pas pénétré dans le domaine atlantique lors de la dernière migration postwürmienne. Remontant la "voie valléculaire rhodanienne", ces espèces méridionales ont progressé vers le nord en empruntant la vallée de la Saône jusqu'à la Bourgogne, ou en suivant les rebords occidental ou/et oriental de la chaîne jurassienne. C'est cette voie jurassienne occidentale qu'ont emprunté après la dernière glaciation la plupart des subméditerranéennes des forêts de notre dition : *Quercus pubescens*, *Buxus sempervirens*, *Coronilla emerus*, *Viburnum lantana*, *Melittis melissophyllum*, *Scilla bifolia*, *Primula veris* ssp. *canescens*, *Lithospermum purpurocaeruleum*, *Calamintha sylvatica*, *Prunus mahaleb*, *Potentilla micrantha*, *Teucrium chamaedrys*, *Anthericum ramosum*, *Galium mollugo*, *Stipa calamagrostis*,...

Bien que certaines d'entre elles soient aujourd'hui répandues dans une gamme étendue de forêts calcicoles (*Scilla bifolia*, *Viburnum lantana*,...), la plupart se développent de préférence dans les stations thermoxérophiles.

Selon POTTIER-ALAPETITE (1942), quelques espèces à aire disjointe, telles que *Quercus cerris*, proviendraient d'une irradiation plus ancienne (interglaciaire Riss-Würm).

Il convient de distinguer cet important contingent d'espèces subméditerranéennes d'un non moins important *élément préalpin-subméditerranéen* (ou méditerranéo-montagnard), constitué par des taxons orophytes originaires des Préalpes calcaires méridionales. Il est représenté dans les phytocoenoses forestières de notre dition par : *Acer opalus*, *Sorbus aria*, *Amelanchier ovalis*, *Rhamnus alpinus*, *Thlaspi montanum*, *Laburnum*

anagyroides, Cotoneaster tomentosus, Saponaria ocymoides, Daphne alpina, Scrophularia hoppei, Potentilla caulescens, Athamantha cretensis, Iberis saxatilis, Iberis intermedia,...

La plupart de ces espèces se sont installées dans le Jura avant la dernière glaciation (interglaciaire Riss-Würm ou même Pliocène) : les reculées de la bordure occidentale du Jura externe, libres de glace pendant le Würm, ont pu constituer des refuges efficaces pour la plupart d'entre elles.

Dans un *élément préalpin,* nous regrouperons des espèces orophytes, répandues à l'étage montagnard des Alpes et des massifs périphériques. Elles sont bien représentées dans notre dition, surtout à partir de 500 m d'altitude : *Polygonatum verticillatum, Dentaria heptaphyllos, Sesleria varia, Carex alba, Aconitum vulparia, Abies alba, Asplenium viride, Lunaria rediviva, Knautia dipsacifolia, Aruncus dioicus, Moehringia muscosa, Prenanthes purpurea, Laserpitium latifolium, Gymnocarpium robertianum, Centaurea montana, Veratrum album, Ranunculus aconitifolius,...*

L'aire jurassienne de ces espèces est en continuité avec les Préalpes de la Savoie et du Dauphiné. Certaines espèces ont gagné le Jura septentrional par les Alpes bavaroises (*Primula auricula*). D'autres (*Asplenium fontanum*), à aire disjointe, ont probablement une origine très ancienne.

On peut rapprocher de cet élément un lot important de Bryophytes orophytes, malgré leur distribution généralement beaucoup plus étendue : *Cirriphyllum vaucheri, Scapania aspera, Plagiopus oederi, Orthothecium intricatum, O. rufescens, Pedinophyllum interruptum, Cololejeunea calcarea, Mnium marginatum, Metzgeria pubescens, Seligera tristicha,...*

L'*élément subboréal* est représenté par des taxons d'origine nordique, aujourd'hui largement répandus dans les forêts eurosibériennes : *Sorbus aucuparia, Betula pendula, Salix capraea, Prunus padus, Populus tremula, Oxalis acetosella, Veronica officinalis, Scrophularia nodosa, Frangula alnus, Rubus idaeus, R. saxatilis, Vaccinium myrtillus, Maianthemum bifolium,...*

Mais près du tiers de la flore vasculaire et plus des trois quarts de la flore bryophytique constitutives de la végétation forestière régionale présentent une large distribution européenne (*Anemone nemorosa, Lamium galeobdolon, Fagus sylvatica, Carpinus betulus, Isothecium myurum, Neckera complanata, Mnium undulatum,* etc.) ou eurasiatique et éventuellement nord-américaine (*Stellaria holostea, Polygonatum multiflorum, Ranunculus auricomus, Eurhynchium striatum, Cirriphyllum piliferum, Ulota crispa, Frullania tamarisci*, etc.).

Ainsi, si l'on fait le bilan de la représentation des différents éléments définis schématiquement dans les paragraphes précédents, on se doit de constater le caractère résolument médioeuropéen de la flore forestière de la région concernée (bonne représentation de l'élément subcontinental au sein du cortège des taxons eurosibériens, absence des atlantiques, faiblesse relative de l'élément subatlantique), ainsi que l'importance notable des éléments allochtones d'origine méridionale (surtout subméditerranéen-subatlantique, mais aussi subméditerranéen et préalpin-subméditerranéen). Par l'abondance des espèces montagnardes préalpines, la flore du Jura nord-occidental se rapproche beaucoup de celle des Préalpes du nord-ouest.

Ce bilan confirme donc le rattachement classique de notre dition au secteur *alpien* du domaine *médioeuropéen,* subdivision de la région *holarctique* (BRAUN-BLANQUET 1928).

Des différences sensibles dans le peuplement floristique des différentes parties de notre dition, qui peuvent s'expliquer par des causes historiques et/ou macroclimatiques, sont la source d'une certaine variabilité géographique de la végétation forestière, qu'il conviendra d'intégrer ultérieurement dans la définition des régions naturelles (*cf.* § 16.3.).

4.2. DONNÉES PRÉLIMINAIRES SUR LA VÉGÉTATION FORESTIÈRE ET SON CONTEXTE PAYSAGER

L'historique des recherches sur la végétation du Jura nord-occidental remonte aux travaux de "géographie botanique" que

l'on doit aux illustres précurseurs qu'ont été GRENIER (1844), THURMANN (1849) et MAGNIN (1893). Dès cette époque, ils avaient bien mis en évidence d'une part les discontinuités majeures de la végétation dues à l'altitude, et d'autre part les "contrastes en petit" (THURMANN, *op. cit.*) liés aux variations des conditions édaphiques (opposition entre flore calcicole et flore "calcifuge", terme créé par CONTEJEAN !).

Par la suite, de nombreuses études à orientation phytosociologique ont été consacrées au Jura, mais curieusement, fort peu de travaux (d'intérêt très inégal !) concernent directement la végétation forestière de notre dition : IMCHENETZKY 1926 (étude monographique n'apportant que des renseignements généraux sur les forêts de la haute vallée de la Loue), GUINIER 1932 (travail synthétique à orientation écologique, mais renfermant des renseignements floristiques), J.L. RICHARD 1970 (quelques données succinctes sur les forêts acidophiles du Premier Plateau), GAIFFE 1972 (concerne surtout les aspects pédologiques), NETILLARD 1975 (très sommaire et superficiel), RAMEAU 1975 (travail très précis sur une commune du Pays de Montbéliard), PRENEY 1978 (typologie des stations forestières), GILLET 1978 & 1979 (description de la végétation, notamment forestière, d'une commune du Pays de Montbéliard), GILLET & MICHALET 1979 (publié en 1984, description succincte des associations forestières d'une reculée près d'Ornans), GUENAT 1980 (étude de quelques stations forestières), GILLET, CHAUVIN & SCHELLE 1981 (monographie phytosociologique de la moyenne vallée du Doubs), BERNAUD 1984 (typologie des stations forestières de Baume-les-Dames), DUBURGUET & GILLET 1986 (typologie des stations forestières des premiers plateaux du Doubs).

Parmi les travaux de référence les plus importants concernant la végétation forestière de régions voisines, citons MOOR 1952, J.L. RICHARD 1970 & 1975, RAMEAU 1974.

Quelques publications donnent une présentation synthétique de la végétation forestière régionale : GEHU, RICHARD & TÜXEN 1972 (Jura franco-suisse), RAMEAU, SCHMITT, BIDAULT & GAIFFE 1980 (forêts comtoises), BAILLY & SCHMITT 1982 (zone des feuillus de Franche-Comté).

Ces différentes sources bibliographiques, complétées par des observations inédites, nous permettent de présenter dans cette introduction à notre travail un aperçu synthétique des connaissances phytosociologiques actuelles sur les forêts de notre dition.

Deux associations forestières du *Carpinion betuli* (Issl. 31) Oberd. 53 constituent, selon RAMEAU *et al.* (1980), l'essentiel de la végétation climacique "climatique" de l'ensemble de notre dition. Cette suprématie des chênaies-charmaies jusqu'aux confins de la hêtraie-sapinière vers 750-800 m distingue le Jura externe nord-occidental du Jura genevois (GILLET, LHOTE & TRIVAUDEY 1984). Cependant, des différences évidentes dans la composition dendrologique permettent de distinguer un "étage collinéen moyen" caractérisé par la dominance des chênes et du charme, et un "étage collinéen supérieur" (que certains auteurs assimilent plus ou moins à un "étage submontagnard"), marqué par la prédominance du hêtre.

Selon nous, la région inférieure ("étage collinéen moyen" des auteurs) comprend l'ensemble de la zone préjurassienne (Avant-Monts, collines préjurassiennes du Pays de Montbéliard), les faisceaux de Quingey et de Besançon, ainsi que le gradin inférieur (altitude inférieure à 500 m) du Premier Plateau dubisien, le plateau de Montrond (*cf.* DUBURGUET & GILLET 1986).

Cette région est le domaine privilégié des chênaies-charmaies du *Scillo-Carpinetum* Rameau 74 (calcicole à neutrophile) et du *Poo chaixii-Carpinetum* Oberd. 58 em. Rameau 78 ("mésoneutrophile" à mésoacidophile). Selon la position topographique et les conditions édaphiques, ces associations sont tantôt dominées par le chêne sessile (légères pentes en exposition méridionale), par le chêne pédonculé (fonds de vallons, dépressions marneuses,...), ou le plus souvent par les deux chênes en mélange (plateaux, etc.), ou encore, mais plus rarement, par le hêtre (pentes d'ubac, certains sylvofaciès de stations mésoacidophiles). Plusieurs "séries de végétation" pourraient être décrites pour chacune de ces deux associations climaciques.

Les autres associations forestières sont moins répandues et correspondent à la végétation climacique "spécialisée" des stations délaissées par les deux précédentes.

Les stations à sol lessivé sur limons résiduels à chailles ou alluvions siliceuses anciennes constituent le biotope du *Fago-Quercetum petraeae* Tx. 55, association acidophile dominée par le hêtre et le chêne sessile, relativement localisée.

Certains fonds de vallons et bas de versants exposés au nord, sur colluvions argilo-calcaires fines, hébergent quelques rares individus de l'*Aconito vulpariae-Quercetum pedunculatae* Bugnon et Rameau 73.

Les fortes pentes du versant nord du faisceau bisontin entamé par la vallée du Doubs, garnies d'éboulis, de colluvions et de groise, permettent le développement spatial du *Tilio-Fagetum* Moor 52 et plus ponctuel du *Phyllitido-Aceretum* Moor 52.

La région supérieure ("étage collinéen supérieur" et/ou "étage submontagnard" des auteurs) correspond à l'ensemble des plateaux et faisceaux situés au sud-est de l'accident de Mamirolle et du Lomont, et au nord du faisceau salinois.

Le *Scillo-Carpinetum* et le *Poo chaixii-Carpinetum* y sont représentés par des "formes submontagnardes" à *Polygonatum verticillatum*, largement dominées par le hêtre.

Mais l'originalité de cet horizon supérieur tient surtout à la présence d'une grande variété d'associations du *Fagion sylvaticae* Tx. et Diem. 36. Les plus fréquentes sont le *Carici albae-Fagetum* Moor 52, bien développé sur la bordure des plateaux et la partie supérieure des versants bien exposés, et le *Dentario heptaphyllidi-Fagetum* (Moor 52) Th. Müll. 66, répandu sur les versants ombragés.

Sur les plateaux les plus élevés et les crêtes des anticlinaux, s'individualisent des associations rares et encore mal connues dans le Jura français : *Luzulo-Fagetum* Meus. 37 (mal différencié du *Fago-Quercetum "submontanum"*), *Elymo-Fagetum* Kuhn 37 (calcicole) et *Asperulo-Fagetum* May 64 (ou *Milio-Fagetum* Frehner 63, acidocline).

Sur les versants abrupts des reculées et des vallées encaissées se développe parfois le *Taxo-Fagetum* Moor 52 et des

associations du *Tilio-Acerion* Klika 55 : *Phyllitido-Aceretum* Moor 45 (éboulis grossiers en ubac), *Arunco-Aceretum* Moor 52 (éboulis marno-calcaires), *Corydalido-Aceretum* Wilmanns 56 (colluvions fines de bas de versant, association représentée seulement à l'est de la dition), *Aceri-Tilietum* Faber 36 (éboulis mobiles sous falaise en adret).

Le fond des reculées est généralement occupé par un *Aceri-Fraxinetum auct.*, dont le statut syntaxonomique est très controversé.

Les corniches et promontoires rocheux ensoleillés abritent fréquemment des lambeaux de *Coronillo emeri-Quercetum pubescentis* Först. 79, au voisinage desquels se concentrent un grand nombre d'espèces subméditerranéennes et méditerranéo-montagnardes.

A partir de 800 m d'altitude environ, au niveau du faisceau salinois, on passe brutalement à la hêtraie-sapinière (*Abieti-Fagetum* Bartsch. 40), considérée classiquement comme le "climax climatique" de l'étage montagnard supérieur (ou moyen selon certaines conceptions) dans tout le Jura.

En raison de la prédominance des associations du *Fagion* et de la richesse en espèces montagnardes préalpines qui caractérisent la région supérieure de notre dition, nous proposons d'exclure celle-ci de l'étage collinéen proprement dit et de la considérer comme l'équivalent nord-occidental de l'étage montagnard inférieur du Jura septentrional (les chênaies-charmaies sont quasi-absentes de la région du Clos du Doubs étudiée par J.L. RICHARD 1975, limitrophe de la partie est de notre dition) et du Jura genevois (où ce sous-étage des hêtraies thermophiles et mésophiles est très développé, *cf.* GILLET *et al.* 1984).

Ce problème de la délimitation des étages de végétation sera abordé plus en détail au terme de notre étude monographique (§ 16.3.).

Nous terminerons cette présentation générale de la végétation forestière du Jura nord-occidental par un rapide historique de l'action de l'Homme sur la forêt. En effet, celle-ci a joué

un rôle essentiel dans la vie et l'économie locales depuis le Paléolithique, et son aspect actuel résulte d'une longue et laborieuse entreprise de domestication.

Les premiers défrichements, liés à l'avènement de l'agriculture et de l'élevage, remontent à la "révolution néolithique", il y a plus de 6000 ans. Concernant au départ essentiellement les vallées, ils se sont progressivement intensifiés jusqu'à l'époque Romaine. Les grands défrichements du Moyen Age, surtout entre le XIIe et le XIVe siècle, achèveront de donner approximativement aux massifs forestiers leurs contours actuels.

Même si l'utilisation des produits de la forêt par l'Homme est beaucoup plus ancienne, ce n'est qu'à partir du Moyen Age que son impact sur le milieu forestier aura tendance à s'élargir considérablement.

Les forêts seront activement exploitées pour leur bois d'oeuvre (charpenterie, menuiserie,...), pour le bois de feu à usage domestique, et surtout pour alimenter en combustible (charbon de bois) les nombreuses petites industries (salines, forges, verreries, tuileries), actives dès le Moyen Age.

Jusqu'au XIXe siècle, la forêt comtoise fut un lieu de pâture pour les vaches, les chèvres, les brebis, et surtout les porcs.

Cette longue tradition a grandement contribué à valoriser et protéger les chênes (bois d'oeuvre, glandée, etc.), le hêtre et le charme étant largement exploités comme bois de chauffage.

La situation de la forêt ne fit que s'aggraver avec le développement industriel à la fin du XVIIIe siècle (surexploitation, éradication du hêtre et du sapin, extension considérable des taillis de charme,...).

Une mutation s'opère au XIXe siècle, liée à la dépopulation rurale, au développement de nouvelles sources d'énergie remplaçant progressivement le bois, à l'abandon du pâturage en forêt, etc. Le hêtre et le sapin retrouveront petit à petit leur importance primitive.

La politique d'aménagement visera de plus en plus à la "conversion" des anciens taillis et taillis sous futaies en

futaies régulières, dans lesquelles le hêtre et les résineux (indigènes ou introduits !) se trouveront largement favorisés.

Toutefois, cette conversion est encore loin d'être réalisée aujourd'hui, et l'on constate qu'un siècle d'exploitation forestière "extensive" a permis un certain retour à une composition floristique vraisemblablement assez proche de l'état climacique, surtout dans les zones peu accessibles.

Actuellement, le taux de boisement est de 46% dans la zone préjurassienne, et de 40% sur les premiers plateaux du Doubs.

Les programmes de gestion actuels de l'Office National des Forêts prévoient la "conversion-transformation" des taillis-sous-futaies du premier plateau en futaies de hêtre et de sapin (le charme et les chênes devant être progressivement éliminés), et, dans les régions basses, à une conversion en futaie régulière feuillue ou, dans les stations les moins productives, à une transformation en peuplements réguliers de résineux introduits. Cependant, la prise en compte des potentialités naturelles des stations forestières, fondée sur une connaissance approfondie des conditions stationnelles et de la végétation spontanée, est ressentie de plus en plus comme une nécessité.

* *
*

Deuxième Partie

MÉTHODOLOGIE

–

DÉFINITION DES CONCEPTS

Chapitre Cinquième

LA MÉTHODOLOGIE SIGMATISTE CLASSIQUE

RÉSUMÉ

La phytosociologie sigmatiste fonde son approche de la végétation sur l'étude des associations végétales, entités abstraites définies sur des bases floristico-statistiques. Les phénomènes sigmatistes élémentaires sont les individus d'associations, unités concrètes de végétation délimitables dans l'espace et dans le temps. Dans une phase analytique, le phytosociologue procède à un échantillonnage, sous forme de relevés floristiques effectués dans des portions jugées "homogènes" et représentatives des individus d'associations. Dans une phase synthétique I, le regroupement des relevés dans des tableaux homotones permet d'individualiser des syntaxons élémentaires, caractérisés floristiquement par des espèces constantes et différentielles, et définis par quelques caractères écologiques, chorologiques et structuraux constants et différentiels déduits de la recherche de leur déterminisme. Dans une phase synthétique II, les syntaxons élémentaires définis servent à élaborer un synsystème (dont l'unité de base est l'association), en priorité selon leurs affinités floristiques, mais en considérant aussi les critères structuraux, écologiques et chorologiques déterminants. Parmi les tendances récentes de la phytosociologie sigmatiste, on relèvera surtout la recherche de l'homogénéité écologique et structurale des syntaxons, et la création de nouveaux paliers d'intégration des unités phytosociologiques (sigmataxons et géosigmataxons). Une analyse auto-critique des fondements épistémologiques de la phytosociologie sigmatiste nous amène à suggérer que, pour répondre aux critères d'une science évoluée, elle devra en priorité chercher à améliorer encore sa théorie, en organisant ses méthodes par rapport à un modèle conceptuel précis, cohérent et objectif.

La phytosociologie sigmatiste fut élaborée au début du XXe siècle à partir des conceptions introduites par certains phytogéographes de la fin du XIXe siècle (parmi les plus illustres précurseurs, il faut mentionner C. FLAHAULT). Son origine est classiquement attachée au nom de J. BRAUN-BLANQUET (1884-1980), à qui l'on doit l'élaboration et la diffusion d'une méthode de description et de classification des groupements végétaux, dont l'influence a été et reste considérable en Europe et dans une grande partie du monde.

La Station Internationale de Géobotanique Méditerranéenne et Alpine (ou S.I.G.M.A.), qui a donné son nom à la méthode floristico-statistique de BRAUN-BLANQUET (encore appelée "méthode züricho-montpelliéraine"), jouera un grand rôle dans le rayonnement de cette science naissante.

Depuis, la phytosociologie sigmatiste a affiné ses méthodes, précisé ses concepts, et surtout accumulé une somme considérable de travaux, d'abord essentiellement monographiques et régionaux, et de plus en plus synthétiques et thématiques. L'influence de certains élèves de BRAUN-BLANQUET, comme R. TÜXEN (1899-1980) en Allemagne ou M. GUINOCHET en France (pour ne citer qu'eux !), a été déterminante pour assurer à la phytosociologie sigmatiste le statut de science expérimentale autonome, précise et objective.

Les différentes étapes historiques du développement de cette science ont pu être retracées par TOMASELLI (1956) et plus récemment par WESTHOFF & VAN DER MAAREL (1973).

Les fondements de la méthodologie sigmatiste classique de l'Ecole de BRAUN-BLANQUET ont été exposés en détails et analysés dans un certain nombre d'ouvrages et articles de référence, dont on peut citer ici : BRAUN-BLANQUET & PAVILLARD (1928), BRAUN-BLANQUET (1928 & 1964), TOMASELLI (1956), GUINOCHET (1955 & 1973), WESTHOFF & VAN DER MAAREL (1973), GÉHU (1980), GÉHU & RIVAS-MARTINEZ (1981), DE FOUCAULT (1984), BECKING (1957).

Dans ce chapitre, nous présenterons les principales étapes

de la méthode sigmatiste classique telle qu'elle est pratiquée aujourd'hui, en insistant plus particulièrement sur les orientations récentes qui découlent de certaines réflexions théoriques.

5.1. OBJECTIFS ET PRINCIPES FONDAMENTAUX

L'objectif fondamental de la phytosociologie est resté fidèle aux préoccupations de la phytogéographie à partir de laquelle cette science s'est constituée : il s'agit bien de décrire et de comprendre la *végétation*, *i.e.* l'organisation spatiale et temporelle, qualitative et quantitative, de la flore à la surface de la Terre.

Mais l'objectif fondamental spécifique de la phytosociologie sigmatiste doit être précisé davantage. En effet, les objectifs d'une science se réfèrent obligatoirement à un *objet d'étude* précis, qui lui donne sa spécificité, puisque les concepts et les méthodes en découlent logiquement. Il est donc nécessaire de prêter une attention toute particulière à la définition précise de cet objet d'étude, car c'est, comme nous aurons l'occasion de le souligner à maintes reprises, la qualité - objective, subjective, intuitive, rationnelle... - de la relation du *sujet* à l'*objet* qui détermine le fondement théorique d'une science, et par voie de conséquence son intérêt heuristique et sa justification épistémologique. Le phytosociologue doit s'efforcer à tout moment d'être conscient de son rapport à la réalité sensible dont il a l'ambition de rendre compte, précisément parce que son objet d'étude est déjà une abstraction, c'est-à-dire une construction rationnelle à partir d'un système de perception.

Comment se définit donc la phytosociologie sigmatiste par rapport à son objet d'étude ? Depuis l'origine de cette science (*cf.* BRAUN-BLANQUET & PAVILLARD 1928) jusqu'à nos jours, "la phytosociologie est l'étude des associations végétales", "associations végétales dont l'existence même, ou plutôt, la

possibilité de les mettre en évidence en se livrant à un certain nombre d'opérations bien définies, constitue un phénomène en soi dont il est légitime de s'occuper pour lui-même" (GUINOCHET 1973, p. 1 & p. 176).

Si l'on s'en tient à l'acception classique et orthodoxe de la notion d'*association végétale* qui, comme on s'en rend compte, est la clef de voûte de toute la phytosociologie sigmatiste, sa définition fait intervenir essentiellement le critère *floristico-statistique* : l'association végétale est une catégorie polythétique définie par une combinaison répétitive originale d'espèces (ensemble spécifique normal de GUINOCHET, formé d'espèces dites "caractéristiques", qui lui sont particulièrement liées, et d'espèces "compagnes"). Nous n'insisterons pas ici sur les divergences concernant la prise en compte de certaines *propriétés* de l'association végétale (notamment écologiques, dynamiques, chorologiques, historiques et physionomiques) dans sa définition même, car nous aurons ultérieurement plusieurs occasions d'y revenir.

En tant que science expérimentale, la phytosociologie sigmatiste doit s'appuyer sur des faits d'observation concrets et organiser ses connaissances à partir de la perception de *phénomènes élémentaires*, qui sont la manifestation sensible des catégories abstraites précédemment définies, les associations végétales. Ces phénomènes "concrets" élémentaires portent le nom d'*individus d'associations* (expression due à ALLORGE 1922), par référence directe à l'objet d'étude abstrait. En réalité, l'individu d'association est déjà un concept, en tant que construction rationnelle s'imposant à l'observation. Ces considérations paraîtront peut-être spécieuses à certains phytosociologues à l'esprit pragmatique qui considèrent, inconsciemment ou consciemment, l'individu d'association comme un objet matériel concret dont la réalité est si évidente qu'elle n'a même pas à être démontrée. Or nous verrons que les principales difficultés que rencontre la phytosociologie sigmatiste, que ce soit à l'intérieur même de la discipline ou vis-à-vis de ses partenaires extérieurs, proviennent précisément d'une certaine faiblesse dans la conception même de l'individu d'association, sur un plan théorique et pratique (§ 7.2.).

Implicitement, le principe même de la phytosociologie sigmatiste repose sur l'existence de *discontinuités* fondamentales dans le "tapis végétal", même si on ne s'applique que rarement à les formaliser, ni même à les considérer comme objet d'étude propre. On peut regretter que certaines critiques catégoriques de la théorie du *continuum* (servant de bien-fondé aux approches "quantitatives" si chères aux auteurs anglo-saxons) s'appuient davantage sur des considérations idéologiques que sur une véritable approche expérimentale du problème (*cf.* § 5.2.2.3.).

Le modèle théorique qui sous-tend le paradigme sigmatiste peut être résumé par la proposition suivante : toute surface de végétation peut être considérée comme la juxtaposition de différents individus d'associations, pouvant servir de base à la définition de différentes associations végétales, et séparés par des discontinuités plus ou moins floues (parfois très nettes, souvent progressives). Notons que ce modèle ne fait pas intervenir la notion d'échelle, nous y reviendrons (chapitre 7).

Une analyse épistémologique très pertinente et originale de la démarche sigmatiste a permis très récemment à B. DE FOUCAULT (1984) de proposer les premiers éléments d'une théorie formelle de la phytosociologie sigmatiste, qui s'articule autour d'une dualité fondamentale :

- La phytosociologie est une *morphologie*, *i.e.* une taxonomie de "formes", ou plus précisément des phénomènes phytosociologiques élémentaires que représentent les individus d'associations; ceux-ci sont comparés entre eux à l'aide de relevés floristiques qui permettent de définir des *syntaxons élémentaires* (voir § 5.3.), eux-mêmes classés dans un *synsystème* hiérarchique.

- Mais la phytosociologie n'est pas qu'une simple description et classification de syntaxons (combinaisons d'espèces);

elle possède également le caractère d'une *physique*, car elle met en évidence des *lois* qui unissent les syntaxons avec les agents de leur déterminisme, en particulier avec les conditions de l'environnement. La recherche de la causalité des groupements végétaux est donc une manière indirecte d'appréhender le milieu.

Cette dualité explique à la fois l'originalité de la phytosociologie sigmatiste en tant que science à part entière, munie de ses propres finalités, et ses connections étroites avec d'autres sciences comme la botanique ou l'écologie.

5.2. LA PHASE ANALYTIQUE

Le travail du phytosociologue commence, sur le terrain, par un échantillonnage des individus d'associations, considérés comme la manifestation perceptible des associations végétales qu'il se propose d'étudier. Cette phase analytique est évidemment capitale, car il est nécessaire que les faits scientifiques induits par l'opération d'échantillonnage soient cohérents pour pouvoir ensuite être validement confrontés les uns aux autres lors des phases ultérieures de synthèse. Cette exigence ne peut être satisfaite que si le scientifique dispose d'une méthode rigoureuse et reproductible (suite d'opérations logiques) pour la transcription de la végétation, telle qu'elle peut être perçue par lui, sous la forme de données directement exploitables et fonctionnelles.

Après une préparation plus ou moins précise de la campagne de terrain (plan d'échantillonnage), le phytosociologue devra distinguer *in situ* les individus d'associations, à l'intérieur desquels il choisira certaines surfaces selon des critères d'"homogénéité" pour exécuter des *relevés phytosociologiques* essentiellement floristiques : le relevé est en effet le but ultime de cette phase analytique, le fait scientifique élémentaire primordial de la phytosociologie sigmatiste.

5.2.1. Le plan d'échantillonnage

Le phytosociologue a le choix entre différentes stratégies d'échantillonnage, en fonction des buts poursuivis et de l'échelle d'investigation, pour préparer la campagne de relevés sur le terrain.

La première, celle qui s'impose *a priori* au statisticien (rappelons que les associations sont des entités "stochastiques" définies sur des bases statistiques), consiste à s'en remettre au hasard, réputé garant d'objectivité (*cf.* § 5.5.2.). Pour ce faire, on procède à un quadrillage systématique de la région étudiée, de maillage variable, les relevés étant exécutés aux intersections des lignes. Malgré ses avantages de rigueur et de précision, cette première démarche est rarement appliquée par le phytosociologue, pour des raisons qu'il serait trop long d'exposer ici. Disons simplement que les résultats obtenus avec un tel échantillonnage au hasard sont souvent décevants, au sens où ils ne rendent pas compte de la diversité réelle de la végétation.

Une stratégie moins aveugle (car elle nécessite des choix) et plus heuristique tend aujourd'hui à se répandre chez les phytosociologues. Un plan d'échantillonnage est élaboré à partir de divers documents (cartes topographiques, géologiques, pédologiques, photographies aériennes, catalogues floristiques...) permettant de cerner la diversité phytoécologique d'un territoire. "Il débouche sur la mise au point d'un *réseau de transects* recoupant ces différentes situations, avec stratification des futurs relevés" (RAMEAU 1985a).

A propos de l'utilité d'un tel plan d'échantillonnage, RAMEAU (*op. cit.*) fait judicieusement remarquer que "les ouvrages fondamentaux de phytosociologie sont généralement peu prolixes sur ce sujet, laissant toute liberté à l'expérience du spécialiste pour déterminer les surfaces représentatives qui devront faire l'objet d'un relevé floristique". Ajoutons que cette attitude traditionnelle basée sur le "flair" et l'"intuition"

fournit des arguments à certains détracteurs de l'approche sigmatiste. Avant de nous demander si cette critique est justifiée, essayons de comprendre comment le phytosociologue choisit et délimite l'emplacement de ses relevés sur le terrain.

5.2.2. Choix et délimitation de la surface à relever

L'individu d'association n'est pas toujours un phénomène évident qui s'impose de lui-même aux sens de l'observateur. Il faut reconnaître que l'*intuition* et l'*expérience* jouent en effet un rôle déterminant dans la perception de ces unités de végétation. Néanmoins, les individus d'association, tout comme les individus ou les populations d'une espèce, n'en sont pas pour autant dépourvus de *réalité objective*, puisque, pour citer BACHELARD (1949), "l'évidence première n'est pas une vérité fondamentale. En fait l'objectivité scientifique n'est possible que si l'on a d'abord rompu avec l'objet immédiat, si l'on a refusé la séduction du premier choix, si l'on a arrêté et contredit les pensées qui naissent de la première observation". Il convient donc de trouver des critères opérationnels objectifs pour circonscrire ces phénomènes naturels avant de les transcrire et les formaliser.

5.2.2.1. Le critère floristique

Rappelons que l'objet d'étude de la phytosociologie est l'association végétale, définie comme une combinaison originale d'espèces. Il apparaît donc fondé de tenter de reconnaître sur le terrain les combinaisons d'espèces qui imprègnent la mémoire (ou les idées !) du phytosociologue : "Ayant ainsi en tête une ébauche des principales associations végétales de la région étudiée, on est intuitivement conduit à leur rapporter, sur le terrain, les éléments de végétation correspondants. La démarche est la même que celle qui consiste à mettre des noms d'espèces sur des individus." (GUINOCHET 1973, p. 6). Bien qu'on ne puisse nier le caractère opérationnel de cette attitude, on peut regretter qu'elle aboutisse parfois à une vision tronquée

voire déformée de la végétation, reproduisant (généralement inconsciemment) et reflétant d'abord les schémas préexistant dans l'esprit du phytosociologue (nous reviendrons sur ce problème important aux §§ 5.5.2. & 5.5.3.).

L'adoption d'un plan d'échantillonnage (§ 5.2.1.) permet de limiter les effets pervers d'un choix subjectif à partir d'idées préconçues, d'ailleurs d'autant plus déterminantes que l'expérience du phytosociologue est faible. Dans le cas d'un transect, matérialisé à l'avance sur carte, il suffit de repérer le long de celui-ci la succession des individus d'associations, correspondant à des changements dans le cortège floristique global. A l'intérieur de chaque individu d'association, il conviendra de rechercher et délimiter une surface "floristiquement homogène" pour exécuter un relevé.

Si tous les ouvrages fondamentaux de phytosociologie insistent sur la nécessité de ne faire des relevés que sur des surfaces de végétation *floristiquement homogènes*, rares sont ceux qui donnent des critères objectifs pour l'apprécier. Or, à y bien réfléchir, cette notion "fondamentale" n'a rien d'évident, contrairement à ce que l'on pourrait croire.

La position de GUINOCHET (1973) semble particulièrement claire : "l'on entend par surface de végétation floristiquement homogène, une surface n'offrant pas d'écarts de composition floristique appréciables entre ses différentes parties, ce qui n'a rien à voir avec la distribution des individus par lesquels les espèces y sont représentées". Nous avons critiqué récemment (GILLET 1985a) l'insuffisance de cette définition. D'une part, les éléments d'homogénéité ne peuvent pas, à notre avis, être désignés comme les *espèces*, qui sont des constructions abstraites dont les manifestations concrètes sont précisément les *individus* : si les associations sont bien, par définition, des combinaisons d'espèces, les individus d'association ne sont que des assemblages d'individus, et c'est bien à partir de l'agencement dans l'espace de ces individus de différentes espèces que peut être perçue l'homogénéité floristique.

D'autre part, la définition de l'homogénéité floristique défendue par GUINOCHET fait explicitement référence à l'"appré-

ciation", sans la situer par rapport à la notion d'*échelle*, qui nous apparaît en ce domaine absolument fondamentale. En toute rigueur, ne pourrait-on pas appliquer cette définition à la végétation d'un continent entier, dont on peut "apprécier" l'homogénéité floristique à l'échelle de la planète ?

Nous aurons à revenir sur l'importance de l'échelle de perception en phytosociologie, mais il n'est pas inutile de citer ici quelques auteurs qui nous paraissent avoir abordé le problème de façon pertinente.

GOUNOT (1956 & 1969) démontre clairement le caractère relatif de la notion d'homogénéité floristique, par rapport à la structure de la végétation. Selon cet auteur, "le tapis végétal a souvent, sinon toujours, un aspect en mosaïque. Elle est constituée par la répétition de motifs structuraux, généralement en petit nombre, liés à des variations concomitantes de composition floristique quantitative et qualitative. (...) L'homogénéité du tapis végétal ne peut exister que si la mosaïque est répétitive, c'est-à-dire résulte d'un agencement plus ou moins régulier de ses différentes parties. L'homogénéité est généralement une question d'échelle. Les parties de la mosaïque qui semblent homogènes à une certaine échelle, se révèlent en général avoir elles aussi une structure complexe si l'on passe à une échelle plus fine. L'existence de ces structures "emboîtées" implique qu'il y a des discontinuités plus ou moins nettes dans le tapis végétal, donc des niveaux privilégiés pour l'analyse de la végétation." (GOUNOT 1969, p. 14). Cet auteur montre également les limites de l'utilisation de la *courbe aire-espèce*, technique classiquement préconisée pour déterminer l'*aire minimale qualitative* et délimiter une communauté homogène (§ 5.2.2.3.).

BARKMAN (1968), à partir d'une remarquable étude expérimentale utilisant des courbes aire-espèces améliorées (courbes différentielles représentant l'accroissement du nombre d'espèces en fonction de l'augmentation de la surface repérée sur une échelle logarithmique), met en évidence, même dans le cas de communautés assez simples (*Corynephoretum* par exemple), l'existence de plusieurs niveaux d'homogénéité floristique relative, qui corroborent indiscutablement les conclusions de GOUNOT (1969) : "Du point de vue théorique, la définition d'une commu-

nauté homogène sur une base purement floristique n'est pas possible dans le cas général sans un choix arbitraire de l'échelle d'observation."

Quoiqu'on en dise, ces difficultés sont résolues implicitement par le phytosociologue expérimenté qui choisit l'échelle de perception qu'il juge fondamentale (*cf.* § 7.2.2.), en s'appuyant sur des critères physionomiques, structuraux, écologiques et dynamiques.

Avant d'envisager ces critères extrafloristiques, il nous faut mentionner un élément de choix qui nous paraît criticable, au moins à ce stade préliminaire de la phase analytique, le critère de *répétitivité* : "L'homogénéité floristique doit être répétitive. Il faut avoir constaté la répétition de la combinaison floristique" (GEHU 1980). "Ne pouvant connaître tous les faits particuliers, on s'intéressera à ceux qui se répètent ou qui ont des chances de se répéter; le fait unique n'a aucun intérêt. (...) Ce sera donc notre premier grand critère de choix" (DE FOUCAULT 1984).

5.2.2.2. Les critères physionomiques, structuraux et écologiques.

Bien que chacun de ces critères mériterait à lui seul de longs commentaires théoriques, nous nous limiterons ici à des considérations générales et synthétiques concernant l'attitude pratique des phytosociologues sigmatistes face au problème concret de la délimitation de la surface à relever. Les ouvrages et articles fondamentaux sont assez partagés sur l'importance à donner à ces critères de délimitation. Si GUINOCHET (1973) semble restreindre l'utilisation de ces "caractères subsidiaires" aux seuls territoires tels "qu'on ne puisse attendre aucune indication des données phytosociologiques actuellement acquises", GEHU (1980) insiste sur la nécessité d'appréhender l'homogénéité écologique de la station, qui "nécessite d'abord et

en règle générale une homogénéité dans la physionomie et la structure de la végétation. (...) la station doit être homogène vis à vis des contrastes du milieu tels que exposition, lumière, microtopographie, humidité du sol... et dans ce domaine, les observations doivent être très fines".

Certains auteurs (entre autres GOUNOT 1956, BARKMAN 1968, WESTHOFF 1967) ont pu montrer comment les composantes écologiques et structurales sont prises en compte de façon très diverse selon les types de milieux ou de formations végétales considérés et selon les traditions.

Malgré ces divergences évidentes, on constate que tous les phytosociologues reconnaissent la nécessité d'éviter d'exécuter un relevé sur une surface écologiquement hétérogène, bien qu'ici encore la notion d'échelle intervienne de façon déterminante. On retrouve le même problème que pour l'homogénéité floristique : le milieu, comme la composition floristique, la structure architecturale ou la physionomie, est toujours fondamentalement hétérogène ("il n'y a jamais rien dans la nature qui ait des parties parfaitement uniformes" LEIBNITZ cité par DE FOUCAULT 1984), bien que l'on puisse définir des niveaux privilégiés d'*isotropie* (invariance par des translations) (*cf.* § 5.5.4.).

Comme il n'y a donc pas de règle générale dans ce domaine, nous reprendrons ultérieurement (§ 7.2.2.) ces discussions méthodologiques à propos du cas particulier des forêts, notre mémoire étant spécifiquement consacré à ce type de formation végétale.

5.2.2.3. Le problème des transitions entre individus d'associations

Le principe même de la recherche obligatoire de situations "homogènes" fait que le phytosociologue évitera et négligera les zones de transition. En outre, il prendra soin d'éliminer de son relevé tous les "éléments d'hétérogénéité" pouvant se rencontrer dans la surface délimitée pour celui-ci, et qui constituent des "groupements dépendants" supposés distincts (voir § 7.2.2.).

Les discontinuités apparentes entre individus d'associations, dont l'existence constitue, rappelons-le, le fondement du modèle théorique de la phytosociologie sigmatiste, ne sont donc presque jamais étudiées en tant que telles. Il nous semble y avoir là une contradiction qui, si elle semble échapper à la plupart des phytosociologues, a pu hélas être utilisée maintes fois par les détracteurs de notre méthode.

Le phytosociologue ne s'intéressera surtout aux limites entre individus d'associations que dans deux cas concrets : la cartographie des associations végétales d'un territoire, et la détermination de l'*aire maximale* d'une surface floristiquement homogène.

Ce dernier problème est relié à la recherche d'une surface optimale pour exécuter un relevé, en se servant de la technique empirique classique de la *courbe aire-espèces* : en augmentant régulièrement la surface d'un relevé, on constate que le nombre d'espèces a tendance à se stabiliser au voisinage de l'*aire minimale* (en-desssous de laquelle la liste floristique risque d'être incomplète et donc non représentative de l'individu d'association), avant d'augmenter ensuite brutalement quand l'*aire maximale* est dépassée, c'est-à-dire quand la surface finit par englober une partie d'un autre individu d'association différente. Or, nous avons vu (§ 5.2.2.1.) que l'utilisation de courbes aire-espèces améliorées (BARKMAN 1968) infirme, ou tout au moins nuance fortement cette interprétation traditionnelle : les seuils de discontinuités mis en évidence par cette technique reflètent en effet davantage l'existence de différents niveaux d'homogénéité relative, correspondant à différentes échelles de complexité d'organisation de la végétation. De nombreux auteurs (GOODALL 1952, HOPKINS 1957, GREIG-SMITH 1964, GOUNOT 1969) ont vivement critiqué, non sans raisons, l'utilisation de la courbe aire-espèces comme outil objectif de délimitation des communautés homogènes. GOUNOT (1969), en fervent défenseur des méthodes "quantitatives" (voir § 5.5.1.) insiste sur l'intérêt d'"étudier la végétation d'une manière orientée", à l'aide de méthodes d'échantillonnage linéaire : "L'étude orientée permet donc de mettre en évidence l'existence, ou l'absen-

ce, de variations systématiques (cycliques ou progressives) dans le tapis végétal. (...) L'échelle inférieure de l'analyse apparaît alors clairement".

Certains auteurs (GODRON 1971 & 1972, GAUTHIER et GODRON 1976) se sont attachés au problème de la recherche de limites optimales entre unités de végétation, en utilisant des tests statistiques sur des échantillons linéaires de segments contigus. Bien que les résultats ne soient pas toujours très convaincants et dépendent beaucoup du test choisi, nous pensons aujourd'hui que de telles méthodes pourraient avec profit être utilisées par les phytosociologues pour asseoir leur modèle théorique de la végétation discontinue, même si, comme GUINOCHET (1973), nous reconnaissons que "tous les cas ambigus, tels que mélanges d'associations, zones de contact entre individus d'association, individus d'association fragmentaires, peuvent être interprétés grâce à la connaissance préalable des associations végétales bien caractérisées, mais seulement grâce à cette connaissance sous peine d'irrémédiable échec".

Nous évoquerons pour finir la théorie des "relations fondamentales"de VAN LEEUWEN (1966) qui, à partir d'une analyse des relations mutuelles entre structure spatiale et comportement dynamique, éclaire d'un jour nouveau le problème des gradients et limites entre communautés végétales. Cet auteur distingue deux types fondamentaux de limites entre écosystèmes : les limites convergentes (*limes convergens* ou écotones), peu différenciées structuralement, aux contours généralement nets, correspondent à des transitions instables entre zones nettement différenciées écologiquement, et se caractérisent par une diminution de la diversité floristique en leur centre; les limites divergentes (*limes divergens* ou écoclines), très différenciées dans leur structure spatiale, aux contours vagues, correspondent à des zones de transitions stables liées à des gradients structuraux complexes et caractérisées par une diversité floristique maximale au milieu du gradient (voir § 13.1.).

5.2.3. Le relevé phytosociologique

En tenant compte de l'ensemble des critères précédents, le phytosociologue choisit donc une surface, suffisamment grande pour atteindre l'aire minimale de l'association étudiée, mais la plus réduite possible pour éviter les mélanges et garantir une nécessaire "homogénéité", même si celle-ci, comme nous l'avons vu, est relative, synthétique et empreinte d'une certaine subjectivité. Cette surface, qui peut être continue ou discontinue (relevé "en mosaïque"), servira de cadre concret au relevé phytosociologique, considéré ultérieurement comme fait scientifique de base.

Celui-ci consiste essentiellement en une liste exhaustive des idiotaxons végétaux représentés dans la surface considérée. Du point de vue systématique, le phytosociologue s'intéressera exclusivement aux végétaux (Spermaphytes, Ptéridophytes, Bryophytes, Lichens, parfois "algues"), à l'exclusion des animaux, des bactéries et des champignons (des descriptions d'"associations fungiques" à partir des carpophores ont toutefois pu être tentées). Les groupes taxonomiques peuvent, chez certains auteurs, constituer un critère de choix absolu pour la délimitation des individus d'associations (GUINOCHET 1973, LACOSTE comm. orale), bien que les *taxocoenoses* ainsi conçues puissent apparaître à d'autres (BARKMAN 1973, GILLET 1985a) comme des unités artificielles et provisoires (voir § 7.2.2. et introduction du chapitre 9). Toutes questions de compétences taxonomiques mises à part, il est très important que le relevé soit complet, *i.e.* contienne la totalité des taxons supposés appartenir à l'association et représentés dans la portion de l'individu d'association considérée.

Chacun de ces taxons (genres, espèces, sous-espèces, variétés ou simples "écomorphoses") est affublé de deux coefficients semi-quantitatifs, dont la codification est due à BRAUN-BLANQUET (1928) : un premier coefficient d'*abondance-dominance* (de + à 5), suivi d'un deuxième coefficient de *sociabilité* (de 1 à 5). L'indice de sociabilité, qui améliore à notre avis sensiblement la lisibilité d'un relevé ou d'un tableau, a hélas, pour

des raisons de mode, tendance à être pratiquement abandonné aujourd'hui, malgré un intérêt informatif certain sur la physionomie et la structure horizontale de l'individu d'association, même si ces indications sont rarement exploitées et mises en valeur.

La liste floristique quantifiée est complétée par des indications générales sur la localisation dans l'espace (commune, lieu-dit, éventuellement coordonnées Lambert) et dans le temps (date). Il nous semble très important d'insister ici sur le fait qu'un relevé phytosociologique doit être situé précisément dans le temps; paradoxalement, une habitude à notre avis fâcheuse s'est insidieusement répandue dans la pratique des phytosociologues, qui consiste à "compléter" le relevé, effectué à une date précise, à partir de nouvelles observations faites à une autre saison : nous nous permettons de vivement critiquer ici une telle pratique aujourd'hui très courante, qui nous paraît de nature à donner une image totalement artificielle de l'individu d'association, rassemblant des espèces qui peuvent très bien ne jamais se rencontrer ensemble au même moment, et se développer dans des conditions écologiques (abiotiques et biotiques) radicalement différentes ! Outre la perte totale de signification de la date et des coefficients d'abondance-dominance, nous pourrons encore reprocher à ces relevés hétéroclites de devenir complètement inexploitables pour reconstituer les synusies herbacées intraforestières vernales et estivales (*cf.* § 10.3.).

On ajoute également des indications stationnelles (altitude, exposition, pente, nature du substratum géologique, indications plus ou moins précises sur le sol et sur l'action humaine, etc.) et structurales (recouvrement des différentes strates, la liste floristique quantifiée étant très généralement présentée strate par strate, bien que cette séparation n'ait aucune incidence sur les comparaisons floristiques globales qui déterminent la diagnose des associations végétales).

5.3. LA PHASE SYNTHÉTIQUE

Ayant accumulé un grand nombre de relevés, le phytosociologue devra les trier afin de rassembler ceux "qui se ressemblent plus entre eux qu'ils ne ressemblent aux autres" dans des unités homogènes, les *syntaxons élémentaires*; il devra ensuite comparer ces syntaxons entre eux et les situer dans un système de classification hiérarchique, le *synsystème* phytosociologique. Les étapes de cette phase synthétique ont été abondamment décrites et commentées dans la littérature spécialisée; nous reprendrons essentiellement ici certaines conceptions récentes de la démarche sigmatiste moderne (GUINOCHET 1973, GEHU & RIVAS-MARTINEZ 1981, DE FOUCAULT 1984).

5.3.1. La phase synthétique I : typologie des syntaxons élémentaires

Il revient à DE FOUCAULT (1984) d'avoir démontré que le traitement des données de base (les relevés floristiques) n'aboutit pas directement à la définition des associations végétales comme on le présente classiquement, mais à des unités élémentaires objectives et opératoires, qu'il nomme *syntaxons élémentaires*, dont la typologie s'appuie sur une caractérisation floristique, mais aussi écologique, structurale, chorologique...

5.3.1.1. Les techniques de tri des relevés

Le phytosociologue dispose, pour comparer et trier les relevés, d'une technique d'une incontestable efficacité, malgré sa simplicité de principe, celle des *tableaux*. En effet, le tableau phytosociologique n'est pas seulement, comme aux débuts de la sociologie végétale, un simple mode de présentation des associations végétales (*tableau élaboré*), mais également, surtout à partir des perfectionnements méthodologiques à l'initiative de R. TÜXEN et de ses élèves, une technique particulière-

ment fiable et pertinente de tri et de comparaison des données floristiques.

"Les *tableaux détaillés* sont construits à partir des relevés eux-mêmes selon une double entrée : ligne horizontale pour les espèces, colonne verticale pour les coefficients des relevés" (GEHU & RIVAS-MARTINEZ 1981). On procède par "étapes successives de comparaisons analogiques" (tableau brut, tableau de présence, tableau partiel, tableau ordonné...), en se réservant la possibilité d'écarter les relevés "aberrants" (*i.e.* qui ne trouvent leur place dans aucun tableau), fragmentaires ou hétérogènes. Les relevés anormaux "inclassables" sont archivés et peuvent ultérieurement être réutilisés à la faveur de nouvelles observations.

Les comparaisons peuvent être faites exclusivement à partir de la présence-absence des taxons (comme le préconise GUINOCHET 1973), ou en tenant compte également de leur abondance-dominance (DE FOUCAULT 1984). Sans prétendre trancher cette question délicate, notre expérience personnelle nous incite à penser que la prise en compte des coefficients d'abondance-dominance se justifie surtout, en tant que critère secondaire de discrimination, dans le cas de groupements paucispécifiques.

Une technique de traitement des relevés par ordinateur, l'*analyse factorielle des correspondances*, s'est développée récemment sous l'impulsion de M. GUINOCHET et de ses élèves (*cf.* GUINOCHET 1973). Elle a connu un certain succès en France, où l'on a parfois cru que cette technique numérique automatique allait rendre le travail du phytosociologue plus "objectif". L'expérience a montré, s'il en était besoin, que l'usage de l'ordinateur ne dispense pas de réfléchir et de choisir, bien que l'A.F.C., utilisée de façon intelligente, puisse rendre des services appréciables, surtout dans le domaine des "grandes synthèses" (voir § 5.3.2.2.).

5.3.1.2. La caractérisation floristique des syntaxons élémentaires

A l'issue de l'opération préliminaire de tri, les relevés floristiques sont répartis en tableaux "homogènes" dont chacun, moyennant certaines conditions, permettra de définir un *syntaxon élémentaire* (ou Sy-E, DE FOUCAULT 1984). Le syntaxon élémentaire est donc la plus petite unité floristiquement homogène pouvant être définie par le phytosociologue, à partir d'un ensemble de relevés similaires aux variations aléatoires près.

Pour décrire validement un syntaxon élémentaire du point de vue floristique, un tableau phytosociologique doit répondre à une double exigence de *représentativité* et d'*homogénéité*.

Pour être représentatif de l'*ensemble spécifique complet* du syntaxon élémentaire, le tableau doit tout d'abord posséder un nombre minimum nécessaire de relevés. Celui-ci dépend de nombreux paramètres mais peut généralement être aisément repéré par le plafonnement de la courbe d'accroissement du nombre total d'espèces en fonction du nombre de relevés (TÜXEN 1970, TÜXEN *et al.* 1977) (*cf.* § 8.2.4.). La répétitivité statistique de la combinaison floristique qui correspond à l'*homotonité* (NORDHAGEN 1943) d'un tableau phytosociologique peut être évaluée par différents paramètres (répertoriés dans WESTHOFF & MAAREL 1973). Les plus souvent mentionnés sont l'*indice d'hétérogénéité* (DAHL & HADAC 1941, KLEMENT 1941, BARKMAN 1958) qui se définit comme le rapport entre le nombre total d'espèces et le nombre moyen d'espèces par relevé (*nombre spécifique moyen*), le *quotient de saturation* (TÜXEN 1970, TÜXEN *et al.* 1977) qui est l'inverse du précédent exprimé en % (*cf.* § 8.2.4.), et la *loi de distribution des fréquences* de RAUNKIAER (GUINOCHET 1954, 1955 & 1973, DE FOUCAULT 1979).

L'*histogramme de présence* constitue une application aujourd'hui classique de la loi de RAUNKIAER (1919) aux tableaux phytosociologiques. Dans la terminologie phytosociologique, la *présence* d'un taxon correspond à sa fréquence mathématique dans un tableau; elle peut être représentée par le nombre de relevés du tableau

où le taxon apparaît (*présence absolue*), par un pourcentage par rapport au nombre total de relevés (*présence relative*), ou, le plus souvent, par un chiffre romain, correspondant à une *classe de présence* (classe I de 1 à 20 % de présence relative, classe II de 21 à 40 %, etc.). Pour un tableau homotone, l'histogramme représentant l'effectif des différentes classes de présence possède une forme générale régulière en U ou en J, s'accordant avec "le type I de l'équation généralisée des probabilités de PEARSON" (*cf.* GUINOCHET *op. cit.*).

On qualifie parfois de *constantes* (BROCKMANN-JEROSCH 1907) les espèces présentes dans la moitié au moins des individus d'association relevés. Un syntaxon élémentaire peut donc être partiellement défini par ces éléments communs aux différents relevés qui le représentent.

Il est également défini par la *fidélité* (degré de liaison) relative de certaines espèces (ou taxons de rang inférieur) appelées *différentielles*. Ces éléments constituent les traits distinctifs d'un syntaxon élémentaire par rapport aux autres syntaxons élémentaires. On peut considérer des différentielles *positives* et *négatives*, et énoncer avec DE FOUCAULT (1984, p. 12) "que le Sy-E se définit absolument par ses espèces constantes et relativement par ses espèces différentielles".

Toutefois, c'est bien la totalité des idiotaxons élémentaires constituant l'ensemble spécifique complet du syntaxon élémentaire qui permet d'en donner une définition floristique complète. On peut éventuellement exclure de cet ensemble spécifique complet les espèces *accidentelles, i.e.* dont la présence relative est strictement inférieure à 10% (*cf.* § 8.2.4.).

5.3.1.3. La recherche du déterminisme des syntaxons élémentaires

L'individualisation floristique est une condition nécessaire mais non suffisante pour définir un syntaxon élémentaire. Afin de répondre aux exigences de la théorie "physique" de la phytosociologie (DE FOUCAULT 1984), il est indispensable de cerner les traits caractéristiques du *déterminisme* de chaque syntaxon élémentaire précédemment délimité sur des bases floristiques et statistiques. La recherche de la causalité concerne aussi bien l'écologie (voir § 5.5.3.) que la chorologie, la dynamique, la structure spatio-temporelle et l'histoire de la flore. C'est la conjonction de l'ensemble de ces paramètres qui détermine, conditionne et justifie en effet l'existence du syntaxon élémentaire, conséquence fondamentale de la "loi phytosociologique", qui naît "de la répétition absolue de la relation" (qualitative et statistique) "entre une cause et un effet" (DE FOUCAULT, *op. cit.*, p. 13).

Précisons, car c'est important, qu'il n'est pas question, pour satisfaire à cette exigence, de se livrer à une étude écologique, dynamique, historique, structurale... exhaustive de l'environnement d'un syntaxon élémentaire pour le définir validement. Il suffit de mettre en évidence quelques traits distinctifs essentiels, à la fois partagés statistiquement par l'ensemble des individus d'association qui le représentent (*caractères constants*), et discriminants par rapport aux autres syntaxons élémentaires connus (*caractères différentiels*). Il est donc inutile, à notre avis, dans cette perspective tout au moins, d'alourdir le travail du phytosociologue en imposant un relevé méthodique systématique de paramètres écologiques ou autres (profils et analyses pédologiques, données microclimatiques, etc.), en suivant un plan standard fixé à l'avance, comme le préconisent certains auteurs qui, comme dirait GUINOCHET, "confondant détail et précision", accusent les phytosociologues de faire de l'"écologie sommaire"...(voir § 5.5.4.)

Un syntaxon élémentaire dont on est incapable de préciser au moins quelques caractères écologiques, chorologiques,...

constants et différentiels, devra en toute rigueur être considéré comme *provisoire*. En revanche, il serait illusoire de prétendre tout expliquer de "*la*" *cause* d'un phénomène naturel au si complexe qu'un syntaxon élémentaire ! Ici encore, l'expérience et l'intuition du phytosociologue joueront un grand rôle pour lui permettre de reconnaître efficacement, parmi l'extrême diversité des facteurs possibles (notés sur le terrain avec les relevés floristiques ou compulsés dans la littérature), ceux qui permettent d'expliquer l'occurence d'un syntaxon donné en un lieu et à un moment donné. Souvent, des études spécialisées complémentaires, écologiques, structurales, historiques ou dynamiques, parfois longues et laborieuses, devront être entreprises afin de démontrer ou de préciser l'importance de certains facteurs discriminants suspectée par le phytosociologue.

5.3.2. La phase synthétique II : élaboration du synsystème

Arrivé au terme de la typologie des groupements végétaux qu'il s'est proposé d'étudier, le phytosociologue dispose d'un ensemble de syntaxons élémentaires définis représentant autant de types statistiquement homogènes vis-à-vis de la composition floristique et de leur déterminisme global. Il lui reste à situer chacun d'eux par rapport à un système de classification hiérarchique dont l'unité fondamentale de base est l'*association végétale*.

5.3.2.1. L'association végétale et ses variations

Selon l'acception orthodoxe illustrée par la définition de GUINOCHET (1973, p. 19), "une association végétale est une combinaison originale d'espèces dont certaines, dites caractéristiques, lui sont particulièrement liées, les autres étant qualifiées compagnes". L'association se distingue donc du syntaxon élémentaire par la participation à son *ensemble spécifique complet* (BRAUN-BLANQUET & PAVILLARD 1928, que GUINOCHET confond improprement avec l'*ensemble spécifique normal* d'un individu

d'association) de certains taxons (espèces, sous-espèces, variétés...) qui lui sont exclusivement (*caractéristiques exclusives*) ou préférentiellement (*caractéristiques électives* et *préférantes*) liés. Autrement dit, un syntaxon élémentaire ne pourra être assimilé à une association et baptisé comme tel que s'il possède en propre au moins une espèce caractéristique. Dans le cas contraire, il ne s'agira que d'une *subdivision* d'une association.

Cependant, cette définition théorique apparaît aujourd'hui de plus en plus difficile à appliquer de façon rigoureuse. A mesure que la connaissance des groupements végétaux s'améliore, on est contraint de reconnaître que les véritables caractéristiques sont exceptionnelles et ne permettent pas, dans le cas général, de définir valablement une association, en dehors du cadre restreint d'une région naturelle (notion de *caractéristique régionale* ou *locale*). On a alors tendance à négliger l'importance des caractéristiques dans la définition de l'association au profit de ses propriétés, qui s'appliquent davantage au syntaxon élémentaire tel que nous l'avons défini, qu'à l'association végétale qui n'est pas, en toute rigueur, élémentaire et "homogène", puisqu'elle est susceptible de variations; il est intéressant, pour illustrer cette tendance, de citer la dernière définition donnée de l'association par GEHU et RIVAS-MARTINEZ (1981, p. 6) : "L'association végétale, unité élémentaire de la phytosociologie est donc, comme l'espèce, un concept abstrait qui se dégage d'un ensemble d'individus d'association possédant en commun à peu près les mêmes caractères floristiques, statistiques, écologiques, dynamiques, chorologiques et historiques."

Selon la conclusion de DE FOUCAULT (1984), "il faut admettre que l'association végétale résulte d'une interprétation personnelle, qu'elle demeure une entité à définition arbitraire; il n'y a pas moyen d'en trouver une définition opérationnelle (...) C'est au scientifique d'interpréter les Sy-E qu'il estime bien définis en termes d'association végétale ou de variations d'association".

Néanmoins, et malgré ces difficultés, l'association végétale reste et doit rester l'unité de base à partir de laquelle s'édifie le synsystème. Dans la pratique, une association regroupera généralement plusieurs syntaxons élémentaires suffisamment proches floristiquement pour constituer une entité fonctionnelle et douée de certaines propriétés intrinsèques, car même s'il est difficilement définissable par des critères opératoires absolus, le concept d'association n'est pas moins objectif que le concept d'espèce. En tant qu'unité de classification, l'association sera donc définie par ses caractéristiques propres quand elles existent, les caractéristiques des unités supérieures (voir § 5.3.2.2.), et par un lot d'espèces différentielles et constantes (*cf.* § 5.3.1.2.).

Les subdivisions de l'association sont la *sous-association*, la *variante* et le *faciès* (variation mineure liée à la dominance d'une ou deux espèces). On considère souvent aujourd'hui certaines entités chorologiques (*races*), dynamiques (*phases*) ou anthropiques (*sylvofaciès* au sens de RAMEAU 1985a), comme des subdivisions syntaxonomiques à part entière de l'association. Cette déviation nous paraît contestable du point de vue théorique, car elle corrompt la nature des syntaxons en leur assignant une signification rigide et arbitraire. Nous pensons que ces concepts, pour fructueux qu'ils soient, peuvent s'appliquer à différents rangs syntaxonomiques (depuis la variante jusqu'à l'alliance, voire plus !), en tant que concepts explicatifs basés sur une interprétation de ceux-ci, et ne doivent pas s'y substituer. Pratiquement, leur utilisation comme syntaxons de rang inférieur à l'association, d'ailleurs dépourvus de rang hiérachique précis et de support nomenclatural normalisé, ne fait que compliquer la désignation des unités de végétation (syntaxons élémentaires).

5.3.2.2. Hiérarchisation des syntaxons

Après avoir circonscrit chaque association végétale d'après sa composition floristique globale et l'amplitude de variation

des facteurs du déterminisme de l'ensemble des syntaxons élémentaires qui la constituent, il restera à comparer ces syntaxons entre eux afin de construire un synsystème selon une démarche ascendante et inductive.

Pour ce faire, on adaptera les techniques employées pour la typologie des syntaxons élémentaires. La technique des *tableaux synthétiques* consiste à comparer et trier les colonnes de présence issues des tableaux détaillés des syntaxons élémentaires ou des associations. Ces tableaux synthétiques permettent de mettre en évidence les affinités floristiques entre syntaxons, et justifier le regroupement des associations en *alliances*, lesquelles peuvent être réunies en *ordres*, eux-mêmes regroupables en *classes*.

Cette opération de hiérarchisation peut être effectuée directement à partir des relevés floristiques à l'aide des techniques d'ordination. La plus utilisée est l'*analyse factorielle des correspondances* (*cf.* GUINOCHET 1973), qui permet de représenter dans un espace multidimensionnel les affinités entre relevés, et d'individualiser ainsi plus ou moins nettement des groupes de relevés (ou d'espèces), assimilables à des syntaxons. Malgré tout son intérêt, cette technique ne résout cependant pas les problèmes d'interprétation et de choix, puisque, d'une part, le rang syntaxonomique des ensembles ainsi repérés n'est pas précisé, pas plus, d'autre part, que les limites à assigner aux "nuages" de relevés ou d'espèces, dont le nombre et les contours précis restent arbitraires. Bien qu'on ait tenté d'améliorer le pouvoir résolutoire de l'A.F.C. grâce à l'utilisation de certains algorithmes de "coupures automatiques", il semble qu'aucune technique automatisée n'ait encore pu remplacer l'appréciation synthétique du phytosociologue expérimenté. Seul le développement de "systèmes experts" spécifiques (GANASCIA 1985), nés des nouveaux concepts de l'"intelligence artificielle", devraient permettre, à l'avenir, de contrôler la part de subjectivité qui anime la démarche habituelle du phytosociologue, en se basant sur une analyse en profondeur des mécanismes abstraits de la pensée et des jugements du chercheur.

Dans les faits, effectivement, les comparaisons floristiques statistiques à elles seules ne peuvent suffire à définir et délimiter des syntaxons. Bien que toute coupure synsystématique doive obligatoirement être justifiée par des différences sensibles de composition floristique, d'autant plus grandes que la coupure se situe à un rang hiérarchique élevé, quand plusieurs solutions de classification sont possibles sur des bases purement floristiques, il conviendra de choisir celle qui est la plus logique vis-à-vis de la *structure* (WESTHOFF 1967), de la *chorologie*, de l'*écologie* et de la *dynamique*. Le problème a été remarquablement résumé par TÜXEN (1950) : "Pour le regroupement des associations en unités supérieures (alliance, ordre, classe), qui doivent se succéder inductivement du bas vers le haut, en premier lieu est déterminante l'affinité floristique, *i.e.* la correspondance dans la composition floristique; pourtant *tous les caractères historico-géographiques et génétiques* reconnaissables dans les associations doivent être considérés ensemble, pour créer des unités autant que possible naturelles et applicables dans plusieurs sens".

Il est instructif de constater à ce propos que les objectifs de la synsystématique sigmatiste s'avèrent homologues de ceux de la *systématique phylogénétique* moderne (HENNIG 1950, JANVIER *et al.* 1980) : la méthode du *cladisme* repose sur la hiérarchisation des caractères des taxons selon leur signification évolutive; seuls sont pris en considération les caractères communs "évolués" ou *apomorphes*, les caractères "primitifs" ou *plésiomorphes* étant négligés, pour établir le degré de parenté entre espèces, et légitimer les coupures systématiques par leur déterminisme phylogénétique. Le problème est le même pour le phytosociologue qui doit classer les syntaxons sur la base de leur déterminisme, la difficulté étant ici que les agents de ce déterminisme sont très diversifiés, et que la hiérarchisation des caractères (espèces) selon leur "valeur informative" s'avère délicate.

On comprend dès lors que les discussions sur le synsystème constituent la source de débats passionnés entre phytosociologues, suivant l'importance que chacun apporte à tel ou tel as-

pect du déterminisme. On ne peut que s'incliner devant la sage opinion de BRAUN-BLANQUET (citée par WESTHOFF 1967) : "There are no right and wrong systems, only good and bad ones".

D'après DE FOUCAULT (1984), "le synsystème phytosociologique possède tous les caractères d'une théorie représentative selon DUHEM : classification des lois (...); reconnaissance des lois (...); prévisions de lois inconnues (...)". Il s'agit donc bien davantage qu'une simple classification de formes. Comme toute théorie scientifique, le synsystème, pour être valide, doit être réfutable (selon POPPER). Autrement dit, le synsystème ne doit pas être considéré comme une structure figée et définitive (dogme), mais au contraire comme une structure souple et évolutive, un instrument de travail permettant une présentation synthétique de l'état des connaissances à un moment donné de l'évolution de notre science.

Une certaine "désacralisation" du synsystème nous semble nécessaire aujourd'hui pour répondre aux objectifs scientifiques fondamentaux de la phytosociologie sigmatiste. Le problème de la stabilité du synsystème est en fait essentiellement pragmatique, des bouleversements incessants de celui-ci pouvant porter préjudice à certaines applications à court terme. On peut espérer néanmoins que les progrès de la phytosociologie aboutissent à plus ou moins long terme à un synsystème à peu près stabilisé.

5.3.2.3. La nomenclature phytosociologique

Comme toute taxonomie, la syntaxonomie phytosociologique sigmatiste exige une nomenclature, *i.e.* un ensemble de règles précises permettant de nommer et de désigner sans ambiguïté les syntaxons définis par la méthode explicitée dans les pages précédentes. En effet, un objet ou un concept n'acquiert une réelle existence collective que s'il peut être nommé. Un *Code de nomenclature* (BARKMAN *et al.* 1976) régit désormais la création des noms nouveaux de syntaxons. Sans entrer dans les détails des règles édictées par ce Code, rappelons que les noms de syntaxons sont formés à partir d'un ou deux noms de taxons

(espèces ou taxons infraspécifiques) de plantes participant à l'ensemble spécifique complet de la diagnose originale du syntaxon (dans le cas où deux noms d'espèces sont utilisés, le premier doit être choisi de préférence parmi les caractéristiques, le second parmi les dominantes), ce nom latin étant suivi du nom du découvreur et de l'année de la publication valide du syntaxon. Le rang hiérarchique du syntaxon est précisé par le suffixe qui termine le dernier radical générique : *-etosum* pour les sous-associations, *-etum* pour les associations, *-ion* pour les alliances, *-etalia* pour les ordres, *-etea* pour les classes. Dans le cas où des niveaux intermédiaires sont nécessaires, on peut utiliser les suffixes *-enion* (sous-alliances), *-enalia* (sous-ordres), *-enea* (sous-classes).

5.4. DÉVELOPPEMENTS RÉCENTS DE LA MÉTHODE SIGMATISTE

Sans entrer dans les détails, il est intéressant de dresser un rapide panorama des orientations récentes de la phytosociologie sigmatiste de ces vingt dernières années, ainsi que des nouveaux débouchés, dans le domaine fondamental ou appliqué, des méthodes de cette science. Nous insisterons surtout sur les points qui nous paraissent les plus importants et les plus significatifs, et notamment ceux qui sont susceptibles d'éclairer les amendements conceptuels et méthodologiques que nous proposerons ultérieurement (chapitres 7 et 8).

5.4.1. Les tendances récentes de la phytosociologie sigmatiste

Il faut tout d'abord insister sur l'importance des relations internationales entre phytosociologues pour le développement des idées et la confrontation des méthodes et des résultats. Les organisations internationales, telles que l'Association Amicale Internationale de Phytosociologie et l'Association Internationale pour l'Etude de la Végétation, qui regroupent

la quasi-totalité des phytosociologues du monde entier, jouent aujourd'hui un rôle moteur dans les échanges scientifiques et la diffusion des travaux sigmatistes (organisation de fréquents colloques thématiques, publications...).

En ce qui concerne les orientations générales, on constate aujourd'hui un souci de privilégier une certaine approche "écologique" des groupements végétaux, les aspects chorologiques et historiques étant parfois considérés comme secondaires. En France notamment, le succès de la pédologie a influencé sensiblement la pratique phytosociologique, surtout en milieu forestier. Du point de vue théorique, on insiste de plus en plus sur la nécessité d'assigner aux syntaxons une signification écologique précise (DE FOUCAULT 1985, RAMEAU 1985a).

D'autre part, on assiste à une tendance générale à prendre en compte la *structure*, sous ses différents aspects : structure spatiale horizontale ("pattern") et verticale (stratification), structure temporelle (phénophases), types biologiques et morphologiques, etc.. WESTHOFF (1967) a bien analysé comment l'Ecole sigmatiste a progressivement assimilé les faits structuraux dans sa démarche synsystématique (voir § 7.2.2.).

GEHU (1980) a bien dégagé les traits essentiels du perfectionnement et de l'affinement de la méthodologie sigmatiste qui caractérisent les dernières décennies. Selon cet auteur, les progrès les plus décisifs proviennent d'une plus grande finesse dans la phase analytique de prise des relevés floristiques sur le terrain (recherche de l'homogénéité écologique et structurale, voir § 5.2.2.) : "D'un point de vue général, l'amélioration de la concordance entre la liste phytosociologique et le milieu est susceptible de lever les incompréhensions historiques entre phytosociologues et écologistes". Cet affinement analytique des relevés, allié au perfectionnement des techniques de traitement des données (tableaux, ordination), a fait évoluer considérablement le synsystème phytosociologique.

Ces perfectionnements méthodologiques, joints à l'extension

géographique des connaissances phytosociologiques, ont entraîné "un certain infléchissement des concepts de base" (GEHU 1980) : diminution de l'importance des espèces caractéristiques dans la définition de l'association (*cf.* § 5.3.2.1.), conception structurale et écologique plus étroite de l'individu d'association (*cf.* § 7.2.2.). L'introduction par DE FOUCAULT (1984) du concept de syntaxon élémentaire est une confirmation formelle de l'insuffisance de la notion d'association en tant que concept unique de la sociologie végétale.

5.4.2. La symphytosociologie

Ce sont au départ des préoccupations "paysagères" qui ont incité récemment certains botanistes (SCHMITHÜSEN 1968, TÜXEN 1973) à envisager la possibilité d'étendre la méthode sigmatiste à l'analyse inductive des "complexes de groupements végétaux" (BRAUN-BLANQUET & PAVILLARD 1928). Les bases méthodologiques de la "symphytosociologie" naissante proposées par TÜXEN en 1973 serviront de point de départ à d'assez nombreux travaux (BEGUIN & HEGG 1975 & 1976, GEHU 1976, 1977, 1978a & 1978b, GEHU & GEHU-FRANCK 1978a, RIVAS-MARTINEZ 1978, ZOLLER, BEGUIN & HEGG 1978, TÜXEN 1978b, J. TÜXEN 1978, WILMANNS & TÜXEN 1978, MERIAUX & GEHU 1978, HEGG & SCHNEITER 1978, BEGUIN, THEURILLAT & BUECHE 1982, FELZINES 1982, GEHU & GRANDTNER 1982...) et articles de fond (GEHU 1974, 1979 & 1980, RIVAS-MARTINEZ 1976, TÜXEN 1977, 1978a & 1979, PIGNATTI 1978, BEGUIN, GEHU & HEGG 1979, GEHU & RIVAS-MARTINEZ 1981, JULVE 1985a & 1985b).

L'objectif de la symphytosociologie est "d'étudier les *associations d'associations* et les complexes de groupements au sein d'unités spatiales homogènes" (GEHU & RIVAS-MARTINEZ 1981). La difficulté est de trouver des critères objectifs d'homogénéité à l'échelle du paysage; selon les critères utilisés, on distinguera deux unités fondamentales : la sigmassociation et la géosigmassociation.

La *sigmassociation* (ou *sigmetum* ou *synassociation*) "correspond à l'expression spatiale quantifiée de tous les groupements végétaux d'une même série à l'intérieur d'une unique *tesela* c'est-à-dire d'un territoire suffisamment homogène écologiquement et dynamiquement pour ne porter qu'un seul groupement mûr (climax)" (GEHU & RIVAS-MARTINEZ 1981). Le critère d'homogénéité est donc ici l'*isopotentialité* : seuls les syntaxons (ou fragments de syntaxons) appartenant à une même végétation potentielle naturelle actuelle (TÜXEN 1973) pourront, en toute rigueur, être désignés comme des éléments d'une sigmassociation. Cependant, GEHU (1979) précise que les relevés d'individus de sigmassociations ("sigmarelevés") "comprendront non seulement les groupements climaciques et leurs différentes étapes de substitution présentes, mais encore les communautés liées à une artificialisation profonde (...) ou encore, si possible, celles dites conditionnées (par exemple végétation bryo-lichénique forestière) ou spécialisée extraclimacique (groupements de blocs rocheux isolés, par exemple)". L'expérience prouve que ce critère de potentialité unique, malgré son intérêt théorique, est un obstacle important à l'analyse objective des complexes de végétation, en raison de son caractère hypothétique dans le cas général. Il suppose en effet la connaissance préalable parfaite, non seulement des syntaxons élémentaires d'une région naturelle, mais aussi de l'ensemble des relations syndynamiques qui les unissent. Or, ces relations complexes ne peuvent être établies en toute rigueur à partir des seules observations synchroniques, et requièrent des études diachroniques longues et précises, rarement effectuées. Les difficultés pratiques de l'application stricte de la définition de la sigmassociation ont été analysées par JULVE (1985a & 1985b), qui propose de considérer conjointement différents critères (structuraux, sociologiques, dynamiques, physionomiques, écologiques, topographiques) pour délimiter un individu de *sigmetum* homogène; en particulier, cet auteur considère "la potentialité structuralement dominante du paysage", en rapportant "les groupements observés au groupement potentiel le plus complexe structuralement, afin de délimiter le sigmarelevé" (JULVE 1985b).

La *géosigmassociation* (ou *geosigmetum*) "correspond à l'expression spatiale quantifiée de tous les groupements végétaux (réunis ou non en *sigmetum*) d'une *catena*, c'est-à-dire appartenants, au sein d'une même grande unité géomorphologique, à un ensemble de *tesela* voisines et en contact" (GEHU & RIVAS-MARTINEZ 1981). Ce concept s'est progressivement dégagé de celui de sigmassociation : primitivement conçu comme un palier d'intégration supérieur (complexe spatial de sigmassociations selon TÜXEN 1978a), il s'est avéré correspondre à une notion plus opérationnelle, notamment dans le cas des végétations complexes du littoral, où "les lignes (ou ceintures) successives de végétation spécialisée correspondent chacune à autant de potentialités téléscopées" (GEHU 1979), ou des régions montagneuses, où la végétation se présente presque toujours sous forme de mosaïque aux potentialités très variées (HEGG & SCHNEITER 1978). Le critère d'homogénéité géomorphologique permettant de définir la géosigmassociation, en raison du choix arbitraire de l'échelle de perception qu'il implique, ne manque pas d'être lui-même entaché d'une certaine subjectivité; pour délimiter les individus de géosigmassociations, on devrait, selon nous, déterminer les "grandes coupures géomorphologiques", non en fonction de choix *a priori*, mais en fonction de seuils de discontinuités phytosociologiques déterminés expérimentalement grâce à des méthodes de transects linéaires orientés (GILLET 1985a).

La méthodologie de la symphytosociologie, qui n'est finalement qu'un prolongement de la phytosociologie sigmatiste, est une extrapolation de la méthode sigmatiste appliquée aux combinaisons de syntaxons élémentaires. La *phase analytique* consistera à choisir et délimiter des surfaces homogènes et représentatives à l'intérieur des *individus de sigmassociations* ou *de géosigmassociations*, afin d'y effectuer des "sigmarelevés", *i.e.* des listes de syntaxons élémentaires quantifiés par un coefficient d'abondance-dominance et un coefficient de "forme" (voir § 8.3.). La *phase synthétique* consistera à comparer statistiquement les sigmarelevés (par la technique des tableaux), afin de définir, nommer, classer et hiérarchiser les *sigmataxons*

(sigmassociations, sigmalliances, sigmordres, sigmaclasses) ou les *géosigmataxons* (géosigmassociations, géosigmalliances, géosigmordres, géosigmaclasses).

Les promoteurs de la symphytosociologie ne se sont pas privés de souligner l'intérêt considérable de cette innovation. Le principal avantage, bien perçu par GEHU (1979), "est certainement de permettre un travail aux échelles les plus variées, des plus grandes aux plus petites, sans jamais perdre la moindre information". Outre les implications très prometteuses de cette approche pour la "science des paysages" (cartographie de la végétation à toutes les échelles, avec une précision et une valeur informative inégalées, comparaisons de types de paysages végétaux à l'échelle mondiale...), nous insisterons personnellement sur un aspect fondamental du point de vue théorique : la possibilité nouvelle pour la phytosociologie sigmatiste de disposer de *plusieurs niveaux* de classification hiérarchique, correspondant à plusieurs *paliers d'intégration* successifs des données, permettant de rendre compte, selon une démarche inductive, des différentes échelles de complexité d'organisation de la végétation (voir GILLET 1985b et § 7.3.3.).

5.4.3. Les extensions de la méthode sigmatiste

Sortant du cadre même de la phytosociologie, la méthode sigmatiste a pu être appliquée à d'autres objets d'étude que la végétation. On peut s'étonner que cette méthode n'ait été à ce jour qu'exceptionnellement utilisée par les zoologistes étudiant les *zoocoenoses*. Plusieurs difficultés peuvent expliquer ce désintérêt : les communautés animales sont généralement très fluctuantes, mobiles et rarement directement visibles, elles nécessitent des techniques d'échantillonnage sophistiquées, elles ne peuvent être étudiées qu'à partir de groupes taxonomiques restreints (taxocoenoses). D'autre part, il semble que les spécialistes d'écologie animale soient davantage attirés par des recherches "quantitatives" (biomasse, indices de diversité...) que par la description et l'explication "qualitatives"

des types de communautés. Quelques travaux montrent néanmoins que la méthode sigmatiste pourrait facilement être transposée, avec de légers amendements, à l'étude de certaines zoocoenoses sédentaires (travaux de BONNET 1964 sur les Thécamoebiens, d'AMIET 1967 sur les Coléoptères terricoles, de SACCHI 1952 sur les Gastéropodes Pulmonés terrestres, de PASSARGE 1981 & 1984 sur les Oiseaux et les Lombrics, etc.).

Une transposition originale de la méthode sigmatiste a été récemment tentée pour l'analyse des paysages urbains et ruraux (CLAISSE 1977, CLAISSE & GEHU 1978). Cette approche permet d'établir une typologie et une hiérarchisation des types de "couverts urbains" ou "associations urbaines", expressions du "milieu" économique, social et politique.

Les méthodes phytosociologique (H. et B. DE FOUCAULT 1980) et symphytosociologique (GEHU & GEHU-FRANCK 1978b) ont pu être appliquées à la comparaison des exploitations et paysages ("sigmagrocoenoses") agricoles. On peut alors établir des corrélations entre la végétation potentielle naturelle et les types d'agriculture.

B. DE FOUCAULT (1984) a même tenté d'appliquer la méthodologie sigmatiste à la typologie des climats atlantiques européens. Le système hiérarchique proposé montre en particulier les affinités entre les différents types de climats atlantiques et les climats méditerranéens. D'intéressantes corrélations avec la synchorologie phytosociologique sont également démontrées.

Ces quelques exemples d'extensions de la méthode phytosociologique à des domaines d'étude très variés montrent bien sa puissance heuristique et sa souplesse d'utilisation.

5.4.4. Les applications de la phytosociologie sigmatiste

Si les objectifs de toute activité scientifique sont fondamentalement cognitifs et abstraits, il n'en est pas moins vrai que le rayonnement et l'impact social d'une science se mesurent surtout par l'importance de ses applications réelles et potentielles. Or, en ce domaine, la phytosociologie se révèle aujourd'hui particulièrement digne d'intérêt dans différents secteurs d'applications : environnement, agriculture, sylviculture...

C'est dans le domaine de la protection et la gestion du patrimoine naturel que les applications de la phytosociologie sont aujourd'hui les plus nombreuses. On ne s'en étonnera pas puisque la méthode est particulièrement adaptée à la description des milieux naturels et à l'évaluation des richesses floristiques et biocoenotiques. Des expertises phytosociologiques sont fréquemment requises pour des études d'impact (voir par exemple RAMEAU 1979, GILLET 1982b, GILLET *et al.* 1981), préliminaires à des travaux d'aménagement et d'urbanisme. Les études préalables de remembrements agricoles font intervenir de façon privilégiée la végétation actuelle et potentielle (RAMEAU & ROYER 1979).

Des monographies phytosociologiques, incluant souvent une cartographie à grande échelle des groupements végétaux, sont indispensables pour optimiser et justifier la délimitation de futures réserves naturelles (voir par exemple GILLET & MICHALET 1984, GILLET, LHOTE & TRIVAUDEY 1984).

Les données phytosociologiques peuvent permettre, en s'aidant d'une méthodologie appropriée, l'évaluation phytocoenotique de l'artificialisation des paysages (LONG 1974, GEHU & GEHU-FRANCK 1979, JULVE 1984), directement applicable à divers problèmes de gestion et d'aménagement du territoire.

La *cartographie* de la végétation est, depuis longtemps, un débouché important de la phytosociologie. Les apports de la symphytosociologie permettent aujourd'hui d'adapter les unités cartographiées à l'échelle d'investigation (associations dominantes pour le 5000e ou le 10000e, sigmassociations ou géosigmassociations pour le 25000e, le 50000e, voire le 100000e). Les cartes phytosociologiques peuvent servir de base pour la réalisation de cartes thématiques (étages de végétation,

végétation potentielle, formations végétales, répartition potentielle de certains taxons, biotopes, sensibilités des milieux naturels, *cf.* GILLET *et al.* 1984). La cartographie de la végétation ne se justifie pas seulement par son intérêt dans le domaine appliqué : d'un point de vue fondamental, elle présente un intérêt considérable, en permettant d'une part de tester les unités abstraites (syntaxons, sigmataxons, géosigmataxons élémentaires) définies par la méthodologie sigmatiste (intérêt expérimental), et d'autre part de fournir des documents précieux pour la compréhension des relations spatiales entre les unités concrètes de végétation (intérêt heuristique).

Dans le domaine de la sylviculture, l'approche phytosociologique joue aujourd'hui un rôle de premier plan dans la *typologie des stations forestières* (RAMEAU 1985a & 1985b, GILLET 1985b), tout au moins en France. La station forestière est l'unité concrète où s'effectue l'échantillonnage phytoécologique, *i.e.* une étendue de terrain, homogène dans ses conditions topographiques, mésoclimatiques, pédologiques, dans la composition floristique et la structure de la végétation spontanée; une station forestière justifie pour une essence déterminée une sylviculture précise avec laquelle on peut espérer une productivité comprise entre des limites déterminées. L'individu d'association forestière représenté au niveau de chaque station sert de point de départ pour la caractérisation des types de stations, définis conjointement à partir de données écologiques (surtout pédologiques) et dynamiques ("chronoséquences végétales", sylvofaciès...) précises. Parmi les "catalogues" de stations forestières les plus fortement imprégnés de l'esprit sigmatiste, on peut citer, par exemple, BIDAULT *et al.* 1980, BEAUFILS & RAMEAU 1984, CHOUFFOT & RAMEAU 1985, CHARNET 1984, DUBURGUET & GILLET 1986.

Pour terminer ce très rapide et partiel aperçu des applications actuelles de la sociologie végétale sigmatiste, il convient d'évoquer la contribution qu'elle peut apporter aux problèmes spécifiques de sciences voisines telles que la géographie physique et humaine, la biogéographie, la biocénotique, la synécologie fonctionnelle, l'autoécologie, la pédologie, la chronoécologie, la palynologie, la biosystématique végétale, etc.

5.5. FONDEMENTS ÉPISTÉMOLOGIQUES DE LA PHYTOSOCIOLOGIE SIGMATISTE

L'approche sigmatiste de la végétation a connu et connaît encore aujourd'hui un succès indéniable dans une grande partie du monde; seuls les pays anglo-saxons restent assez réticents face aux concepts et aux méthodes sigmatistes. Alors que certains pays, comme l'U.R.S.S. où les pays scandinaves, se sont largement imprégnés de l'"esprit" sigmatiste aux dépens de leurs traditions respectives (voir chapitre 6), on peut s'étonner qu'en France, par exemple, la phytosociologie sigmatiste soit passablement ignorée par les institutions scientifiques officielles, ce qui rend la situation de la recherche dans ce domaine de plus en plus précaire. En dehors de toutes considérations idéologiques, politiques et historiques qui, malgré leur importance indéniable, ne sauraient par prudence être abordées ici, le problème des raisons de cette apparente contradiction nous incitent à nous interroger sur les fondements épistémologiques de notre science. Il ne s'agit pas pour nous, précisons-le bien, de "démonter" toutes les nombreuses critiques dont a fait l'objet la phytosociologie, afin de "justifier" l'existence même de cette science (une science se justifie en effet d'elle-même par ses objectifs fondamentaux). Notre propos sera plus modeste : il s'agira de nous interroger sur le bien-fondé de certaines critiques utilisées par les détracteurs de notre approche, dans la mesure où ces critiques peuvent éclairer, et éventuellement améliorer notre comportement scientifique de phytosociologue. On ne trouvera donc ici ni apologie, ni condamnation d'une supposée "doctrine" sigmatiste. Les quelques réflexions qui vont suivre se baseront sur certaines critiques fondamentales adressées à la phytosociologie, à l'exclusion des critiques purement formelles basées sur des malentendus de vocabulaire, ou sur une connaissance imparfaite du sujet, quand il

ne s'agit pas de pur parti pris (analysées en détail par GUINOCHET 1973). Ces critiques de fond, qu'elles soient justifiées ou non, ont en effet l'intérêt de nous permettre de prendre un certain recul face à notre discipline, recul nécessaire à une quelconque approche épistémologique de ses fondements logiques et de sa cohérence interne.

5.5.1. Le choix du qualitatif

En premier lieu, nous avons vu (§ 5.1.) que les objectifs de la phytosociologie sigmatiste se référaient à un objet d'étude abstrait, l'association végétale, dont la manifestation concrète (phénomène élémentaire) est l'individu d'association. Ces deux notions fondamentales ont une nature essentiellement *qualitative*. La phytosociologie sigmatiste s'intéresse en effet aux combinaisons de taxons et à leur déterminisme, même si elle utilise, à différents niveaux de la méthode, certains critères semi-quantitatifs (abondance-dominance, sociabilité, "degré de présence"...) et des techniques statistiques.

On a pu précisément reprocher à cette méthode son attachement aux aspects qualitatifs des phénomènes, en faisant valoir qu'une science "évoluée" se devait de "dépasser" le stade de la description qualitative des phénomènes et s'orienter vers une approche quantitative des lois qui permettent de les expliquer. Cette conception de la science, héritée de la tradition de la physique classique, a puissamment influencé les orientations de la recherche internationale, surtout sous l'impulsion de la "mode" anglo-saxonne : elle postule en substance que tout phénomène naturel peut être réduit à un modèle mathématique défini sur des bases quantitatives.

Or, on se rend compte aujourd'hui, dans des domaines aussi variés que les sciences humaines, la physique théorique moderne ou même les mathématiques (théorie des catastrophes de R. THOM , etc.), des limites de cette conception. Les modèles quantitatifs, même très sophistiqués, ne permettent pas de donner une représentation valable de phénomènes très complexes comme le comportement humain, le fonctionnement d'une société, la structure d'une langue, les conditions physiques à l'origine de

l'univers, la dispersion de la fumée d'une cigarette ou l'apparition d'une association végétale. Le développement de "modèles qualitatifs" s'avère alors bien plus enrichissant et fidèle aux objets comme aux objectifs des sciences qui se proposent de les décrire et les expliciter, sinon les expliquer.

Puisque la phytosociologie sigmatiste cherche à établir un système de lois qualitatives statistiques, une "théorie représentative" au sens de DUHEM, puisqu'elle est une "physique" dont les "détecteurs" sont les végétaux (DE FOUCAULT 1985), le choix d'un modèle qualitatif nous paraît fondé épistémologiquement. Cela n'empêche pas, bien au contraire, d'utiliser avec profit les techniques "quantitatives" statistiques pour aborder certains problèmes spécifiques d'échantillonnage et de traitement des données (GUINOCHET 1973).

5.5.2. Objectivité et subjectivité

Nous avons souligné précédemment l'importance de l'interprétation individuelle vis-à-vis des nombreux *choix* qui jalonnent la pratique du phytosociologue. On n'a pas manqué de critiquer cette attitude *subjective*, en la présentant comme une atteinte à la sacro-sainte *objectivité* scientifique. Pourtant, il n'est même plus besoin de citer BACHELARD pour justifier le fondement épistémologique du *choix* dans la démarche scientifique : choix de l'objet d'étude, choix des paramètres, choix d'une stratégie d'échantillonnage, choix d'un protocole expérimental, choix d'un modèle théorique, etc... Encore faut-il que ces choix soient motivés, explicités et cohérents entre eux.

Qu'en est-il des choix du phytosociologue ? Rappelons que celui-ci choisit d'abord un territoire d'étude et un thème. A l'intérieur de ces limites, il doit procéder à un échantillonnage (phase analytique) qui impose lui-même un certain nombre de choix, en particulier concernant le plan d'échantillonnage (§ 5.2.1.), l'individu d'association à considérer et la surface à relever à l'intérieur de celui-ci (§ 5.2.2.), le choix des caractères, *i.e.* des catégories de taxons (groupes taxonomiques) à relever. Lors de la phase synthétique, il sélectionne les

relevés avant et pendant leur traitement (pour éliminer les relevés aberrants, fragmentaires ou hétérogènes), il choisit les limites et le rang des syntaxons. D'après DE FOUCAULT (1984), deux critères essentiels guident les choix du phytosociologue aux différentes étapes de son travail : le critère de *répétitivité* ("répétition" des phénomènes élémentaires, *i.e.* des combinaisons floristiques) et le critère d'*intelligibilité* ("compréhension" du déterminisme des syntaxons); le premier critère se justifie par la nature statistique des formes étudiées (aspect "taxonomie"), le deuxième se réfère à l'existence sous-jacente de lois qui relient implicitement les objets (syntaxons) à une causalité (aspect "physique").

Une telle démarche explique que les premières associations décrites soient significativement des groupements fréquents, bien caractérisés floristiquement et écologiquement. La tendance naturelle du chercheur à interpréter les faits nouveaux à partir des faits connus lui permet donc, de proche en proche, d'élargir ses connaissances et de découvrir ainsi de nouveaux phénomènes, que sa "théorie représentative" (le synsystème) devra intégrer. Autrement dit, le phytosociologue à un moment donné est tributaire de l'état des connaissances à ce moment précis, et les "découvertes" éventuelles qu'il pourra faire devront se référer au synsystème préexistant. Ce fonctionnement n'est évidemment pas propre à la phytosociologie, mais il convient d'être conscient de ses limites et de ses dangers. Le principal danger, non négligeable pour le phytosociologue, est d'être tenté de reproduire les schémas préexistants, par une orientation consciente ou inconsciente de ses choix : nous pourrions citer ainsi plusieurs exemples de travaux monographiques (principalement dûs à des débutants) dans lesquels les groupements décrits se calquent sur un schéma synsystématique établi dans des régions voisines, sans tenir compte de l'originalité et des particularités phytosociologiques de la région étudiée, qui ont été manifestement négligées. Une telle attitude est regrettable, car non seulement elle fait obstacle à la découverte, mais elle n'échappe pas à la critique du manque d'objectivité, puisque la description ne correspond pas à l'objet, mais résulte de la projection d'une image subjective. Un tel abus de l'utilisation du choix constitue une limite qu'il ne faudrait jamais perdre de vue : si le chercheur a le droit et le devoir de faire des choix, ceux-ci ne seront pas épistémologiquement fondés s'ils ne sont pas conscients et explicites, et/ou s'ils trahissent la nature de l'objet étudié, ce qui n'est certes pas toujours facile à établir !

Une deuxième limite concerne le fait que le phytosociologue sigmatiste ne rend pas compte de certains faits de végétation, pourtant aisément observables : les transitions, les mélanges, les zones "perturbées" ou "atypiques" sont soigneusement écartées de l'analyse. Le "cas unique" est négligé *a priori* par le phytosociologue qui l'interprète comme un pur produit du hasard, donc sans intérêt. Or l'histoire des sciences fourmille d'exemples de "cas uniques" ou de "phénomènes aberrants" qui ont pu servir de points de départ à de fructueuses théories générales. Nous pensons que la phytosociologie a aujourd'hui les moyens théoriques et le devoir épistémologique de s'intéresser à ces phénomènes qui autrefois pouvaient être considérés comme un obstacle à l'efficacité de la méthode.

Une autre limite est liée à la variabilité individuelle des critères de choix, dont l'origine et les conséquences sont très complexes et réclament quelques commentaires plus détaillés, en relation avec la question du rapport objectivité-subjectivité.

Il convient au préalable de s'interroger sur le sens profond de l'opposition entre *objectivité* et *subjectivité*. Une démarche objective se distingue fondamentalement d'une démarche subjective par le fait qu'elle privilégie l'*objet* par rapport au *sujet* (au sens de KANT, *i.e.* l'être pensant, l'esprit). L'objectivité scientifique se définira donc d'une part par une parfaite adéquation à l'objet étudié, et d'autre part par l'indépendance vis-à-vis des idées et des jugements de l'observateur ou de l'expérimentateur. A l'opposé, la subjectivité repose sur un jugement personnel et partial du sujet, et/ou ne tient pas compte de la réalité sensible de l'objet. De façon simpliste, on associe classiquement l'activité scientifique à l'objectivité et l'activité artistique à la subjectivité.

Pourtant, il est difficile de nier aujourd'hui la composante subjective dans la démarche scientifique car, comme le souligne BACHELARD, "nous avons atteint un niveau de la connaissance où les objets scientifiques sont ce que nous les faisons, ni plus ni moins". Loin d'être un obstacle au progrès des connaissances, la subjectivité est une composante essentielle et "objective" du fonctionnement d'une science, même si le souci d'objectivité doit être une préoccupation constante.

Les catégories phytosociologiques sont des entités objectives si elles obéissent à deux exigences fondamentales : 1) ne pas se baser sur une sélection abusive et déformante des données en fonction de critères pragmatiques sans fondement épistémologique (voir plus haut); 2) pouvoir être redéfinies ou reconnues par d'autres phytosociologues utilisant la même méthode. Cette deuxième condition est nécesaire, mais pas suffisante, puisque, en toute rigueur, elle peut très bien ne traduire qu'une invariance dans la subjectivité ! Cependant, cette composante de l'objectivité étant plus facile à apprécier que la première, on a tendance à la considérer comme un critère opérationnel (GUINOCHET 1973, DE FOUCAULT 1984).

Même en admettant ce point de vue, on se doit de constater que les choix méthodologiques et les catégories phytosociologiques qui en découlent font l'objet d'une grande variabilité individuelle. Chaque phytosociologue, en fonction de ses convictions et de son expérience personnelle, pourra interpréter à sa manière les critères de choix, depuis la prise de relevé jusqu'à la construction du synsystème. Pour limiter cette tendance à la subjectivité, qui est un obstacle à la cohérence du système, la seule solution consiste à obtenir un consensus universel vis-à-vis de la méthodologie à adopter, construite sur des bases théoriques solides, et précisant toutes les étapes du travail phytosociologique. De gros efforts ont été fournis dans ce sens ces dernières années (organisation de colloques internationaux, publication de nombreuses mises au point méthodologiques, élaboration du Code de nomenclature, etc.), mais le problème semble loin d'être résolu.

Parmi les causes de cette variabilité, les traditions nationales (ou régionales) ont joué par le passé un rôle non

négligeable, qui a tendance à se réduire aujourd'hui. Mais la principale cause réside selon nous dans certaines imprécisions théoriques, notamment au niveau de la définition de l'individu d'association par rapport aux différents niveaux d'organisation structurale et écologique de la végétation (voir chapitre 7).

Les conséquences de cette subjectivité tant décriée ne sont pas toutes négatives. Certes, on peut regretter l'instabilité et la multiplicité des synsystèmes, qui résultent de l'affrontement de conceptions antagonistes, mais en même temps, on ne peut nier l'intérêt expérimental de ces confrontations. On peut se désoler de l'absence d'une méthodologie générale et cohérente indépendante du type de milieu et ne laissant aucune liberté d'interprétation au phytosociologue, mais on peut se demander si une telle méthode est raisonnablement possible et même souhaitable : ce n'est pas augmenter la valeur d'une science que de la réduire à une technique, si efficace qu'elle soit. On peut critiquer le phytosociologue qui choisit les relevés qu'il va utiliser pour définir ses unités syntaxonomiques, au risque de se priver d'informations originales et novatrices, mais c'est le seul moyen dont il dispose pour écarter les données hétérogènes et fragmentaires. Nulle science n'est exempte de difficultés de ce genre, et il semble pour le moins raisonnable de juger une science sur d'autres critères que l'objectivité absolue.

Le problème de l'objectivité peut être relié à celui de la reproductibilité et de la communicabilité de l'acte et du fait scientifiques. Comme nous avons déjà pu le remarquer, la pratique phytosociologique requiert de la part du chercheur certaines aptitudes intellectuelles (intuition...) et surtout un apprentissage long et délicat. Il est nécessaire qu'un phytosociologue s'intéresse d'abord à la systématique végétale et qu'il acquière des connaissances approfondies dans ce domaine (cette exigence rebutera nombre d'esprits faussement "modernistes" !). Il devra ensuite s'imprégner des concepts sigmatistes et se former à la méthode phytosociologique; cet apprentissage théorique et surtout pratique nécessite l'intervention d'un maître expérimenté et apte à transmettre son "savoir faire"

et orienter judicieusement les premiers travaux du débutant. L'importance de l'apprentissage "oral" explique le regroupement des phytosociologues autour de personnalités influentes ayant acquis une certaine notoriété dans la discipline. La méthode sigmatiste s'avère difficile à comprendre pour quelqu'un qui ne l'a pas un tant soit peu pratiquée. Beaucoup de critiques qui lui sont adressées, notamment par rapport à l'objectivité, proviennent d'une méconnaissance de la logique intrinsèque de cette science.

On reproche souvent à la phytosociologie son hermétisme, et par là même sa subjectivité puisque cette science apparaît aux yeux de certains comme incapable de communiquer l'essentiel de son savoir sous une forme claire et objective. S'il est vrai que les phytosociologues n'ont guère fourni d'efforts pour vulgariser leur science et la rendre plus accessible, c'est peut-être aussi paradoxalement parce qu'ils ont tendance à négliger certains aspects théoriques touchant à l'interdisciplinarité au profit d'une pratique bien rôdée et quasi-autonome.

5.5.3. Théorie et dogmatisme

Une science rigoureuse a nécessairement besoin de *théories* afin de dépasser l'empirisme et d'organiser ses méthodes et ses connaissances. En phytosociologie, une théorie formelle s'avère indispensable pour définir les concepts abstraits, expliciter le cheminement méthodologique, garantir la précision, la clarté et la cohérence du vocabulaire, favoriser l'enseignement de la discipline (DE FOUCAULT 1984). Notre science a également besoin de construire un modèle théorique synthétique organisé, une "conception du monde" en partie hypothétique (subjectivité), mais sans cesse confrontée aux données expérimentales (objectivité).

Il est normal et souhaitable qu'un scientifique défende le modèle théorique qui sert de cadre et de justification à ses recherches, mais il doit aussi se réserver la possibilité de le modifier plus ou moins profondément, voire d'en changer, pour tenir compte du progrès des connaissances que ce modèle

a lui-même rendu possible. C'est bien ce qui fait dire à POPPER qu'une théorie scientifique digne de ce nom doit être *réfutable*. L'intérêt scientifique d'une théorie est certes lié à sa cohérence interne et vis-à-vis des objectifs et des objets tels qu'ils apparaissent au moment où elle est formulée; mais cette condition n'est pas suffisante : une telle théorie restera stérile si elle n'est pas susceptible de se transformer ou de laisser la place à une autre théorie de valeur plus générale et qui rend mieux compte de l'ensemble des faits d'observation et d'expérimentation.

La phytosociologie est, malgré ses quelques 70 ans d'âge, une science jeune, qui n'a pas encore acquis la souplesse nécessaire pour réaliser un harmonieux compromis entre les exigences de cohérence et les exigences expérimentales. Se sentant menacée, elle réagit par une attitude de défense qui se traduit par un attachement à des principes rigides et par un repli sur elle-même. C'est en tous cas l'analyse qu'en ont faite certains observateurs extérieurs qui reprochent à la phytosociologie sigmatiste un certain *dogmatisme*.

Une théorie devient un dogme quand elle a la prétention de constituer un système définitif, clos et figé. Du point de vue scientifique, une théorie dogmatique est stérile, puisqu'elle n'est susceptible que de s'autoreproduire. Le scientifique doit veiller à ne pas s'enfermer dans un tel système; pour cela, il doit faire preuve d'humilité et d'esprit d'ouverture : la science se fonde sur des doutes, et non sur des certitudes.

Les concepts doivent pouvoir s'adapter au progrès des connaissances, nous l'avons vu pour le cas de l'*association végétale* (§ 5.3.2.1.). La création de nouveaux concepts enrichit le modèle conceptuel, améliore l'efficacité et élargit les possibilités d'une méthode : c'est le cas du *syntaxon élémentaire* (§ 5.3.1.), de la *sigmassociation* et de la *géosigmassociation* (§ 5.4.2.), notions introduites récemment en phytosociologie sigmatiste. Le *synsystème*, qui constitue la "théorie représentative" de notre science, la synthèse des lois phytosociologiques, ne saurait, nous l'avons vu, être considéré comme

une structure figée (§ 5.3.2.2.).

Les tendances récentes de la phytosociologie sigmatiste (*cf.* § 5.4.) démontrent que cette science est aujourd'hui sur la bonne voie, qu'elle montre une réelle volonté d'échapper au dogmatisme qui la menace et de se constituer en une science mûre et adulte, apte à jouer le rôle social qu'on lui conteste parfois. Mais la reconnaissance sociale nécessite de sa part une collaboration à la pluridisciplinarité de la recherche scientifique, la création de connexions entre disciplines représentant l'une des tendances les plus prometteuses de la science contemporaine. Ce qui nous amène à considérer les rapports qui relient la phytosociologie à l'écologie.

5.5.4. Phytosociologie sigmatiste et écologie

La phytosociologie entretient historiquement des rapports privilégiés avec l'écologie. Selon les classifications, on la considère souvent comme une branche de l'*écologie végétale*, ou de la *synécologie descriptive* (DAJOZ 1971). Certains auteurs ont critiqué cette subordination à l'écologie (GUINOCHET 1973, DE FOUCAULT 1984). Au-delà de ces problèmes de classification des sciences, qui perdent de leur intérêt aujourd'hui, il convient de s'interroger sur la manière dont la phytosociologie sigmatiste appréhende l'écologie.

Une première distinction nous paraît en ce domaine essentielle. L'écologie, que DAJOZ (1971) définit comme "la science qui étudie les conditions d'existence des êtres vivants et les interactions de toute nature qui existent entre ces êtres vivants et leur milieu", recouvre en fait deux approches fondamentalement différentes, bien que souvent confondues : l'approche *mésologique* envisage l'analyse directe des facteurs de l'environnement des êtres vivants; l'approche *éthologique* appréhende le milieu tel qu'il est perçu et révélé par les êtres vivants eux-mêmes, *i.e.* par leur *comportement écologique*. Ces deux approches sont complémentaires, la première étant essentiellement analytique, la deuxième synthétique (PAVILLARD 1935).

Nous ne reprendrons pas ici l'excellente démonstration de GUINOCHET (1973) sur la relativité de la notion d'*environnement* ou de *milieu*. Il est nécessaire de préciser d'abord la nature de l'"environné" considéré pour déterminer ensuite les conditions de son environnement. Le phytosociologue s'intéressera uniquement à l'environnement des individus d'associations, et négligera les environnements spécifiques des individus qui le constituent, sachant bien par ailleurs que le comportement écologique de ces individus de différentes espèces n'est jamais rigoureusement identique. Cependant, il postulera que les environnements élémentaires des différents individus d'association d'un même syntaxon élémentaire présentent un certain nombre de caractères communs, permettant de définir et de lui faire correspondre un *type d'habitat* déterminé. Comme nous l'avons précisé plus haut (§ 5.3.1.3.), quelques caractères écologiques synthétiques suffisent dans le cas général pour définir le type d'habitat propre à chaque syntaxon élémentaire.

La démarche du phytosociologue vis-à-vis des conditions d'existence des individus d'associations apparaît donc résolument "éthologique", au sens où nous l'avons défini précédemment : il ne s'intéresse pas à tous les *facteurs* écologiques quantitatifs qui "environnent" les individus d'associations, mais il recherche des *caractères*, souvent synthétiques et qualitatifs (topographie, granulométrie, hydromorphie, trophie...), susceptibles d'être mis en corrélation avec la répartition des organismes végétaux constitutifs. Le milieu est donc perçu à travers le filtre de la végétation. Précisons, avec GOUNOT (1969), que "le milieu dont il s'agit est le milieu tel que la plante le ressent et non pas tel que l'écologiste le décompose pour la commodité de son analyse". En effet, le *milieu biologique* naît d'interactions complexes entre les différents facteurs mésologiques, qui n'agissent pas isolément mais globalement; les fameuses "compensations de facteurs" ne sont, d'après GOUNOT (1969), "qu'une apparence due à un mode artificiel de découpage du milieu en facteurs".

DE FOUCAULT (1985) a récemment proposé une analyse originale des principes et des conséquences d'une telle démarche.

Cet auteur développe l'idée que la végétation constitue pour le phytosociologue un "détecteur physique du milieu", ayant ses caractérisitques propres (seuils absolus d'intensité, sensibilité, pouvoir de résolution). Or, on démontre aisément que le "milieu physique" est fondamentalement hétérogène, dans l'espace et dans le temps, à toutes les échelles de perception (depuis l'infiniment petit jusqu'à l'infiniment grand). Par contre, *du point de vue des végétaux*, le "milieu biologique" pourra être perçu comme relativement *uniforme*, et cette homogénéité relative à l'échelle de réceptivité des organismes dépendra de la taille ou plus précisément de l'"espace vital" des individus concernés (GOUNOT 1956 & 1969, DE FOUCAULT 1985, GILLET 1985a). L'*espace vital* désigne ici l'encombrement, *i.e.* le volume moyen qu'occupe un individu (ou un clone) d'une espèce, à un stade ontogénique donné, et dans les conditions de développement d'un type de groupement végétal déterminé (définition légèrement modifiée d'après GOUNOT 1956, p. 15 & 1969, p. 19).

Puisqu'"il existe une corrélation qualitative positive entre l'intensité de dissymétrie du milieu et la taille des organismes capables de la détecter" (DE FOUCAULT 1985), il apparaît souhaitable, afin d'améliorer les performances physiques des "détecteurs du milieu" que constituent les individus d'associations, de rechercher à les délimiter à l'intérieur de *compartiments structuraux et écologiques isotropes* : un tel compartiment *isotrope* sera défini comme une portion délimitée de la biosphère, formée d'organismes suffisamment proches par leur espace vital et leur biologie pour pouvoir être réunis dans un même habitat, uniforme relativement à leur échelle de perception. Nous aurons à revenir sur les conséquences conceptuelles fondamentales de ces considérations (§ 7.3.1.), mais attardons-nous quelque peu sur les relations entre écologie et structure de la végétation, dont un aspect vient d'être mis en évidence.

A l'origine de la *structure* architecturale de la végétation, interviennent des causes génétiques (plans d'organisation structurale des végétaux), mais également des agents déterminants d'ordre écologique. La végétation possède localement une

organisation morphologique, qui se manifeste par la *stratification* (dimension verticale) et par le *pattern* (dimension horizontale). L'existence de la structure spatiale (et temporelle) résulte d'une loi d'occupation maximale du milieu, sous l'effet conjoint du *comportement écologique* des espèces végétales et de la *compétition intra- et interspécifique* : "La lutte pour la vie, la compétition pour les moyens d'existence et la sélection naturelle qui en résulte, aboutissent à former non seulement un groupement donné d'espèces, mais aussi à en déterminer la structure (...). La structure du groupement permet à une plus grande quantité de plantes de s'établir sur un territoire donné et diminue l'intensité de la compétition" (SUKACHEV 1954).

Mais un aspect fondamental du point de vue phytosociologique de la structure de la végétation est l'*intégration* (GOUNOT 1956), qui résulte de l'action des êtres vivants eux-mêmes sur le milieu. Au sein d'une *biocoenose* donnée, les organismes interagissent et entretiennent entre eux des relations complexes de dépendance ou d'interdépendance, directes (concurrence, prédation, parasitisme, commensalisme, symbiose...) ou indirectes (par l'intermédiaire de modifications du milieu : microclimat, sol...). Cette intégration est responsable de l'unité de la biocoenose et de la création d'un "milieu intérieur" spécifique (SUKACHEV 1954).

Par rapport à la végétation, GOUNOT (1956) propose de distinguer le *milieu exogène* ("tous les éléments du milieu qui préexistent à l'installation de la végétation") du *milieu endogène* ("tout ce qui dans le milieu porte la marque de l'influence de la végétation").

Les relations de dépendance et d'interdépendance jouent un rôle essentiel dans le déterminisme des groupements végétaux, mais également dans la distribution individuelle des taxons. L'importance fondamentale des "facteurs biotiques" ne doit jamais être perdue de vue quand on s'intéresse au comportement écologique d'un taxon dans les écosystèmes naturels. Il est nécessaire à ce niveau de bien distinguer le comportement *autoécologique* d'un taxon, tel qu'on peut l'étudier par une analyse "mésologique" expérimentale (recherche des facteurs écologiques

limitants et des optimums climatiques ou édaphiques) sur des individus ou des populations *isolées*, du comportement *synécologique* du même taxon, tel qu'on peut l'observer dans les biocoenoses naturelles, à l'intérieur desquelles les phénomènes de compétition interspécifique (notamment !) contribuent à modifier parfois considérablement ses conditions d'existence. C'est ainsi, par exemple, que beaucoup d'espèces herbacées ou arbustives forestières du sous-bois, réputées sciaphiles sur la base de leur synécologie, s'avèrent présenter un optimum autoécologique (mesurable par les taux de croissance végétative et de reproduction) nettement héliophile dans des conditions expérimentales artificielles où elles sont à l'abri de la concurrence. (ELLENBERG 1956).

Il est donc absurde de vouloir reconstituer la synécologie d'une communauté végétale par la juxtaposition de l'autoécologie des différentes espèces qui la constituent, comme le suggèrent certaines méthodes basées sur les "groupes écologiques" ou des conceptions "individualistes" (YARRANTON 1967). C'est pourquoi nous pensons que l'approche sigmatiste des "types d'habitat" par le biais des syntaxons élémentaires constitue le moyen le plus efficace et le plus sûr de cerner les potentialités écologiques effectives d'un taxon végétal.

Les phytosociologues ont constaté depuis longtemps que certaines espèces semblaient présenter des populations aux comportements écologiques nettement distincts, malgré l'absence de différenciation morphologique apparente. Depuis, des études biosystématiques précises (dont GUINOCHET 1946 & 1950, BIDAULT 1968) ont démontré chez certaines espèces que les populations étudiées, écologiquement et phytosociologiquement distinctes, étaient bel et bien différenciées génétiquement, et correspondaient donc à la notion d'*écotype, i.e.* "le produit de la réponse génotypique d'une écoespèce à un habitat particulier" (TURESSON, cité par GUINOCHET 1973). Encouragés par ces résultats, certains phytosociologues ont été tentés de généraliser ces observations, et d'expliquer par l'existence supposée d'écotypes tous les cas embarrassants de comportement synécologique

apparemment "bimodal" ou plurimodal.

Indépendamment de l'intérêt taxonomique et génétique fondamental de cette notion, son utilité dans le domaine de la phytosociologie s'avère en réalité limité, ceci pour deux raisons.

La première est liée au fait que le recours *a priori* aux écotypes pour expliquer certains faits synécologiques peut masquer une réalité plus profonde et plus biologique. Prenons le cas, très fréquent, des espèces bimodales, tantôt thermophiles et calcicoles, tantôt acidophiles (*Teucrium scorodonia*, *Convallaria majalis*, , *Festuca heterophylla*...); les habitats (et les syntaxons correspondants) paraissent très différents, mais cependant il est possible de trouver des facteurs écologiques communs entre ces stations (héliophilie, xéricité...) qui nous permettent d'émettre l'hypothèse qu'ils ne sont pas si différents, du point de vue des végétaux eux-mêmes ! Il n'est pas alors nécessaire de faire intervenir les écotypes pour expliquer ce comportement en apparence singulier.

La deuxième raison, plus profonde, est que l'existence d'écotypes ne constitue pas une explication en soi. Si l'on considère que les écotypes se sont différenciés en raison d'un isolement écologique à partir d'un archétype originel, on ne peut pas logiquement expliquer cette différenciation écologique par l'existence d'un génotype différent sans confondre les causes et les effets ! L'écotype est bien, comme le suggère sa définition, la manifestation génétique d'une différenciation d'origine écologique, dont les raisons et les mécanismes restent à expliquer.

La question est de savoir si les écotypes doivent être considérés comme des taxons autonomes par les phytosociologues, ce qui semble pratiquement exclu en raison des difficultés de détermination. Dans ce cas, l'espèce , la sous-espèce et la variété restent les seules unités taxonomiques opérationnelles auxquelles peut s'appliquer la méthode phytosociologique sigmatiste. De la même manière qu'un mot peut avoir plusieurs sens selon le contexte de son utilisation, une même espèce peut être représentée par des populations plus ou moins génétiquement distinctes (écotypes) selon les conditions d'habitat; c'est l'ensemble des différents sens d'un même mot qui permettra d'en

donner une définition sémantique complète; parallèlement, on ne pourra définir sociologiquement et écologiquement une espèce qu'en faisant la synthèse de son occurence dans différents types de syntaxons et d'habitats, qu'elle y soit ou non représentée par des écotypes bien établis.

Pour conclure, la phytosociologie sigmatiste, par son approche "éthologique" des types d'habitat, rejoint certains objectifs de l'écologie. Cependant, elle ne peut en aucun cas se substituer à des approches complémentaires, comme la "mésologie", l'autoécologie ou la synécologie fonctionnelle quantitative (qui étudie les transferts de matière et d'énergie dans les écosystèmes). Par contre, elle peut jouer un rôle fondamental en amont et en aval de ces études écologiques, les types d'habitat qu'elle permet de définir constituant un cadre méthodologique de choix, et permettant la généralisation de lois écologiques mises en évidence sur des cas particuliers. L'aspect essentiellement synthétique de la phytosociologie ne doit cependant pas faire illusion : quand un phytosociologue désigne un syntaxon ou un taxon comme "calcicole", ce terme n'a, en toute rigueur, qu'une connotation éthologique, et ne désigne pas nécessairement une affinité absolue pour le carbonate de calcium. L'utilisation croissante par le phytosociologue d'une terminologie écologique d'apparence précise ("hygroneutronitrophile", "mésoacidophile", etc.) ne manque pas d'être une source de malentendus et de conflits avec les pédologues, écophysiologistes et autres spécialistes de l'écologie "mésologique". On ne fait pas suffisamment valoir en général l'aspect synthétique et "éthologique" de ces termes, qui permettent seulement de repérer le comportement relatif des taxons ou des syntaxons, sans préjuger de la nature des facteurs écologiques précis qui en sont la cause réelle.

Une autre limite à l'utilisation des résultats phytosociologiques en écologie tient au fait que certaines variations écologiques ne sont pas mises en évidence par la flore. Si les espèces considérées sont insensibles à certains paramètres écologiques, l'étude des types d'habitat déduite des combinaisons floristiques ne fournira aucun renseignement sur ces paramètres,

même si ceux-ci peuvent avoir une influence sur la vitalité ou la productivité. La végétation ne saurait donc être "le reflet de toutes les conditions qui règnent dans un milieu" (RAMEAU 1985a).

5.5.5. Conclusion

Les quelques réflexions qui précèdent nous ont amené à considérer la phytosociologie sigmatiste comme une véritable science autonome, fondée épistémologiquement, et riche d'enseignements. Sans reprendre les différents arguments en faveur de l'approche sigmatiste de la végétation, il suffira de rappeler ici que le succès passé, présent et à venir de cette science est dû essentiellement à la rigueur, l'efficacité et la souplesse de la méthodologie sigmatiste. En particulier, elle offre des possibilités de synthèses appréciables, qui la rendent apte à occuper une place de choix aux côtés de disciplines variées, et notamment l'écologie.

Mais, comme nous l'avons vu, cette science, pour atteindre réellement une pleine maturité, a encore besoin d'améliorer ses fondements théoriques : certains concepts, comme celui d'individu d'association, restent imprécis, d'autres se sont transformés (association) ou ont été récemment créés (syntaxon élémentaire, sigmassociation...), ce qui nécessite obligatoirement un réajustement et une organisation du modèle conceptuel initial; le modèle théorique qui est lui-même à la base de ces concepts gagnerait à être davantage précisé et justifié, notamment en ce qui concerne les seuils de discontinuités, les questions d'échelle, les relations avec la structure, la dynamique et l'écologie; la méthodologie analytique doit rendre compte des ajustements théoriques, afin d'être plus opérationnelle et objective, et notamment indépendante du milieu considéré.

Des progrès très sensibles dans ce sens ont été d'ores et déjà accomplis ces dernières années (*cf.* § 5.4.1.). Nous nous proposerons, dans les chapitres qui suivent, de prolonger

certaines tendances récentes de la phytosociologie dans le sens d'un affinement théorique et méthodologique, en essayant d'élaborer un modèle conceptuel cohérent et opérationnel fidèle à l'esprit sigmatiste, applicable à l'étude concrète de la végétation forestière du Jura nord-occidental.

* *
*

Chapitre Sixième

L'APPORT DES ECOLES NORDIQUES

RÉSUMÉ

Parmi les nombreuses traditions phytosociologiques, l'Ecole suédoise de DU RIETZ et l'Ecole estonienne de LIPPMAA se sont jadis clairement opposées à l'approche sigmatiste de BRAUN-BLANQUET. Si cette dernière a historiquement prévalu, elle s'est enrichie de cette confrontation. Certaines préoccupations de la phytosociologie sigmatiste moderne rejoignent les conceptions anciennes de ces auteurs nordiques. Selon DU RIETZ, les unités phytosociologiques fondamentales sont les sociations, qu'il définit comme des phytocoenoses élémentaires formées de la superposition de socions physionomiquement homogènes (i.e. de communautés unistrates définies par une ou quelques espèces dominantes constantes). Il propose deux systèmes parallèles de classification des unités phytosociologiques concrètes, l'un pour les phytocoenoses (sociation, consociation, association, etc.), l'autre pour les synusies (socions, consocions, associons, etc.). Les associations unistrates de LIPPMAA sont définies à partir d'individus d'associations étroitement délimités structuralement (à l'intérieur d'une même strate de végétation, et essentiellement homogènes vis-à-vis des formes biologiques) et écologiquement (uniformité du biotope). Caractérisées par une combinaison floristique originale, les associations unistrates sont classées dans un système écologique basé sur les formes biologiques dominantes et les conditions écologiques stationnelles.

L'Ecole züricho-montpelliéraine de BRAUN-BLANQUET, nous l'avons dit, a progressivement influencé l'ensemble des différentes traditions phytosociologiques, au point que celles-ci, qui étaient très diversifiées dans la première moitié du siècle, se sont aujourd'hui pratiquement "reconverties" à la méthode sigmatiste (à l'exception des méthodes dites "quantitatives", actuellement favorisées par l'engouement pour les techniques informatiques). C'est ainsi que certaines traditions jadis prospères sombrent peu à peu dans l'oubli et l'indifférence générale. Ces "phylums divergents" de la phytosociologie n'ont-ils plus qu'un intérêt historique, juste bon à célébrer les avantages de la phytosociologie sigmatiste universelle ?

Pourtant, nous avons des raisons de penser que certaines conceptions propres à ces Ecoles du passé, non seulement ont contribué à améliorer la méthode sigmatiste elle-même, mais apparaissent encore aujourd'hui dignes d'intérêt, en permettant d'apporter une réponse à certaines difficultés théoriques de la phytosociologie moderne. En effet, l'Ecole sigmatiste a traditionnellement négligé certains aspects des phénomènes phytosociologiques, qu'elle semble redécouvrir aujourd'hui, mais qui ont été pris en compte depuis très longtemps déjà par d'autres Ecoles. Il nous a semblé alors intéressant de nous replonger aux sources des conceptions originales de certains chefs d'Ecoles illustres comme DU RIETZ et LIPPMAA, dont on donne volontiers aujourd'hui une image caricaturale et désuète qui cache la portée réelle de la pensée de ces auteurs. Nous tâcherons donc de résumer dans les paragraphes qui suivent les aspects qui nous paraissent essentiels sur le plan des concepts et des méthodes développés par ces théoriciens dans les années 30. Nos choix seront motivés par deux critères essentiels : d'une part l'importance historique des relations privilégiées entre ces Ecoles et le courant sigmatiste, qui se sont manifestées, par delà leurs oppositions, par un enrichissement réciproque; d'autre part le caractère très actuel de certaines considérations structurales et écologiques intervenant dans le fondement de ces approches.

Loin de prétendre cerner tout le champ historique et épistémologique de ces deux courants de pensée, nous retiendrons surtout certains points souvent mal compris et que nous tenterons ultérieurement d'intégrer dans une conception élargie de la théorie sigmatiste.

6.1. DU RIETZ ET L'ECOLE D'UPSALA

L'Ecole suédoise, associée entre autres aux noms de DU RIETZ, FRIES, OSVALD, MALMSTRÖM, TENGWALL, ALMQUIST, fut parmi les plus influentes et productives des traditions scandinaves, surtout avant 1935 (voir § 7.2.1.). C'est surtout à G. EINAR DU RIETZ (1921, 1930a & 1930b) que revient le mérite d'avoir formalisé et répandu une méthode originale de description de la végétation.

6.1.1. Le concept de sociation

Selon la définition donnée par DU RIETZ (1930a, p. 307), une *sociation* est une phytocoenose stabilisée, de composition floristique réellement homogène, *i.e.* au moins en ce qui concerne les dominantes constantes dans chaque strate".

La sociation représente dans l'esprit de DU RIETZ une unité concrète et naturelle, correspondant à une phytocoenose élémentaire. Nous reviendrons ultérieurement sur cette notion de phytocoenose; précisons ici simplement que DU RIETZ désigne par là une communauté végétale "complète" regroupant l'ensemble des strates superposées dans une même station.

Le critère d'homogénéité utilisé est essentiellement *physionomique* : la *dominance* d'une espèce (ou la codominance de quelques espèces) dans chacune des strates suffit à délimiter, à définir et à reconnaître une sociation. Autrement dit, il y a autant de sociations que de types de combinaisons d'espèces dominantes de chaque strate.

L'importance des dominantes (*i.e.* les espèces qui recouvrent la majeure partie de la surface d'une strate donnée) se justifie, selon cette conception, par le comportement sociologique très vigoureux de ces espèces qui, par l'effet de la concurrence, jouent un rôle prépondérant dans la genèse des communautés végétales.

Les strates sont considérées indépendamment les unes des autres, chacune d'elles étant caractérisée par ses éléments à la fois constants et dominants.

Entre 1918 et 1928, les auteurs scandinaves désignaient le concept ainsi défini par le terme "association" (ou "micro-association"), avant d'adopter le nouveau terme de sociation (créé par RÜBEL en 1927).

6.1.2. Les autres unités de végétation

DU RIETZ (1930a) propose une terminologie précise pour désigner un certain nombre d'autres unités de classification des phytocoenoses. Il précise que ces unités ne sont pas équivalentes aux niveaux hiérarchiques du système de BRAUN-BLANQUET, qui ne fait intervenir que le seul critère floristique dans une construction ascendante. Les unités que conçoit DU RIETZ diffèrent fondamentalement des syntaxons sigmatistes par certains caractères essentiels : il s'agit d'entités *concrètes* (et non abstraites) que l'on peut étudier *directement* et indépendamment les unes des autres (sans passer par les niveaux inférieurs), puisque ces concepts sont définis selon des *critères différents* d'un niveau à l'autre.

En ce qui concerne les unités phytosociologiques s'appliquant aux phytocoenoses, DU RIETZ (*op. cit.*) distingue, outre la sociation (unité phytocoenotique élémentaire jugée fondamentale), la consociation, l'association, la fédération, la subformation, la formation et la panformation.

"Une *consociation* est une phytocoenose stabilisée qui présente dans une strate l'homogénéité de la sociation, (...) tandis que les autres strates peuvent présenter une quelconque hétérogénéité" (DU RIETZ, *op. cit.*, p. 311). Pour définir une consociation, il suffit de choisir une strate "homogène" (*i.e.* dominée par une ou quelques espèces particulières) et de considérer toutes les combinaisons de strates observables renfermant cette strate homogène. DU RIETZ (1930b) fait remarquer que beaucoup d'"associations forestières" des auteurs sigmatistes correspondent en fait à des consociations.

La définition de l'*association* que donne DU RIETZ (1930a p. 313) n'est pas tout à fait conforme à son sens sigmatiste puisque pour cet auteur, il s'agit d'"une phytocoenose stabilisée composée d'une ou plusieurs consociations, dans lesquelles une strate est caractérisée par un groupe précis d'espèces à fortes affinités sociologiques (...)". En outre, il ne reconnaît aucune valeur aux espèces "caractéristiques" de BRAUN-BLANQUET.

Les autres unités phytocoenotiques correspondent à des conceptions de plus en plus larges du point de vue géographique et floristique.

Outre ces unités de classification des phytocoenoses, DU RIETZ (1930a) propose, à la suite de GAMS (1918), un système parallèle de classification des *synusies* (voir § 7.1.), *i.e.* des communautés unistrates, indépendamment des phytocoenoses à la constitution desquelles elles participent. Dans l'esprit de son auteur, ce système de classification présente l'avantage de respecter les unités naturelles que représentent les strates : "Il est impossible de dire que les consociations, associations, etc. fondées sur la strate herbacée sont plus naturelles que celles fondées sur la strate muscinale, ou *vice versa*. Le même conflit entre les strates se rencontre dans la plupart des formations, où le regroupement des sociations en phytocoenoses de plus haut rang inclut le plus souvent une violence évidente faite aux unités naturelles des strates qui ne sont pas choisies comme base de classification" (DU RIETZ 1930b, p. 496).

Dans ce système, les sociations sont décomposées en leurs éléments unistrates, les *socions*, et les socions de chaque strate sont regroupés dans des unités synusiales de rang plus élevé, sur la base de critères parallèles à ceux utilisés pour le système de classification des phytocoenoses (consocions, associons, fédérions, subformions, formions, panformions).

"Un *consocion* est une synusie de composition floristique réellement homogène, *i.e.* au moins avec une ou plusieurs dominantes constantes. Un *socion* est une synusie qui est exclusivement liée à une sociation précise et qui présente aussi au moins l'homogénéité d'un consocion" (DU RIETZ 1930a, p. 334).

Différentes phytocoenoses relativement indépendantes peuvent être regroupées spatialement dans des *Phytocoenosenkomplexe* (complexes de phytocoenoses), parmi lesquels DU RIETZ (*op. cit.*) distingue des *Mosaikkomplexe* (mosaïques de petites portions de phytocoenoses différentes) et des *Zonationskomplexe* (arrangement plus ou moins zoné de phytocoenoses ou de Mosaikkomplexe différents).

6.1.3. Aspects méthodologiques

Parmi la diversité des unités définies par DU RIETZ, c'est bien la *sociation* qui reste l'unité fondamentale et opérationnelle de la phytosociologie selon cet auteur. Les différentes étapes méthodologiques de l'étude des sociations peuvent être résumées à partir de son traité fondamental (1930a).

L'originalité de la méthode tient à ce que la sociation étant une unité concrète et analytique, sa délimitation et sa reconnaissance peuvent se faire d'emblée, sur le terrain, par la simple considération des *dominantes de chaque strate*. Une sociation peut être ainsi directement nommée à partir des noms des dominantes (par exemple "*Empetrum nigrum-Cladonia rangiferina-silvatica*-Soziation").

Mais une analyse précise des sociations nécessite d'effectuer des relevés qualitatifs et quantitatifs à partir d'*aires-échantillons* homogènes. Les auteurs scandinaves préconisent l'utilisation de la *méthode des quadrats*. La limite du relevé est matérialisée par un cadre carré de surface réduite et standard(généralement 1 m^2).A l'intérieur de cette aire-échantillon, les différentes strates sont délimitées d'après la hauteur des végétaux et leurs types morphologiques (on peut reconnaître ainsi entre 2 et 4 strates dans les phytocoenoses terrestres : Waldschicht, Gebüschschicht, Feldschicht et Bodenschicht, *i.e.* resp. arborescente, arbustive, herbacée et muscinale). On établit ensuite pour chaque strate la liste des espèces accompagnées de leurs coefficients de recouvrement (d'après l'échelle de HULT-SERNANDER).

6.2. LIPPMAA ET L'ECOLE ESTONIENNE

La *théorie des associations unistrates* de LIPPMAA présente, aux yeux des phytosociologues sigmatistes d'aujourd'hui, toutes les caractéristiques d'une impasse historique. Les conceptions originales de cet ancien disciple de BRAUN-BLANQUET ont pourtant fait couler beaucoup d'encre, et ont imprégné la conscience collective des phytosociologues qui, dès 1935 et jusqu'à nos jours, ont adopté une attitude de rejet systématique vis-à-vis de ces idées hétérodoxes. Or, 50 ans après le rejet officiel des conceptions de LIPPMAA par le Congrès International de Botanique d'Amsterdam, il apparaît que certaines des thèses de ce théoricien déchu sont aujourd'hui réexaminées à la lumière de considérations théoriques et à la faveur de l'évolution historique des concepts : "Finalement, on est amené à remettre à l'honneur, quoique sur la base de raisonnements bien différents, les idées de LIPPMAA sur les associations unistrates" (DE FOUCAULT 1985). Avant d'analyser les raisons de ce phénomène, il nous semble nécessaire de rappeler certains traits essentiels de la méthode élaborée, appliquée et vigoureusement défendue par LIPPMAA (1933a, 1933b, 1934, 1935 & 1939), et qui a directement inspiré un certain nombre de travaux en Estonie (PASTAK 1935, SIRGO 1936, TOMSON 1937, VAGA 1940, LAASIMER 1965...) et aux Etats-Unis (CAIN & PENFOUND 1938, CAIN & SHARP 1938...).

6.2.1. Le concept d'association unistrate

A partir de 1933, T. LIPPMAA nourrira de ferventes critiques à l'adresse des associations "multistrates" telles qu'elles sont conçues par l'Ecole de BRAUN-BLANQUET. L'idée que les strates constituent des unités floristiques et écologiques élémentaires de la végétation n'est pourtant pas nouvelle (GAMS 1918, TANSLEY 1923, REGEL 1923, DU RIETZ 1930...). L'originalité de la position de LIPPMAA est l'affirmation que l'on doit réserver exclusivement le statut d'association à des communautés unistra-

La variabilité d'une sociation est analysée à partir de la comparaison des relevés dans des tableaux. On distingue alors les espèces *constantes, i.e.* présentes régulièrement dans la quasi-totalité des quadrats d'une sociation, les espèces *accessoires,* qui permettent ("Variantenkonstanten") de différencier des variations floristiques à l'intérieur de la sociation, et les espèces *accidentelles,* de très faible fréquence et qui ne peuvent donc être considérées comme constantes d'aucune variation de la sociation. DU RIETZ distingue les *Lokalkonstanten* (au niveau d'un site localisé), les *Facieskonstanten* (au niveau d'une grande région) et les *generellen Konstanten* (sur l'ensemble de l'aire de la sociation).

L'étude des sociations est ensuite complétée par une analyse de la distribution, des successions, des facteurs stationnels et de la causalité des unités.

Il convient d'insister sur certaines divergences entre les méthodes de DU RIETZ et de BRAUN-BLANQUET. Pour DU RIETZ, les "individus d'association" n'existent pas en tant que tels, cet auteur se refusant de considérer les unités phytosociologiques (dont l'association) comme des constructions abstraites. Pour cette raison, il préconise d'exécuter les relevés sur des surfaces petites (généralement inférieures à l'aire minimale) correspondant à des "segments isolés" de phytocoenoses concrètes, car les relevés étendus, forcément "hétérogènes", masquent les variations fines de composition floristique des communautés. La définition floristique des unités se fait exclusivement à partir des constantes et des dominantes, le critère sigmatiste de fidélité n'étant pas reconnu (par la suite, cependant, les auteurs scandinaves feront un large usage des espèces différentielles, *cf.* DU RIETZ 1965). Les phytocoenoses sont conçues comme des entités naturelles, formées de la combinaison de strates "homogènes", qui n'ont pas de réelle autonomie, mais qui doivent néanmoins être considérées séparément, et qui peuvent même être classées indépendamment des phytocoenoses (système des socions).

tes, la végétation multistrate étant "un ensemble d'associations plus ou moins compliqué".

Selon LIPPMAA (1933b, 1939), les *associations unistrates* sont "les unités élémentaires de végétation homogène et relativement stabilisée (*i.e.* en équilibre avec le milieu) (...), caractérisées par une composition floristique définie et par leur écologie. La plupart des espèces d'une association unistrate appartiennent à une même ou à deux formes biologiques apparentées".

Les arguments développés par cet auteur se résument à quatre aspects essentiels :

- il est nécessaire d'adapter la surface du relevé à l'aire minimale des communautés étudiées; or les aires minimales diffèrent énormément d'une strate à l'autre;
- les communautés unistrates sont "incomparablement plus homogènes par rapport aux formes biologiques qui y règnent" que les associations multistrates;
- l'habitat est relativement uniforme au niveau de chaque communauté unistrate, caractérisée par un "espace de vie" précis;
- les communautés unistrates présentent généralement une relative indépendance sociologique, au sens où elles ne sont qu'exceptionnellement "inexorablement solidaires".

LIPPMAA insiste sur l'importance du critère d'uniformité des conditions écologiques, appréciable par la dominance d'une ou deux *formes biologiques* voisines dans une même association unistrate. Contrairement aux apparences, la *stratification* verticale n'est pas pour LIPPMAA le critère essentiel de délimitation des associations "unistrates", puisqu'une même strate peut renfermer plusieurs communautés distinctes par leurs formes biologiques prédominantes et leur écologie.

Dans un remarquable travail monographique consacré aux forêts de l'île estonienne d'Abruka (LIPPMAA 1935), il distingue, dans la "forêt à orme blanc et tilleul", une association de mésophanérophytes à *Acer*, *Ulmus* et *Tilia*, deux associations fragmentaires de micro- et nanophanérophytes, une association d'hémicryptophytes et de géophytes et deux associations muscinales, parmi les associations unistrates en rapport avec le sol; il décrit également plusieurs associations cryptogamiques épiphytiques étagées verticalement selon quatre horizons superposés.

Le même auteur (1939) cite le cas des steppes russes et des déserts sahariens, dans lesquels il convient de séparer dans des associations différentes, d'une part les hémicryptophytes ou les chamaephytes perennantes ("components"), et d'autre part les thérophytes à apparition sporadique ("ingredients"), bien qu'elles appartiennent à une même strate.

6.2.2. Aspects méthodologiques

La méthode des associations unistrates de LIPPMAA garde les traces évidentes de l'influence de l'Ecole sigmatiste. En particulier, cet auteur insiste sur la nécessité de faire les relevés floristiques sur des surfaces au moins égales à l'aire minimale des individus d'association, *i.e.* l"espace minimum" nécessaire pour permettre le développement de l'ensemble spécifique normal (BRAUN-BLANQUET & PAVILLARD 1928). Les associations sont définies sur la base de comparaisons floristiques qualitatives, en utilisant en priorité le critère de fidélité (importance des caractéristiques). Il s'écarte toutefois de l'orthodoxie sigmatiste, d'abord en ce qui concerne la phase analytique (puisque, nous l'avons vu, les critères de délimitation des individus d'association et d'homogénéité font intervenir de façon privilégiée des considérations structurales et écologiques), et également la phase synthétique terminale.

En effet, si LIPPMAA reconnaît le bien-fondé de la typologie des associations sur des bases purement floristiques et statistiques, il s'oppose à l'utilisation exclusive de ce même critère pour la classification hiérarchique de celles-ci. Il défendra dans tous ses écrits entre 1933 et 1939 la conception

d'une *classification écologique* des associations unistrates, basée sur les formes biologiques dominantes et les conditions de milieu. Contrairement au synsystème de BRAUN-BLANQUET, construit de façon ascendante et inductive, le système des associations unistrates d'Estonie présenté par LIPPMAA (1933b) est construit selon une démarche descendante : les unités de rang le plus élevé regroupent les associations unistrates selon leur forme biologique dominante; les facteurs stationnels les plus discriminants sont hiérarchisés et combinés pour définir des unités intermédiaires. L'extension de ce modèle de classification à l'échelle mondiale nécessite une certaine souplesse dans la définition des niveaux hiérarchiques (dont le nombre et le rang taxonomique ne peuvent être précisés), et l'intervention d'unités chorologiques à différents niveaux du système.

Dans la tradition estonienne, les associations unistrates, que LIPPMAA appellera *unions* après 1935 (voir § 7.2.1.), peuvent elles-mêmes être subdivisées en "*faciès*" (équivalents de nos "races géographiques" actuelles), à l'intérieur desquels on peut distinguer des "*variantes*" (équivalentes des socions de DU RIETZ, *i.e.* définies par la dominance d'une ou plusieurs espèces).

Ce très rapide aperçu suffit pour montrer une intéressante convergence entre les conceptions de LIPPMAA et certaines préoccupations actuelles de la phytosociologie sigmatiste évoquées dans le chapitre précédent : affinement du concept d'individu d'association, recherche d'une définition structurale et écologique précise des syntaxons, souci d'une classification "naturelle" cohérente vis-à-vis des types de biotopes.

De multiples raisons, qu'il est inutile d'énumérer ici, font qu'il n'est pas souhaitable pour autant d'adhérer totalement aujourd'hui aux conceptions de LIPPMAA. En particulier, la méthode qu'il préconise se désintéresse complètement des phytocoenoses, dont on s'accorde depuis toujours pour reconnaître leur intérêt fondamental en phytosociologie. Ceci nous amène

à considérer l'attitude de l'Ecole sigmatiste face au problème de la situation de ses concepts de base par rapport aux notions fréquemment évoquées, entre autres par les phytosociologues nordiques, de synusie et de phytocoenose.

* *
*

Chapitre Septième

DÉFINITION DES CONCEPTS

RÉSUMÉ

Un modèle synécologique structural et fonctionnel des unités concrètes de végétation est proposé, axé sur les notions centrales de synusie et de phytocoenose. La synusie est définie comme une entité structurale cohérente et isofonctionnelle, correspondant à un niveau d'organisation élémentaire des coenopopulations. La phytocoenose est présentée comme un complexe de différentes synusies végétales, organisées spatialement, temporellement et fonctionnellement au sein d'une même biogéocoenose autonome (écosystème élémentaire doué d'autorégulation). On montre comment la notion concrète d'individu d'association a progressivement évolué, au cours de l'histoire de la phytosociologie sigmatiste, d'une conception phytocoenotique vers une conception synusiale. Après avoir suggéré une généralisation de cette conception, nous proposons un réajustement du modèle conceptuel sigmatiste, fondé sur le parallélisme entre le degré de complexité des objets concrets étudiés et le niveau d'intégration des unités abstraites correspondantes. Ce modèle conceptuel intégré repose essentiellement sur deux unités hiérarchiques fondamentales : l'association devient l'unité de base de la classification des synusies, définie par une combinaison originale d'idiotaxons élémentaires; la coenassociation représente l'unité de base de la classification des phytocoenoses, définie par une combinaison originale de syntaxons élémentaires.

Nous avons vu (*cf.* § 5.1.) que l'objet d'étude fondamental de la phytosociologie sigmatiste, l'association végétale, était de nature abstraite. Sa définition, bien qu'ayant évolué, est restée, dans son essence, fidèle à la conception originelle de BRAUN-BLANQUET. Le phénomène élémentaire concret sur lequel se fonde la méthodologie sigmatiste, l'individu d'association, ne possède qu'une définition abstraite et synthétique, *i.e.*

relative à l'association. Outre certains malentendus historiques, il en résulte une grande variabilité dans la conception concrète de l'individu d'association, selon les traditions et surtout selon les milieux étudiés.

De nombreux auteurs ont, depuis longtemps déjà, souligné la nécessité d'assigner aux unités phytosociologiques un cadre concret précis et rigoureux (voir à ce propos les conceptions divergentes de DU RIETZ et de LIPPMAA, chapitre 6). Aujourd'hui, l'affinement de la méthodologie sigmatiste ne s'est pas accompagné d'une mise au point conceptuelle officielle, ce qui explique qu'il est impossible de déduire une définition concrète générale du concept d'individu d'association à partir des multiples usages qui en ont été faits. Nous pensons qu'il est devenu urgent de proposer et de s'entendre sur une définition intrinsèque précise, générale et objective des objets concrets de la phytosociologie sigmatiste, indépendante des unités abstraites de classification dont ils constituent les fondements phénoménologiques.

Dans ce but, nous tenterons d'abord de cerner la nature des phénomènes phytosociologiques concrets correspondant aux notions fondamentales de phytocoenose et de synusie, qui paraissent aujourd'hui passablement galvaudées. Nous tâcherons ensuite de situer le concept d'individu d'association de l'Ecole sigmatiste par rapport à ces deux phénomènes essentiels, avant de proposer un modèle conceptuel général et opérationnel aux différents paliers de la démarche phytosociologique. C'est ce modèle qui sera ensuite appliqué à titre expérimental aux forêts du Jura nord-occidental.

7.1. LES NOTIONS CONCRÈTES DE PHYTOCOENOSE ET DE SYNUSIE

La distinction essentielle entre unités *concrètes* de végétation et unités *abstraites* de classification, clairement énoncée par GAMS (1918), n'a pas toujours été unanimement reconnue. Nous avons vu que DU RIETZ, en particulier, a toujours défendu une conception concrète de ses unités phytosociologiques, quel

que soit leur rang hiérarchique (*cf.* § 6.1.2.). Par contre, les unités fondamentales de la phytosociologie sigmatiste (associations, et depuis peu sigmassociations et géosigmassociations) sont des constructions abstraites induites par la comparaison de relevés floristiques effectués au niveau des *individus* (resp. d'association, de sigmassociation et de géosigmassociation) qui les "représentent" concrètement sur le terrain.

En réalité, la délimitation des individus d'association constitue certainement l'opération la plus délicate, voire la plus arbitraire, de toute la méthode sigmatiste (*cf.* § 5.2.2.). La principale difficulté est liée à l'existence de différents *niveaux de perception* (JULVE 1985a), ou plus exactement différents niveaux d'homogénéité relative (BARKMAN 1968), correspondant à *différentes échelles de complexité d'organisation de la végétation* (*cf.* § 5.2.2.1.).

La question est de savoir s'il existe un ou plusieurs niveaux privilégiés d'organisation dignes d'être étudiés et classés, et s'il est possible de les définir par des critères objectifs, universels et opérationnels. De telles unités concrètes devraient être définies, non pas seulement par leur *homogénéité floristique* (notion synthétique et relative, *cf.* GOUNOT 1956), mais surtout par un ensemble de propriétés *structurales* et *fonctionnelles*.

Or, non seulement de tels niveaux de perception privilégiés existent, mais ils sont connus depuis longtemps et ont même pu servir de base théorique à plusieurs Ecoles phytosociologiques illustres (Ecole d'Upsala, Ecole estonienne, Ecole russe de Leningrad, etc.), tandis que la tradition sigmatiste a toujours refusé de les intégrer dans son modèle théorique.

Afin d'appréhender la réalité objective des notions de *synusie* et de *phytocoenose*, il convient d'envisager en priorité la place des "communautés végétales" dans le contexte synécologique des biocoenoses et des écosystèmes.

7.1.1. Biocoenose et écosystème

Le terme de *biocoenose* fut introduit par le zoologiste MÖBIUS (1877) pour désigner une *communauté* ("Lebensgemeinde") d'êtres vivants "correspondant par sa composition, par le nombre des espèces et des individus, à certaines conditions moyennes de milieu, groupement d'êtres qui sont liés par une dépendance réciproque et qui se maintiennent en se reproduisant dans un certain endroit d'une façon permanente (...)". Pour MÖBIUS, une biocoenose est une communauté complète, spatialement délimitée, relativement stable et autonome, en équilibre avec son environnement, et essentiellement caractérisée par les liens de dépendance réciproque qui unissent étroitement ses différents constituants.

Depuis, le concept de biocoenose a surtout été utilisé par les zoologistes, qui en ont élargi le sens. Ainsi, DAJOZ (1971) en propose la définition suivante : "Une biocoenose est un groupement d'êtres vivants rassemblés par l'attraction non réciproque qu'exercent sur eux les divers facteurs du milieu; ce groupement est caractérisé par une combinaison spécifique déterminée, par l'existence de phénomènes d'interdépendance, et il occupe un espace que l'on appelle le biotope". Cette nouvelle définition ne précise, contrairement à celle de MÖBIUS, ni l'étendue ni la durée de la biocoenose, qui peuvent être très variables : l'ensemble des organismes qui se développent dans un "bédégar" constitue une biocoenose, au même titre que l'ensemble des êtres vivants de la biosphère ! On peut regretter que cette généralisation du concept à toutes les échelles spatiales et temporelles corresponde à un affaiblissement sensible de sa définition concrète.

La biocoenose entretient des rapports spécifiques avec son milieu, le *biotope* : "Les portions de sol (...) et d'atmosphère correspondant dans l'espace à une biocoenose, composent dans leur ensemble le biotope (édaphotope et climatope)" (SUKACHEV 1954). La biocoenose et son biotope constituent deux éléments indissociables qui réagissent l'un sur l'autre pour produire un système fonctionnel quasi-autonome et équilibré,

l'*écosystème* (TANSLEY 1935). L'écosystème est un système thermodynamique ouvert relativement stable, doué d'autorégulation, et caractérisé par un certain flux d'énergie. "Un écosystème complet comprend les substances abiotiques organiques et inorganiques du milieu, des organismes *producteurs* autotrophes capables de synthétiser la matière organique à partir du milieu inorganique, des organismes *consommateurs* hétérotrophes et enfin des *décomposeurs* qui transforment la matière organique en matière inorganique" (DAJOZ, *op. cit.*).

Au sein d'un tel écosystème *complet*, les végétaux autotrophes occupent une place particulière : ils constituent le plus souvent, dans le domaine terrestre, l'essentiel de la biomasse des êtres vivants (producteurs), et ils contribuent de façon déterminante à la structuration spatiale et temporelle de l'écosystème. C'est en se basant sur ce rôle fondamental de la végétation dans la constitution et la genèse des écosystèmes que SUKACHEV (1954) proposera le terme de *biogéocoenose* pour désigner un écosystème complet élémentaire : "On appelle biogéocoenose tout espace de la surface terrestre où, sur une certaine étendue, restent uniformes la biocoenose ainsi que les parties de l'atmosphère, de la lithosphère, de l'hydrosphère et de la pédosphère qui lui correspondent et, par conséquent, reste aussi uniforme l'interaction de toutes ces parties qui, s'entredéterminant, forment un complexe unique". La biocoenose est ici comprise dans le sens de GAMS (1918), *i.e.* "l'ensemble de la végétation au sens large, comprise dans un secteur homogène de la biosphère" (précisons que GAMS inclut les animaux dans sa conception élargie de la végétation).

GAMS (1918) et SUKACHEV (1954) distinguent au sein de la biocoenose ainsi définie une partie végétale, la *phytocoenose*, et une partie animale, la *zoocoenose*, la dernière étant subordonnée à la première. "C'est pourquoi les limites d'une biogéocoenose sont généralement déterminées par celles de la phytocoenose" (SUKACHEV *op. cit.*).

La notion de biogéocoenose s'applique particulièrement bien au cas des forêts. La biogéocoenose forestière, support de l'*écosystème forestier élémentaire*, se superpose pour l'essentiel à la notion empirique de *station forestière*, telle qu'elle est conçue par les forestiers (GILLET 1985b), *i.e.* "une étendue de terrain de superficie variable, homogène dans ses conditions écologiques (topographie, mésoclimat, sol, composition floristique et structure de la végétation)" (RAMEAU 1985b). Le concept de "station forestière", qui intègre la végétation, ne doit pas être confondu avec le sens primitif du mot "station", qui désigne concrètement le milieu de vie d'une population (habitat) ou d'une biocoenose (biotope), comme l'illustre, par exemple, la définition de REYNAUD-BEAUVERIE (1936) : "le lieu d'habitation d'une plante ou d'une société végétale comprenant tous les facteurs agissants, à l'exclusion de la concurrence des plantes elles-mêmes". Afin d'éviter tout malentendu, nous utiliserons le moins possible le terme de "station", et toujours dans le sens de la "station forestière" (sauf dans l'expression consacrée "conditions stationnelles" s'appliquant à l'environnement abiotique d'une espèce ou d'une communauté quelconque).

La végétation d'une biogéocoenose forestière, *i.e.* d'une station forestière, constitue donc une entité synécologique autonome, la *phytocoenose forestière*.

Nous proposons donc de définir une *biocoenose élémentaire* comme une communauté concrète complète d'êtres vivants réunis au sein d'une même biogéocoenose, donc d'un même écosystème élémentaire, et pouvant généralement être circonscrite par les limites structurales de la phytocoenose, dans la mesure où celle-ci en constitue la trame essentielle (cas général des milieux terrestres). Différentes biogéocoenoses peuvent entrer en relation les unes avec les autres à la faveur de *toposéquences*, *climoséquences* ou *chronoséquences* (JENNY 1968), et s'organiser en écosystèmes plus complexes au niveau d'unités paysagères fonctionnelles.

Comme il est généralement exclu, pour des raisons pratiques évidentes, d'envisager d'emblée l'étude qualitative exhaustive d'une biocoenose élémentaire, on concentrera son attention,

tout au moins provisoirement, sur certaines fractions taxonomiques de celle-ci, ou *taxocoenoses* (VAN DER MAAREL 1965). La phytosociologie, par définition, s'intéressera exclusivement à la fraction végétale de la biocoenose, la phytocoenose, qui n'est pas, comme nous le verrons, une simple taxocoenose (catégorie souvent artificielle du point de vue écologique), car il est possible d'en donner une définition structurale et fonctionnelle qui en fait non seulement une unité naturelle, mais également hautement représentative de la biocoenose et de la biogéocoenose.

7.1.2. Le concept de phytocoenose

Le terme de *phytocoenose* fut proposé à l'origine par GAMS (1918) pour désigner le peuplement végétal d'une "unité topographique" homogène ou "*Standort*", autrement dit l'ensemble des végétaux d'une même biocoenose, bien que le découpage entre phytocoenose et zoocoenose lui semble arbitraire. Pour cet auteur, contrairement à ce que laissent entendre ses définitions, la phytocoenose comme la biocoenose sont des unités abstraites, représentées concrètement par des unités spatiales concrètes ou "*Siedlungen*".

Pour DU RIETZ (1930a, 1965), une phytocoenose est une communauté végétale concrète bi- ou pluristratifiée, plus ou moins morcelée horizontalement en "segments" (SCHMID 1941) spatialement délimités (*cf.* § 6.1.).

Le terme de phytocoenose a été repris par de nombreux auteurs, le plus souvent dans le sens assez général, à la fois concret et abstrait, d'une communauté végétale complète liée à une "station" particulière.

Mais c'est au fondateur de l'Ecole de Leningrad, V.N. SUKACHEV, que l'on doit une définition concrète et fonctionnelle précise de ce qu'il considère comme le concept fondamental de la "phytocoenologie" : "On appelle phytocoenose, ou groupement végétal, tout ensemble de plantes vasculaires ou cryptogamiques habitant un espace uniforme de la surface terrestre, espace

caractérisé par certains rapports spécifiques existant non seulement entre les végétaux, mais aussi entre ces derniers et les conditions de leur habitat grâce à quoi est ainsi créé un milieu spécifique, le milieu végétal" (SUKACHEV 1954, p. 316).

Selon cette conception, la phytocoenose est bien un phénomène synécologique essentiel, puisqu'elle constitue un élément fondamental de la biogéocoenose. La définition de SUKACHEV va bien au-delà de simples considérations topographiques, taxonomiques ou structurales : elle donne une importance privilégiée aux aspects synécologiques fonctionnels.

Une phytocoenose n'est pas essentiellement *déterminée* par les facteurs abiotiques primaires de son biotope, même si elle est *conditionnée* par ceux-ci : la liaison étroite entre les conditions stationnelles et les types de phytocoenoses n'est pas un trait caractéristique de ces dernières. "Ce qui est spécifique pour la phytocoenose, c'est en premier lieu ce qui est créé par l'ensemble même des plantes croissant en commun, *i.e.* l'existence de certains rapports entre les plantes d'une phytocoenose donnée : diverses formes de lutte pour la vie, de concurrence et d'aide mutuelle. Le second caractère spécifique de la phytocoenose, c'est la création d'un milieu intérieur qui lui est propre, le milieu végétal (phytoclimat, sol, litière forestière et autres formes d'accumulation de restes végétaux sur le sol, etc.)".

Les interactions entre les différents constituants d'une phytocoenose sont extrêmement complexes et de nature variée. On peut distinguer d'abord les classiques "*facteurs biotiques*", parmi lesquels on peut évoquer la compétition intra- et interspécifique, le commensalisme, l'amensalisme, la symbiose, le parasitisme... Mais le phénomène qui semble essentiel est la transformation du milieu par les végétaux eux-mêmes ("*facteurs abiotiques secondaires*"). Certains types d'organismes, qualifiés d'"*édificateurs*", jouent un rôle particulier de ce point de vue, bien qu'ils ne puissent être rendus responsables à eux seuls de toutes les transformations : les arbres d'une forêt, les sphaignes d'une tourbière, les *Carex* d'une magnocariçaie, par exemple. La création de *milieux endogènes* (GOUNOT 1956, voir § 5.5.4.) au sein d'une phytocoenose est une propriété fondamen-

tale et intrinsèque de celle-ci.

Les populations animales que la phytocoenose héberge de façon permanente ou temporaire peuvent dans certains cas jouer un rôle déterminant dans sa composition et son organisation (prédation, parasitisme, commensalisme...).

Les Bactéries, les Champignons saprophytes et mycorhiziens jouent un rôle fondamental, en collaboration avec la faune du sol, dans la création du "milieu intérieur" spécifique à l'intérieur d'une biogéocoenose. Pour SUKACHEV, la "flore des micro-organismes" fait partie intégrante de la phytocoenose. Nous pensons qu'on devrait exclure les Bactéries et les Champignons hétérotrophes de la définition des phytocoenoses *sensu stricto*, et ceci pour trois raisons : 1) dans les classifications modernes, ces organismes ne peuvent plus être considérés comme des végétaux et constituent des catégories taxonomiques autonomes; 2) ils diffèrent fondamentalement des véritables végétaux par leur biologie particulière et leur place dans l'écosystème; 3) ils requièrent des méthodes d'étude et d'échantillonnage radicalement différentes de celles qui sont mises en oeuvre par la pratique phytosociologique courante. Selon nous, la phytocoenose doit inclure la totalité des végétaux chlorophylliens autotrophes d'une biocoenose élémentaire (Spermaphytes, Ptéridophytes, Bryophytes, Algues, Cyanobactéries et Lichens), les organismes hétérotrophes sus-mentionnés pouvant être considérés comme constituant des *mycocoenoses* ou des *bactériocoenoses* distinctes.

Une autre propriété fondamentale des phytocoenoses est leur organisation structurale. Celle-ci se met progressivement en place au cours de l'évolution des phytocoenoses, parallèlement au développement et à la complexification des interrelations entre les végétaux, afin de permettre une utilisation optimale des ressources du milieu en limitant les phénomènes de concurrence et en privilégiant les relations de dépendance mutuelle. A des phytocoenoses structuralement simples et instables (prairies, pelouses) succèdent généralement des phytocoenoses stables et organisées, à structure complexe (forêts).

Nous proposerons ultérieurement une définition synthétique de la phytocoenose (§ 7.1.5.), mais auparavant, il est nécessaire d'envisager plus en détail les aspects structuraux et fonctionnels de son organisation.

7.1.3. L'organisation structurale d'une phytocoenose

Si la phytocoenose constitue bien une unité biocoenotique fondamentale, puisqu'elle rassemble l'essentiel des producteurs de l'écosystème élémentaire que représente la biogéocoenose, elle n'en reste pas moins une entité profondément *hétérogène* par sa structure, son écologie et sa flore. C'est, en effet, une propriété fondamentale de toute phytocoenose que d'être constituée de l'imbrication de différents *compartiments structuraux et écologiques isotropes* (*cf.* § 5.5.4.). La différenciation de ces compartiments concerne à la fois la dimension verticale (stratification), la dimension horizontale (mosaïque, pattern) et la dimension temporelle (aspects saisonniers, dynamique interne).

Tout d'abord, une phytocoenose peut être divisée verticalement en *strates* plus ou moins distinctes. Ces strates correspondent à des horizons différenciés écologiquement. Dans le domaine terrestre, à la stratification aérienne du feuillage, qui est la plus évidente, s'ajoute souvent une stratification racinaire, plus difficile à mettre en évidence. Le découpage d'une phytocoenose en strates superposées aboutit à la définition de *stratocoenoses* (BALOGH 1938).

En milieu forestier, les végétaux installés sur le sol constituent les strates proprement dites, qui se caractérisent non seulement par leur hauteur absolue ou relative, mais également par leurs formes biologiques dominantes. Ces strates s'organisent à partir d'un nombre limité d'*ensembles structuraux* (OLDEMAN 1974), à déterminisme génétique et écologique (*cf.* chapitre 11, introduction). Pendant leur développement, les différentes espèces constitutives des strates supérieures "traversent" les strates inférieures, dont elles constituent les

"éléments de l'avenir" (au sens d'OLDEMAN, *op. cit.*), qui peuvent contribuer à rendre leur délimitation imprécise.

La stratification verticale ne concerne pas uniquement les strates proprement dites, mais également les communautés épiphytiques, qui s'organisent en horizons superposés à déterminisme essentiellement microclimatique (LIPPMAA 1935).

Dans le milieu aquatique, les strates ne sont pas nécessairement "enracinées" au fond.

Au niveau de chaque stratocoenose, il est possible de mettre en évidence une compartimentation horizontale de la végétation, correspondant à des variations localisées des conditions de milieu. On peut ainsi diviser une phytocoenose horizontalement en différentes *microcoenoses* (KORCHAGIN 1964, BARKMAN 1970 & 1973), qui peuvent elles-mêmes être pluristratifiées.

Dans une phytocoenose en mosaïque, comme une tourbière à Sphaignes, les buttes et les creux constituent autant de microcoenoses imbriquées horizontalement de façon homogène. Les sociations et les consociations de DU RIETZ (*cf.* § 6.1.1.) sont, pour la plupart, assimilables à de telles microcoenoses.

D'autres microcoenoses sont liées à des *microbiotopes* particuliers et plus ou moins ponctuels à l'intérieur d'une phytocoenose, dont elles dépendent néanmoins étroitement (rochers, troncs d'arbres, souches, ornières, etc.).

A l'intérieur des subdivisions spatiales de la phytocoenose que constituent les stratocoenoses et les microcoenoses, on peut différencier des ensembles structuraux permanents et d'autres plus temporaires. Il faut distinguer parmi ces derniers, que l'on peut appeler *chronocoenoses* (BARKMAN 1973), les phénophases, qui correspondent à des aspects saisonniers (phénophases vernales, estivales, automnales ou hivernales des régions tempérées), et les phases dynamiques, qui correspondent à des communautés éphémères cicatricielles intervenant dans les "cycles" dynamiques internes des phytocoenoses (ourlets, manteaux et coupes intraforestiers, "Erosionskomplexe" des tourbières bombées, etc.).

Les notions de stratocoenose, de microcoenose et de chronocoenose, malgré leur intérêt descriptif indéniable, ne constituent pas des compartiments isotropes et isofonctionnels : les véritables unités élémentaires sont à définir à l'intérieur même de ces subdivisions, par une combinaison de critères biologiques, structuraux, écologiques et dynamiques. Ces unités élémentaires de la végétation seront appelées *synusies*.

7.1.4. Le concept de synusie

C'est encore à H. GAMS (1918) que l'on doit l'introduction dans la littérature du terme de *synusie*, dans le sens d'une unité "écologique" abstraite, dont il définit trois "degrés" distincts (p. 428) :

"*Synusies de 1er degré* = Groupements de plantes ou d'animaux, dont les composants indépendants (selbständige Komponenten) appartiennent à la même forme biologique et à la même espèce à l'intérieur d'un même district."

"*Synusies de 2e degré* = groupements dont les composants indépendants appartiennent à différentes espèces d'une même classe de formes biologiques et essentiellement de même phénologie (Aspektfolge)."

"*Synusies de 3e degré* = Groupements de plantes et d'animaux dont les composants indépendants appartiennent à différentes classes de formes biologiques et présentent différents aspects phénologiques, mais sont réunis par de fortes corrélations en une unité écologique dans une station (Standort) homogène."

En plus des "composants indépendants" qui servent à les définir, les synusies de GAMS incluent également tous les organismes, animaux ou végétaux, qui sont étroitement liés à la présence des premiers (lianes, parasites, symbiontes, etc.). Au sein d'une même biocoenose (*i.e.* unité "topographique" à l'intérieur d'une station homogène), on pourra donc décrire un certain nombre de synusies de 1er, 2e et 3e degré. Par exemple, GAMS explique que dans une pinède, une synusie de 1er degré pourra regrouper *Pinus sylvestris* et ses parasites végétaux (*Viscum*) et animaux (*Thaumetopoea*), mais pas *Hypnum cupressiforme*

qui, bien qu'il puisse se développer sur l'écorce des pins, est également répandu sur les pierres et la terre. Les chamaephytes du sous-bois (*Calluna*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Pleurozium schreberi* et *Cladina* !), ainsi que leurs parasites et champignons mycorhiziens constituent une synusie de 2e degré. Si l'on réunit à ces deux synusies les organismes appartenant à d'autres classes de formes biologiques (comme *Deschampsia flexuosa* et *Melampyrum pratense*), on obtient une synusie du 3e degré.

GAMS (*op. cit.*) réserve le terme de synusie aux unités écologiques abstraites, représentées par des unités concrètes ou "individus" de synusies (*Bestand* pour les synusies de 1er et 2e degré, *Siedlung* pour les synusies de 3e degré ou "associations").

Ainsi, les synusies de GAMS ne correspondent pas à des unités concrètes analytiques spatialement distinctes, mais à des unités abstraites et synthétiques, basées sur des critères biologiques et écologiques stricts (essentiellement types biologiques). En outre, elles constituent des subdivisions écologiques des biocoenoses, et non des phytocoenoses, puisqu'elles incluent des éléments des zoocoenoses.

Beaucoup d'auteurs ont repris par la suite le terme de synusie, dans un sens (concret ou abstrait !) qui s'inspire plus ou moins fidèlement de la définition de la synusie de 2e degré de GAMS.

Pour BRAUN-BLANQUET (1928 & 1964), les synusies sont des catégories physionomiques et écologiques abstraites rassemblant des espèces de forme biologique semblable (système de RAUNKIAER) et aux exigences écologiques comparables. Cette définition, qui ne reconnaît aucune individualité sociologique et floristique aux synusies, correspond davantage au concept d'*isoécie* au sens de GAMS (1918).

DU RIETZ (1930a) sera le premier à donner clairement au concept une définition concrète, à la fois structurale et floristique : selon lui, une synusie est une communauté végétale plus ou moins morcelée spatialement, constituée d'une seule strate distincte, occupant souvent une partie seulement du biotope (Standort) d'une phytocoenose, et qui se caractérise par une composition floristique originale, en raison des affinités

sociologiques entre les espèces qui la constituent. Une telle conception rejoint en partie la notion de stratocoenose (*cf.* § 7.1.3.) : pour DU RIETZ, les synusies constituent essentiellement les éléments verticaux des phytocoenoses, bien qu'il définisse également des synusies épiphytiques. Il distingue différentes catégories de synusies, selon la nature des critères floristiques et physionomiques utilisés pour les définir (*cf.* § 6.1.2.).

REYNAUD-BEAUVERIE (1936) considère, dans une forêt, différentes synusies selon la stratification (synusies des strates arborescente, arbustive, herbacée, muscinale et épiphytique), la phénologie (synusies herbacées vernales, estivales, plantules d'arbres...), et l'écologie, les végétaux réunis en une même synusie "ayant les mêmes besoins stationnels". Comme beaucoup d'autres auteurs, REYNAUD-BEAUVERIE a donc une conception structurale synthétique de la synusie, mêlant les notions de stratocoenose, de microcoenose et de chronocoenose. Cette conception a été très influencée par le concept d'"association unistrate" développé par LIPPMAA (*cf.* § 6.2.1.).

KORCHAGIN (1964) considère les synusies comme des subdivisions des microcoenoses constituées d'un assemblage de *coenopopulations* (populations ou fragments de populations de différentes espèces). Il distingue des *layer synusiae* (strates ou *layers* définies par une forme biologique dominante, *sublayers* définies par des niveaux de hauteurs moyennes dans chaque *layer*, etc.) et des *intralayer synusiae* (synusies à l'intérieur d'une strate, saisonnières, épiphytiques, etc.).

BARKMAN (1973), à l'occasion d'une remarquable synthèse sur l'"approche synusiale", propose (p. 452) une définition précise et circonstanciée du concept de synusie : "Une synusie est définie comme un élément structural d'une phytocoenose lié à un habitat particulier, avec une composition floristique spécifique, et formé d'espèces appartenant à la même strate et ne différant fondamentalement ni dans leur périodicité, ni dans leur mode d'exploitation de l'environnement". Il expose et commente les différents critères utilisables pour définir une synusie (formes biologiques, séparation spatiale et temporelle, microenvironnement, exploitation fonctionnelle de l'habitat,

indépendance sociologique et écologique, composition floristique et dominance, taxonomie), pour conclure qu'il est indispensable de considérer la combinaison de différents critères pour cerner la nature concrète du concept synusial.

JULVE (1985a) a très récemment proposé d'ajouter à la définition de BARKMAN (*op. cit.*) des critères fondés sur les types morphologiques végétatifs et les stratégies adaptatives.

En dépit de cette définition structurale concrète, BARKMAN (*op. cit.*) recommande d'être fidèle à la conception de GAMS (1918), en réservant le terme de synusie à des unités abstraites de classification (sens homologue de celui de syntaxon), et il propose d'appeler "society" (société) chaque unité concrète correspondante (sens homologue de celui d'individu d'association). Ce choix nous a semblé contestable (GILLET 1985a), d'une part parce qu'il donne au terme société une signification qui contredit son sens officiel, entériné au Congrès d'Amsterdam de 1935 et consacré depuis par l'usage (sens abstrait d'un type de synusie défini par une ou plusieurs espèces dominantes, *cf.* § 7.2.1.), et d'autre part parce qu'il ne nous paraît pas suffisamment motivé. En effet si l'on considère, à juste titre, que le concept de synusie a évolué depuis GAMS (1918), rien n'empêche, dans le cadre d'un réajustement d'une conception aujourd'hui dépassée, d'en retenir la nature essentiellement *concrète* et *analytique*, qui a historiquement prévalu. Nous nous proposons donc d'appliquer le concept de synusie exclusivement à des objets concrets spatialement et temporellement délimitables selon des critères opérationnels spécifiques, la question de la typologie et de la classification des "types de synusies" étant un problème différent, qui requiert d'autres concepts définis à partir d'autres critères, dont nous traiterons ultérieurement (*cf.* § 7.3.).

Ainsi conçues, les synusies constituent bien les unités élémentaires d'une phytocoenose, à l'intérieur de laquelle ils correspondent à des compartiments structuraux et écologiques *isotropes* et *isofonctionnels*.

Si l'on prend l'exemple d'une phytocoenose forestière, on peut y individualiser différentes synusies arborescentes,

arbustives, herbacées, saxicoles, humicoles, vernales, estivales, épigéiques (à la surface du sol), épiphytiques, épilithiques (à la surface des rochers), saprolignicoles (sur le bois et l'écorce pourrissants), etc. C'est à l'intérieur de chaque synusie, comme l'ont souligné différents auteurs (entre autres GLEASON 1936, REYNAUD-BEAUVERIE 1936, SUKACHEV 1954) que se concentrent les phénomènes de compétition intra- et interspécifique; ce type de relations se réduit considérablement entre les individus appartenant à différentes synusies. Dans le cas de notre exemple, les arbres d'une même synusie arborescente seront en compétition pour la lumière au niveau de la voûte, mais ne seront guère en concurrence avec les individus d'une synusie herbacée humicole dont l'espace vital (*cf.* § 5.2.4.) racinaire et aérien est bien distinct; les individus de différentes espèces de lichens et de bryophytes constituant une synusie à la base d'un tronc n'auront pas à souffrir la concurrence d'autres espèces épiphytes d'une synusie liée à la couronne du même arbre. Il est inutile de multiplier les exemples pour montrer que la compartimentation structurale et écologique d'une phytocoenose a pour conséquence de réduire les phénomènes de compétition interindividuelle entre les différentes synusies, sauf dans le cas des transitions dynamiques entre synusies (dynamique interne d'une phytocoenose) ou entre phytocoenoses (successions primaires ou secondaires).

Mais la phytocoenose n'est qu'une partie de l'écosystème élémentaire que constitue la biogéocoenose : dans une biogéocoenose forestière, à côté des synusies végétales (producteurs), on pourrait définir en appliquant sensiblement les mêmes critères, des synusies animales (DAJOZ 1971) de consommateurs primaires et secondaires, des synusies fungiques saprophytes et mycorhiziennes, des synusies de décomposeurs (bactéries, microfaune du sol...), etc. Une même synusie regroupe des organismes de "niche écologique" comparable, et pouvant donc entrer en concurrence dans des "compartiments structuraux et écologiques isotropes et isofonctionnels" de conception élargie.

On peut concevoir que certaines synusies "nomades" (nombreuses synusies d'Oiseaux ou d'Insectes, aéroplancton, synusies d'organismes planctoniques et nectoniques d'un ruisseau intraforestier...) puissent transiter d'une biogéocoenose à l'autre :

de telles synusies n'appartiennent pas aux biocoenoses élémentaires qui correspondent chacune à un "écosystème fermé" (BARKMAN 1968).

Nous proposons donc une définition générale et synthétique du concept de synusie, que nous appliquerons bientôt à la phytosociologie sigmatiste, bien qu'il dépasse le cadre de cette science :

Une synusie est une communauté concrète d'organismes (appartenant à une ou plusieurs coenopopulations) suffisamment proches par leur espace vital, leur biologie et leur périodicité pour être réunis dans un même compartiment structural et écologique isotrope et isofonctionnel, dans lequel ils entretiennent des relations de compétition.

7.1.5. Modèle synécologique structural et fonctionnel des unités concrètes de végétation

Une biocoenose élémentaire peut être considérée comme l'assemblage harmonieux de différentes synusies, chacune étant spécialisée dans un biotope et dans une fonction particulière. Au sein de cette biocoenose élémentaire, la phytocoenose peut être considérée comme une entité structurale et fonctionnelle, organisée selon des lois qui lui sont propres. Elle est elle-même composée de synusies végétales à l'intérieur desquelles dominent les relations de compétition entre les individus d'une même coenopopulation (compétition intraspécifique) et entre les différentes coenopopulations (compétition interspécifique).

A un niveau plus élevé, il existe des relations complexes entre les synusies d'une même phytocoenose. GLEASON (1936) fait valoir que les différentes synusies d'une forêt montrent verticalement de "fortes connections dynamiques et génétiques", alors qu'à l'intérieur d'une synusie, ces relations sont faibles latéralement. Les synusies d'une même phytocoenose dépendent étroitement les unes des autres : les arbres d'une forêt doivent, avant de participer à une synusie arborescente, passer par des stades de développement où ils sont tributaires des conditions

écologiques des différentes synusies dans lesquelles ils transitent; les synusies du sous-bois, même celles qui sont liées à des microhabitats particuliers (rochers, souches...), sont partiellement conditionnées par le microclimat entretenu par la synusie arborescente; telle synusie bryochamaephytique humicole pourra se développer sur un éboulis après que des synusies cryptogamiques épilithiques y aient accumulé un peu d'humus; ces synusies muscinales, qui ne peuvent se développer sans la présence des arbres, contribuent ainsi à favoriser la germination de ceux-ci et le développement de certaines synusies herbacées.

Ainsi, "l'existence d'une structure a pour conséquence de limiter au maximum la concurrence entre les espèces de type biologique et de phénologie différents et de favoriser au contraire les phénomènes de dépendance et d'interdépendance" (GOUNOT 1969).

L'"intégration" et la création de milieux endogènes (GOUNOT 1969) jouent un rôle fondamental dans la structuration et l'organisation fonctionnelle d'une phytocoenose. De ce point de vue, la participation des différentes synusies n'est pas équivalente : certaines, comme la plupart des synusies épiphytiques par exemple, ne jouent qu'un rôle très limité; d'autres peuvent être parfois considérées comme des éléments indispensables d'une phytocoenose, au sens où presque toutes les autres synusies en sont très fortement dépendantes (synusie arborescente d'une forêt, synusie herbacée d'une magnocariçaie, synusie muscinale d'une tourbière à sphaignes...). Nous avons récemment proposé (GILLET 1986b) de distinguer ces éléments fondamentaux des phytocoenoses en introduisant la notion de *synusie unificatrice* : en effet, outre leur rôle "édificateur" (création d'un milieu endogène), ces synusies sont les principales responsables de l'unité structurale et écologique des phytocoenoses et des biogéocoenoses.

Une autre propriété des synusies d'une même phytocoenose est qu'elles sont intégrées dans des *cycles dynamogénétiques internes*. Même la phytocoenose la plus "stable" est en fait

perpétuellement le siège d'une dynamique interne intensive. Les *cycles sylvigénétiques* (OLDEMAN 1979, WALTER 1979, RAMEAU 1985a) en constituent un exemple démonstratif en milieu forestier : dans une forêt naturelle "climacique", différentes *phases sylvigénétiques* se succèdent dans le temps et dans l'espace, dont les "structures emboîtées" sont constituées d'un assemblage de synusies, parmi lesquelles les groupements d'ourlets internes (*cf.* § 10.4.) et de "coupes forestières" jouent un rôle dynamique essentiel, qui permet à la phytocoenose forestière de s'autorégénérer. Des exemples de cycles dynamogénétiques ont également pu être décrits dans les tourbières de haut-marais, dans lesquels certaines mosaïques structurales correspondent à différentes phases de "rajeunissement" et de "cicatrisation", entretenant la structure en buttes et en creux. Ces phénomènes d'évolution cyclique à l'intérieur d'une phytocoenose en équilibre avec son biotope ne doivent pas être confondus avec les successions "linéaires" primaires et secondaires, qui correspondent à des transformations profondes de phytocoenoses instables, qui se remplacent les unes les autres. Dans ces phytocoenoses instables qui se succèdent au cours de la colonisation d'une surface dénudée, les phénomènes de compétition (entre individus et entre synusies) sont prépondérants.

Des considérations générales qui précèdent, il ressort que la phytocoenose et la synusie ne sont pas des phénomènes synécologiques de même nature. Il ne s'agit pas de simples niveaux de complexité structurale, puisque les lois qui les déterminent sont elles-mêmes de nature fondamentalement différentes. Une synusie est assimilable à un regroupement d'organismes biologiquement semblables dans un microbiotope uniforme où ils sont en concurrence; dans les cas extrêmes, la compétition peut aboutir à la dominance quasi-exclusive d'une espèce. Une phytocoenose regroupe différentes synusies fortement dépendantes les unes des autres en une entité spatiale et fonctionnelle harmonieuse. On peut en formuler la définition générale synthétique suivante :

Une phytocoenose est une communauté végétale concrète formée d'un complexe de phytosynusies (synusies végétales), organisées spatialement, temporellement et fonctionnellement au sein d'une même biogéocoenose, et liées les unes aux autres par de fortes relations de dépendance écologique, dynamique et génétique.

On a pu comparer la phytocoenose à un organisme dont les synusies seraient les organes (CAIN & CASTRO 1959). Comme toute comparaison, celle-ci a ses limites, mais on peut être frappé par certaines analogies : chaque organe correspond à une unité structurale et fonctionnelle, bien qu'il ne puisse survivre en dehors de l'organisme; les organes sont constitués de "populations" de cellules ou tissus, chaque cellule étant potentiellement relativement autonome (il est d'ailleurs possible de les "cultiver" isolément des organes et des organismes); le développement et le fonctionnement des organes est régulé par un système complexe d'interconnections, dans lequel certains organes sont particulièrement impliqués : dans un organisme humain, l'appareil circulatoire, en particulier, joue le rôle d'organe "unificateur" (il est d'ailleurs intéressant de remarquer que les globules blancs transitent dans différents organes avant de pouvoir jouer leur rôle immunitaire, un peu comme les arbres d'une forêt qui "protègent" la phytocoenose après avoir transité dans différentes synusies); l'organisme forme, comme la phytocoenose, une entité harmonieuse, relativement autonome et stable (homéostasie).

Le modèle d'organisation que nous pouvons décrire à propos des unités concrètes de végétation n'est donc pas spécifique à ces objets, et il peut être transposé à bien d'autres phénomènes complexes. Pour en donner un aperçu, nous avons sélectionné quelques exemples de modèles d'organisation analogues, conçus à partir d'objets homologues de nature très différente (figure 11).

Dans une société humaine concrète, les individus qui entretiennent des relations directes et personnelles constituent des "groupes primaires" (familiaux, amicaux, professionnels, culturels, etc.); ceux-ci s'inscrivent à leur tour dans des "groupes secondaires" (catégories socio-économiques et socio-culturelles, organisations politiques ou syndicales...) dans

lesquels les individus ne sont pas tous en rapport direct les uns avec les autres (MUCCHIELLI 1983).

Dans le domaine de la linguistique, la phrase parlée est une entité autonome dans laquelle les mots sont organisés selon des règles syntaxiques : "les mots sont esclaves et libres, soumis à la discipline de la syntaxe, et tout-puissants par leur signification naturelle" (STAËL); ces mots sont eux-mêmes composés de phonèmes (éléments sonores du langage articulé, regroupés en morphèmes ou formes minimum douées de sens).

Enfin dans le domaine musical, une pièce instrumentale naît de l'organisation des sons instrumentaux élémentaires en "cellules" rythmiques et mélodiques, qui servent de base à des "développements", dont les rapports réciproques (harmoniques, mélodiques, rythmiques) confèrent à la pièce son unité et sa cohérence.

SYNECOLOGIE	INDIVIDUS → COENOPOPULATIONS → SYNUSIES ⟨ Microcoenoses / Stratocoenoses / Chronocoenoses ⟩ → PHYTOCOENOSE *Compétition intraspécifique* ; *Compétition interspécifique* ; *Interdépendance*
SOCIOLOGIE	INDIVIDUS → GROUPES PRIMAIRES → GROUPES SECONDAIRES → SOCIETE
BIOLOGIE	CELLULES → TISSUS → ORGANES → ORGANISME
LINGUISTIQUE	PHONEMES → MORPHEMES → MOTS → PHRASE
MUSIQUE	SONS → CELLULES → DEVELOPPEMENTS → PIECE MUSICALE

Figure 11 : Comparaison du modèle synécologique structural et fonctionnel des unités concrètes de végétation à des modèles d'organisation analogues. Les flèches relient les niveaux structuraux dans le sens d'une complexification; les objets structuralement homologues sont alignés verticalement; pour le modèle synécologique, on a indiqué les types de relations dominants et déterminants entre chaque niveau d'organisation.

Nous retiendrons de ce modèle d'organisation structurale et fonctionnelle certains caractères généraux fondamentaux que nous pouvons résumer ainsi :

1) Les éléments de base (*individus*) sont des entités autonomes, mais instables et présentant un grand potentiel d'adaptation.
2) C'est en se confrontant les uns aux autres qu'ils tendent, par des processus d'identification et de différenciation, à se rassembler en groupes fragmentaires (*coenopopulations*).
3) Des phénomènes de sélection et d'adaptation sont responsables de l'organisation de ces groupes en ensembles structuraux cohérents (*synusies*), étroitement spécialisés fonctionnellement, et donc de faible autonomie.
4) Ces ensembles sont eux-mêmes intégrés, par le jeu d'un réseau complexe d'interrelations, en une entité harmonieuse, autonome et stable (*phytocoenose*).

Les quatre niveaux que nous avons dégagés dans ce modèle ne constituent pas, précisons-le bien, les seuls paliers descriptibles d'organisation des phénomènes, mais ils apparaissent comme des étapes fondamentales aisément repérables, et correspondent donc à des niveaux privilégiés pour l'étude scientifique des phénomènes et des lois qui les sous-tendent. Il convient donc à présent de confronter ce modèle synécologique structural et fonctionnel des unités concrètes de végétation aux objectifs et aux concepts de la phytosociologie sigmatiste.

7.2. DÉFINITION CONCRÈTE DE L'INDIVIDU D'ASSOCIATION

Dans la tradition sigmatiste, l'individu d'association est défini comme le représentant concret (spécimen) de l'association végétale abstraite, par analogie avec l'individu représentant de l'espèce (*cf.* § 5.1.). Or, en toute logique, un individu ne se définit pas par rapport à une entité abstraite et synthétique, mais précisément par rapport à son *individualité*, *i.e.* un certain nombre de propriétés structurales et fonctionnelles qui font que l'on peut le considérer comme une *unité distincte*. En biologie, la notion d'individu n'est pas toujours évidente, en particulier en raison de la reproduction végétative (les différents organismes plus ou moins indépendants d'un même

clone ne constituent qu'un seul et unique "individu génétique").

En phytosociologie, la notion d'"individu" d'association est encore moins évidente, et a d'ailleurs été maintes fois critiquée (voir par exemple l'opinion de DU RIETZ, § 6.1.3.). Il s'agit pourtant d'une notion essentielle, puisque l'on considère les individus d'association comme les *phénomènes élémentaires* de la phytosociologie sigmatiste, à partir desquels s'élabore le travail analytique (exécution de relevés ou "faits scientifiques") et synthétique. En-deçà de ces phénomènes élémentaires fondamentaux, on considère qu'il ne peut exister aucune "individualité" d'ordre floristique (mais seulement d'ordre physionomique, écologique ou structural); au-delà, on reconnaît que différents individus d'associations peuvent s'organiser en "complexes" de nature variable. Il ne semblerait donc pas nécessaire de préciser le niveau de perception, qui serait imposé par la nature même de l'association étudiée.

Nous pensons qu'une telle conception est contestable du point de vue théorique, et qu'il est nécessaire de situer précisément le concept d'individu d'association par rapport aux *unités concrètes* de végétation que nous avons définies précédemment, et qui correspondent à différents niveaux d'individualité relative, structurale, fonctionnelle et floristique.

Il est nécessaire pour cela de commencer par un aperçu historique des conceptions visant à situer l'individu d'association par rapport aux notions de phytocoenose et de synusie.

7.2.1. Systèmes biocoenologiques et systèmes synusiologiques

GAMS (1918) considère deux systèmes de classification parallèles, l'un pour les unités "topographiques" ou *biocoenologiques* (phytocoenoses et synusies de 3e degré), l'autre pour les unités "écologiques" ou *synusiologiques* (synusies de 1er et 2e degré). Il considère les synusies comme des entités autonomes et fondamentales. Il fait remarquer que la première utilisation du mot "association" (HUMBOLDT 1807) s'appliquait en fait à des synusies. Il considère qu'il n'est pas possible dans

le cas général de construire un système hiérarchique naturel (phylétique) des synusies, en raison du caractère multidimensionnel des facteurs écologiques.

REGEL (1923) définit séparément les types de synusies ("associations") et les types de phytocoenoses ("associations complexes").

DU RIETZ (1930a) propose une structuration précise des unités concrètes de végétation, avec deux systèmes hiérarchiques parallèles et indépendants, l'un pour les phytocoenoses (sociations, consociations, associations, etc.), l'autre pour les synusies (socions, consocions, asocions, etc.). Il privilégie toutefois le système des phytocoenoses (*cf.* § 6.1.2.).

Par contre, LIPPMAA (1933b, 1935) considère que seuls les types de synusies (qu'il appelle à cette époque "associations unistrates") constituent des catégories naturelles et indépendantes, et requièrent une classification écologique (*cf.* § 6.2.).

En 1935, date importante dans l'histoire de la phytosociologie, lors du 6ème Congrès International de Botanique d'Amsterdam, il sera adopté une série de résolutions destinées à réaliser un consensus sur les concepts. Il est décidé de réserver le statut d'*association* à des communautés "complètes" (phytocoenoses), telles qu'elles sont conçues par la plupart des phytosociologues de l'Ecole züricho-montpelliéraine. DU RIETZ et GAMS proposent le terme d'*union* pour désigner les types de synusies définis par leur combinaison floristique, correspondant aux "associations unistrates" de LIPPMAA (1933), et aux "associons" de DU RIETZ (1930a). Le Congrès de 1935 adoptera finalement une structuration simplifiée à partir du modèle de DU RIETZ, en deux systèmes parallèles autonomes (figure 12) :

- Les *phytocoenoses* sont classées en *associations* (méthode de BRAUN-BLANQUET) ou en *sociations* (méthode de DU RIETZ); les associations sont regroupées en *alliances*.

- Les *synusies* sont classées en *unions* (méthode de LIPPMAA) ou en *sociétés* (méthode de DU RIETZ, la société regroupant

les anciennes notions de "socion" et de "consocion"); les unions sont regroupées en *fédérations*.

SYNUSIES			PHYTOCOENOSES	
LIPPMAA 1933	DU RIETZ 1930	DU RIETZ et GAMS (Amsterdam 1935)	DU RIETZ 1930	BRAUN-BLANQUET, DU RIETZ et NORDHAGEN (Amsterdam 1935)
-	Socion	Société (= society = Verein)	Sociation	Sociation
-	Consocion		Consociation	-
Association unistrate	Associon	Union	Association	Association
-	Fédérion	Fédération	Fédération	Alliance (= Verband)

Figure 12 : Concepts de base de la classification des synusies et des phytocoenoses adoptés lors du 6e Congrès International de Botanique d'Amsterdam en 1935 (d'après DU RIETZ 1936).

Du point de vue nomenclatural, les associations et les unions porteront le suffixe *-etum*, tandis que les alliances et les fédérations seront désignées par le suffixe *-ion*.

Il ressort des décisions officielles du Congrès d'Amsterdam (dont les enjeux sont exprimés et commentés dans les publications de CAIN 1936, DU RIETZ 1936, PAVILLARD 1935 & 1936, GLEASON 1936, LIPPMAA 1939) que l'individu d'association (*Einzelbestand* de SCHRÖTER) doit englober l'ensemble des organismes végétaux d'une phytocoenose d'une même station, ce qui correspond effectivement à la conception de BRAUN-BLANQUET et PAVILLARD (1928).

Désormais, les phytosociologues de toutes Ecoles devront choisir entre les deux systèmes proposés.

Les "synusiologistes" privilégieront l'étude des synusies en utilisant un système de classification basé sur les unions

et/ou les sociétés (les sociétés étant parfois considérées comme des subdivisions des unions); la plupart des travaux publiés concerneront les groupements ("Pflanzengemeinschaften") bryo-lichéniques épiphytiques, épilithiques et épigéiques (WALDHEIM 1944 & 1947, VON KRUSENSTJERNA 1945, ŠMARDA 1947, ALMBORN 1948, POELT 1954, KOPPE 1955, PHILLIPS 1951 & 1959, WILMANNS 1962, SJÖGREN 1961 & 1964, etc.), mais des unions ou des sociétés phanérogamiques seront également décrites selon la même méthode, principalement par les phytosociologue de l'Ecole de LIPPMAA (SIRGO 1936, TOMSON 1937, LIPPMAA 1938 & 1939, CAIN & PENFOUND 1938, CAIN & SHARP 1938, HEDBERG 1949, etc.).

Par ailleurs, les "phytocoenologistes" s'intéresseront essentiellement aux phytocoenoses, qu'ils décriront comme des associations (Ecole de BRAUN-BLANQUET) ou comme des sociations (Ecole de DU RIETZ).

Cependant, hélas, beaucoup d'auteurs ne suivront pas les recommandations du Congrès d'Amsterdam. En particulier, les phytosociologues de l'Ecole sigmatiste auront tendance à appliquer le concept d'individu d'association à des unités concrètes de nature très différente.

Dès l'origine de la phytosociologie sigmatiste, certains auteurs se réclamant de cette Ecole ont pu décrire des *associations* de nature essentiellement *synusiale* : dans d'admirables travaux, ALLORGE (1922) et OCHSNER (1928) furent les premiers à appliquer le concept sigmatiste d'association à des communautés bryolichéniques (principalement épiphytiques) à l'intérieur des phytocoenoses "phanérogamiques". Dans la pratique, l'individu d'association sigmatiste n'inclut d'ailleurs très généralement qu'*une partie taxonomique* des phytocoenoses (Spermaphytes et Ptéridophytes), les autres groupes végétaux étant alors implicitement ou explicitement négligés, au début pour des raisons essentiellement pragmatiques.

Par la suite, cette tendance à restreindre le concept d'individu d'association à une fraction seulement des phytocoenoses ne fera que s'accentuer, la recommandation du Congrès de 1935 ayant progressivement sombré dans l'oubli. DU RIETZ (1965), WESTHOFF (1967) et BARKMAN (1968) ont bien analysé la manière

dont les phytosociologues sigmatistes ont petit à petit adapté ce concept à des unités de plus en plus restreintes (structuralement, floristiquement, écologiquement, taxonomiquement...).

Le concept d'"association bryolichénique" se développera et se généralisera au détriment des concepts synusiologiques (unions et sociétés) qui tombent progressivement en désuétude.

L'introduction des unités structurales d'ourlets (*Trifolio-Geranietea, Calystegion sepium*, etc.) et de manteaux (*Prunetalia spinosae*) par TÜXEN (1952) et MÜLLER (1962) aura une importance fondamentale dans l'évolution du concept d'individu d'association et dans la perception subjective de l'"homogénéité floristique".

Les travaux de DEN HARTOG & SEGAL (1964) amèneront à considérer en milieu aquatique des associations d'essence synusiale (séparation selon les strates et les formes biologiques, induisant l'éclatement de l'ancienne classe des *Potametea* en *Potametea s.s., Ceratophylletea, Utricularietea, Stratiotetea* et *Lemnetea*).

Dans plusieurs types de milieux, des considérations structurales conduiront à isoler les thérophytes dans des classes phytosociologiques distinctes(séparation des *Thero-Salicornietea* et des *Spartinetea*, etc.).

D'une manière générale, on constate que les progrès les plus décisifs de la phytosociologie sigmatiste (analysés par GEHU 1980) découlent d'un affinement du concept d'individu d'association qui, associé classiquement à une conception phytocoenotique (entérinée par le Congrès d'Amsterdam de 1935), s'est progressivement rapproché d'une conception synusiale, par la recherche d'une meilleure homogénéité écologique, structurale (formes biologiques, périodicité saisonnière, parfois stratification) et fonctionnelle. Mais il subsiste d'importantes contradictions, comme nous allons le voir à propos des forêts.

7.2.2. Association forestière et associations dépendantes

Le cas des forêts, en dehors du fait qu'il concerne directement le sujet de notre mémoire, est particulièrement instructif pour montrer l'évolution du concept d'individu d'association dans la tradition sigmatiste.

Les travaux les plus anciens traitant des *"associations forestières"* comprenaient l'individu d'association dans un sens très large : les relevés incluaient, outre les espèces constitutives des différentes strates (sauf la strate "hypogée"), les espèces herbacées des bords de chemins et des blocs rocheux, les Bryophytes et Lichens du sol, des rochers, des souches, les Champignons (carpophores !)..., bref un échantillonnage le plus complet possible de l'ensemble des "végétaux" de la phytocoenose forestière, à l'exclusion de la "microflore" du sol et des "épiphytes arboricoles".

BRAUN-BLANQUET introduisit le concept de *groupement dépendant* (abhängige Gesellschaft) pour désigner "les assemblages d'espèces liés, dans une certaine mesure, à la présence d'autres groupements plus évolués" (BRAUN-BLANQUET & PAVILLARD 1928) : une phytocoenose forestière comprendra donc un "individu d'association forestière" et un certain nombre de "groupements dépendants" épiphytiques, parasites ou symbiotiques. Les groupements dépendants épiphytiques, en particulier, sont considérés comme des associations distinctes de l'association forestière. Relevons en passant le curieux paradoxe d'une conception qui isole dans des entités autonomes les éléments les plus strictement dépendants de la phytocoenose forestière ! Il est piquant en l'occurrence d'opposer cette attitude paradoxale mais pragmatique de BRAUN-BLANQUET à l'attitude logique mais inextricable de GAMS (1918) qui considère que les parasites, symbiontes et commensaux (végétaux ou animaux !) sont inséparables des unités de végétation définies à partir de leurs "composants indépendants" (synusies).

Par la suite, l'"individu d'association forestière" s'est vu progressivement "épuré" de tous ses "éléments d'hétérogénéité", au fur et à mesure que l'on découvrait qu'il était possible de décrire des ensembles floristiques, structuraux et écologiques "autonomes" à l'intérieur des phytocoenoses forestières (groupements arbustifs et herbacés de manteaux et d'ourlets intraforestiers, groupements bryolichéniques épilithiques

et épigéiques, groupements herbacés d'ornières, de coupes, de rochers, etc.). Tous ces groupements vont pouvoir être isolés des "associations forestières" et décrits comme des associations autonomes.

Ainsi, l'association forestière sera de moins en moins représentative de la phytocoenose forestière, *i.e.* de l'ensemble des phytosynusies dépendant d'une même biogéocoenose forestière. A partir de la mise au point de TÜXEN, VON HÜBSCHMANN & PIRK (1957), il est possible de cerner la conception la plus unanimement appliquée par les phytosociologues d'aujourd'hui vis-à-vis du statut des différentes synusies d'une phytocoenose forestière :

- l'ensemble des végétaux supérieurs enracinés dans le sol forestier et dont le feuillage est étagé en strates superposées constitue l'essentiel de l'*association forestière*;
- les cryptogames du sol forestier ("Waldboden-Moose" pouvant éventuellement participer à plusieurs synusies humicoles et terricoles) constituent la *strate muscinale* de l'individu d'association forestière et sont relevées avec les phanérogames;
- les synusies cryptogamiques intimement liées à la forêt mais dans des microbiotopes particuliers (épiphytes) forment des *associations dépendantes*, à séparer de l'association forestière;
- les synusies cryptogamiques liées à des microbiotopes particuliers (rochers, talus, bois pourrissant, etc.) et "qui peuvent se rencontrer en dehors de la forêt" constituent des *associations indépendantes*, à isoler de l'association forestière.

GUINOCHET (1973), suivi par d'autres auteurs, conteste l'appartenance de la strate muscinale humicole elle-même à l'individu d'association forestière; il tente de justifier une définition taxonomique de l'association, en se basant sur les différences biologiques fondamentales entre les Bryophytes et les "végétaux supérieurs", ainsi que sur les difficultés de détermination (responsables d'une grande hétérogénéité en qualité et en quantité entre les relevés des différents auteurs selon leurs compétences bryologiques).

On en arrive donc à la conception de la phytocoenose forestière comme la juxtaposition de différents individus d'associations (GUINOCHET 1973).

L'*individu d'association forestière* en est l'élément fondamental; il correspond à la fois à une *microcoenose* (en raison du découpage horizontal du tapis végétal, excluant les microbiotopes, les "trouées", etc.) et à une *taxocoenose* (Spermaphytes, Ptéridophytes, et éventuellement "grosses espèces" de Bryophytes humicoles bien connues) : on peut parler de "*taxomicrocoenose*".

Les autres individus d'associations (groupements dits "associés", "dépendants", "indépendants"...) correspondent quant à eux pour la plupart à d'authentiques *synusies*.

Comme on le voit, on retrouve en milieu forestier la tendance générale à considérer les individus d'association comme des unités élémentaires de végétation, homogènes du point de vue de la structure et de l'écologie, *i.e.* plus proches des synusies que des phytocoenoses. Toutefois, on peut s'étonner que l'affinement conceptuel ne s'intéresse uniquement qu'à la structure horizontale (microcoenoses), et néglige les structures verticale (*stratocoenoses*) et temporelle (*chronocoenoses*) : jusqu'à présent, la phytosociologie forestière sigmatiste s'est toujours refusée à reconnaître une quelconque individualité floristique aux *strates* et aux *phénophases*, depuis le rejet officiel de la théorie des "associations unistrates" de LIPPMAA (Congrès d'Amsterdam de 1935).

Nous avons récemment (GILLET 1985a, 1985b) critiqué la notion d'"individu d'association forestière" telle qu'elle est conçue aujourd'hui, car elle ne constitue ni une entité naturelle et autonome pleinement représentative de la phytocoenose forestière, ni une unité élémentaire homogène puisqu'elle inclut différentes synusies. Il n'est pas inutile de préciser à nouveau les principaux arguments de cette critique :

- contrairement à la conception ancienne, "phytocoenologique", de l'individu d'association forestière, la conception moderne, "taxomicrocoenotique", plus restrictive, ne constitue plus qu'une image artificiellement tronquée, voire déformée, de la phytocoenose forestière, surtout

dans le cas où les synusies, notamment épilithiques, sont diversifiées (voir l'exemple de l'érablière dans GILLET 1985a); certains types de phytocoenoses forestières sont réputés "inrelevables" par cette méthode "orthodoxe" (cas des lapiaz, de certaines ripisylves linéaires, de beaucoup de "prés-bois" de pins ou de chênes pubescents méditerranéens ou montagnards, etc.);

- toutes les synusies d'une phytocoenose forestière (et même les groupements dits "indépendants" !) sont reliées par des interrelations de dépendance, ne serait-ce que vis-à-vis du microclimat intraforestier;
- les strates et les phénophases sont des synusies comme les autres, elles constituent des compartiments structuraux, écologiques et floristiques isotropes nettement distincts, qu'il semble arbitraire d'isoler des autres synusies de la phytocoenose forestière en une "taxomicrocoenose" composite, sur la seule base de son unité génétique (qui n'est que théorique car la régénération naturelle ou artificielle est assurée généralement au niveau de phases sylvigénétiques spatialement distinctes);
- les différences d'espace vital entre les individus de strates différentes sont responsables de différences d'échelle de sensibilité aux conditions stationnelles (DE FOUCAULT 1985, GILLET 1985a), qui peuvent provoquer des différences sensibles d'homogénéité floristique dans les strates inférieures, "masquées" par l'homogénéité relative des strates supérieures.

Il semblerait donc plus logique et satisfaisant de poursuivre le découpage synusial de la phytocoenose forestière en l'étendant aux strates et aux phénophases (comme on le fait dans les autres milieux), et de rechercher un autre concept que l'association pour décrire les phytocoenoses complètes. Avant de nous interroger sur la nature de ce concept, il faut signaler que certains auteurs semblent considérer l'"individu d'association forestière" comme la somme des synusies de la phytocoenose (WILMANNS 1962 & 1970, BARKMAN 1973 & 1975).

WILMANNS (1962) et FABISZEWSKI (1967) ont même tenté de

caractériser les "associations forestières" classiques par des combinaisons d'"unions" épiphytiques bryolichéniques : ces travaux originaux ont l'intérêt de montrer que les groupements épiphytiques sont dans l'ensemble davantage liés aux "associations forestières" qu'aux espèces particulières d'arbres (phorophytes), et qu'ils pourraient ainsi être mis à profit pour l'identification, le classement et la différenciation des syntaxons forestiers classiques. Ils montrent également qu'il est possible de les utiliser pour évaluer les dégradations d'origine anthropopique que les phytocoenoses forestières peuvent subir par rapport à leur état naturel.

7.2.3. Phytocoenose et complexe d'associations

Si l'usage s'est progressivement répandu parmi les phytosociologues sigmatistes de restreindre l'individu d'association à une fraction de la phytocoenose, on peut légitimement se demander quel statut il faut attribuer aux assemblages d'individus d'associations dépendants d'une même phytocoenose.

GUINOCHET (1973) considère effectivement que "toute surface de végétation est forcément formée d'un assemblage d'individus d'association de plusieurs associations, assemblage qui représente une phytocoenose" (p. 9); il ajoute plus loin (p. 11) : "Ainsi nous retiendrons deux unités dites "concrètes", l'individu d'association et la phytocoenose, correspondant à deux niveaux de complexité d'organisation". Se référant à SUKACHEV (1954), il en vient à concevoir l'individu d'association comme équivalent à la notion de synusie, au sens de cet auteur soviétique (qui est aussi celui que nous avons retenu au § 7.1.4.).

GUINOCHET (*op. cit.*) souligne la difficulté de distinguer entre la *macrohétérogénéité* floristique qui permet de séparer deux phytocoenoses adjacentes et la *microhétérogénéité* floristique qui se manifeste au sein d'une phytocoenose globalement floristiquement homogène entre les différents individus d'associations qui la constituent : "Quant à décider si la microhétérogénéité qui se manifeste à l'intérieur d'une telle surface est le fait d'une structure en mosaïque ou simplement celui

de la sociabilité des espèces, il semble que jusqu'à maintenant seul le jugement du phytosociologue puisse en décider" (p. 32).

Le problème se pose pour les phytocoenoses pluristratifiées complexes telles que les forêts que nous avons envisagées dans le paragraphe précédent, mais aussi et surtout pour les phytocoenoses dites "en mosaïque", *i.e.* formées de l'imbrication d'un nombre limité de compartiments structuraux horizontaux (cas des prés-bois, si fréquents dans les végétations méditerranéennes et subalpines, cas des tourbières formées d'un assemblage de buttes et de creux, des pelouses dans lesquelles s'insinuent des plages plus ou moins dénudées, etc.). De telles unités de végétation en mosaïque correspondent à des phytocoenoses, dans la mesure où les synusies qui les constituent sont étroitement reliées entre elles par des relations de dépendance écologique et dynamique (successions cycliques), et où la structure en mosaïque, relativement stable, est d'origine endogène (ou exoendogène).

Dans les premiers temps de la phytosociologie sigmatiste, ces mosaïques endogènes étaient incluses dans le même individu d'association. L'affinement méthodologique conduisit à morceler les relevés et à considérer des mosaïques ou *complexes d'associations*. Ainsi, selon BRAUN-BLANQUET & PAVILLARD (1928), "le *Complexe* est une mosaïque de groupements (alliances, associations ou fragments d'associations), déterminée surtout par la diversité locale des facteurs géomorphologiques et se répétant plus ou moins identiquement en des localités diverses". Cependant, cette définition ne fait pas intervenir la notion d'échelle et surtout ne précise pas l'origine, endogène ou exogène, des variations géomorphologiques. Ce concept peut donc s'appliquer aussi bien à des phytocoenoses qu'à des entités locales ou régionales beaucoup plus vastes.

Récemment, le concept de *sigmassociation* (TÜXEN 1973, GEHU 1977) a permis de remettre à l'honneur le fructueux concept de "complexes de groupements" : la sigmassociation est définie comme un complexe de groupements lié à un paysage homogène à l'échelle locale d'une végétation potentielle déterminée (*cf.*

§ 5.4.2.). Le cadre spatial d'une sigmassociation (et à plus forte raison d'une géosigmassociation) dépasse donc sensiblement celui des phytocoenoses.

Cependant, MERIAUX & GEHU (1978) ont appliqué la méthode symphytosociologique à la description de "végétations complexes", correspondant à des "mélanges" horizontaux (micromosaïques), verticaux (superposition ou stratification) ou temporaires d'associations végétales de conception synusiale (ou de fragments de celles-ci), dans le cas des végétations aquatiques et subaquatiques. Les "mélanges de végétations" que décrivent ces auteurs comme des sigmassociations peuvent être interprétés comme autant de types de phytocoenoses.

7.2.4. Conclusion

L'évolution historique du concept d'individu d'association entraîne qu'il n'est plus possible aujourd'hui de considérer l'association comme l'unité sigmatiste abstraite de classification des phytocoenoses, comme on le présente encore dans certaines publications récentes (WESTHOFF & VAN DER MAAREL 1973 par exemple). Si ce point de vue était défendable à une certaine époque (voir le Congrès d'Amsterdam de 1935), il ne l'est manifestement plus de nos jours. On constate, nous l'avons vu, une tendance générale (qui n'est d'ailleurs pas encore achevée, si l'on considère le cas des forêts) à un glissement progressif du concept d'individu d'association d'une conception "phytocoenologique" à une conception "synusiologique".

Cependant, cette évolution s'est opérée de façon plus ou moins rapide selon les types de milieux considérés, si bien qu'il subsiste de ce point de vue une grande hétérogénéité de conception. Les premières associations "monosynusiales" furent bien sûr décrites dans des phytocoenoses "embryonnaires" elles-mêmes constituées d'une seule synusie : c'est le cas de groupements pionniers et instables dans lesquels la structure ne s'est pas encore mise en place; plus souvent, il s'agit de végétations unistrates hyperspécialisées dans des biotopes inhospitaliers et très sélectifs (bord de mer, falaises...); il peut s'agir également de phytocoenoses "déstructurées" et très appauvries

(*"Fagetum nudum"*).

Par la suite, on a décrit un grand nombre d'associations monosynusiales à l'intérieur même des phytocoenoses, ce qui a permis de découvrir souvent d'intéressantes ressemblances floristiques avec certaines associations monosynusiales "isolées" (cas des mégaphorbiaies extra- et intraforestières, des végétations aquatiques flottantes, etc.).

La tendance à isoler les synusies cryptogamiques des communautés phanérogamiques, déjà ancienne, s'est encore accentuée récemment, en partie sous l'influence d'un contexte scientifique institutionnel dans lequel l'apprentissage de la systématique végétale n'est pas toujours mis à l'honneur et où la spécialisation est ressentie comme nécessaire !

C'est incontestablement dans le milieu aquatique que le glissement conceptuel a été le plus sensible. A l'inverse, c'est le milieu forestier qui est resté traditionnellement le plus réfractaire aux conceptions synusiales, sans doute en raison de prises de positions historiques (la théorie des "associations unistrates" de LIPPMAA reste un tabou tenace !), mais surtout parce que le concept d'"association forestière" est le seul moyen dont on dispose pour décrire les phytocoenoses forestières. La conception de l'"association forestière" défendue très récemment par RAMEAU (1985a) illustre bien la nature fondamentalement "phytocoenologique" de cette notion, qui s'oppose aux conceptions "synusiologiques" de l'association que l'on voit se généraliser par ailleurs : il considère qu'une association forestière doit inclure tous les végétaux enracinés dans le sol forestier et participant aux différentes phases sylvigénétiques et sylvofaciès d'une même biogéocoenose forestière climacique.

En résumé, il apparaît que le concept d'individu d'association n'est pas aujourd'hui clairement situé par rapport aux unités concrètes de végétation : il peut s'appliquer tantôt à des phytocoenoses complètes (végétation des landes, des tourbières...), tantôt à des synusies (végétations aquatiques, épiphytiques, saxicoles, thérophytiques...), ou encore à des ensembles intermédiaires ayant le caractère de taxocoenoses, de

microcoenoses, de chronocoenoses ou de stratocoenoses (JULVE 1985b,GILLET 1985a).

L'évolution manifeste du concept vers une conception synusiale présente de nombreux avantages (voir LIPPMAA !), mais elle présente l'inconvénient de ne plus rendre compte de la réalité phytosociologique des phytocoenoses. Nous sommes persuadé que si la théorie de LIPPMAA a échoué, c'est précisément parce qu'elle ne proposait aucun concept et aucune méthode précise pour décrire les types de phytocoenoses. Pour pallier cette difficulté, la solution qui nous semble la plus judicieuse serait d'utiliser, en plus du concept d'association dont on pourrait généraliser définitivement le statut synusial, un autre concept adapté au niveau d'organisation de la phytocoenose, en s'inspirant des acquisitions récentes de la symphytosociologie.

7.3. PROPOSITIONS DE STRUCTURATION DES CONCEPTS DE BASE

Nous disposons maintenant de suffisamment d'éléments pour proposer une rénovation du modèle conceptuel de la phytosociologie sigmatiste, prenant en compte les acquisitions et tendances récentes de cette science, et s'inspirant également des conceptions fondamentales développées par d'autres courants de la phytosociologie, dans la mesure où ces conceptions peuvent y être intégrées avec profit, sans trahir en aucune manière les objectifs et les principes fondamentaux de l'Ecole sigmatiste.

Dans ce modèle conceptuel, nous tenterons de formuler une définition précise des différents concepts de base de la phytosociologie sigmatiste, intervenant obligatoirement aux différentes étapes de l'analyse, de la typologie et de la classification des phénomènes phytosociologiques aboutissant à une "théorie représentative" à valeur descriptive et explicative.

Il convient tout d'abord de bien différencier d'une part les *concepts analytiques* (dont l'archétype est l'individu d'association), qui interviennent dans les opérations d'analyse

visant à établir les faits scientifiques de base, et dont la définition fait obligatoirement référence à des objets concrets précis (synusie, phytocoenose...), et d'autre part les *concepts synthétiques* (tels que l'association, le syntaxon élémentaire...), qui correspondent à des catégories abstraites induites par des opérations de synthèse (confrontation des faits scientifiques, typologie et hiérarchisation). Dans le modèle proposé, chaque niveau d'organisation des communautés végétales (synusie, phytocoenose, sigmassociation, etc.) nécessite son propre système de concepts analytiques et synthétiques.

7.3.1. Synusie et association

Etant donné que l'évolution du concept d'individu d'association s'est manifestée, comme nous l'avons vu, par un glissement inéluctable vers une conception synusiale, et étant donné par ailleurs qu'un faisceau convergent d'arguments théoriques justifie cet affinement conceptuel, nous avons récemment proposé (GILLET 1985a) de généraliser cette conception et de restreindre l'association végétale au niveau de perception de la synusie.

La définition du concept analytique d'*individu d'association* se rapproche alors de celle de la synusie; on peut plus précisément la formuler de la manière suivante :

Un individu d'association est une unité concrète de végétation composée de l'ensemble des coenopopulations constitutives des synusies (ou fragments de synusies) de composition floristique homogène et formant un élément spatialement et temporellement distinct d'une phytocoenose.

Un même individu d'association peut, selon cette définition, englober plusieurs synusies de même type, dans la mesure où il est morcelé à l'intérieur de la phytocoenose (structure en mosaïque), ce qui est très fréquent. Entre ces différentes synusies localisées dans des compartiments spatialement distincts (bien qu'isotropes et isofonctionnels), les coenopopulations ainsi "isolées" ne sont pas en relation synécologique

(compétition inter- et intraspécifique), mais peuvent facilement entretenir des liens reproductifs et "échanger des gènes" (pollinisation, dissémination des diaspores...). C'est pourquoi nous considérons qu'un individu d'association épiphytique, par exemple, est généralement fractionné en différentes synusies dans des biotopes analogues et proches les uns des autres, mais spatialement distincts (sur différents troncs d'une même essence arborescente, de diamètre, d'inclinaison et de hauteur comparables). Nous défendons ainsi résolument le point de vue exprimé par FREY (1924, p. 312-313) et par BARKMAN (1958, p. 302).

Cette conception d'un individu d'association morcelé est déjà appliquée depuis longtemps dans les végétations "en mosaïque", dans lesquelles la surface d'un relevé est nécessairement *discontinue*, chaque synusie fragmentaire ne pouvant à elle seule être représentative de l'*ensemble spécifique normal* (au sens originel de BRAUN-BLANQUET & PAVILLARD 1928 !) de l'individu d'association. Cette conception constitue donc une conséquence logique du fractionnement de la phytocoenose en individus d'associations distincts. En outre, elle permet de tenir compte de la critique pertinente, formulée depuis longtemps par DU RIETZ (*cf.* § 6.1.3.), de l'ancienne conception sigmatiste d'un individu d'association indivisible.

Les limites d'un individu d'association sont théoriquement restreintes à celles de la phytocoenose, mais il peut se produire assez fréquemment qu'un même individu d'association "empiète" plus ou moins sur deux phytocoenoses contiguës. Rien n'empêche dans ce cas d'effectuer un relevé floristique sur une surface (continue ou discontinue) incluant une partie de chaque phytocoenose.

Les relevés floristiques effectués à partir des individus d'associations sont comparés et regroupés dans des tableaux homotones, qui servent à circonscrire des *syntaxons élémentaires* (*cf.* § 5.3.1.), dont on peut énoncer la définition en ces termes :

Un syntaxon élémentaire est une unité typologique abstraite, caractérisée par une combinaison originale et répétitive d'idiotaxons élémentaires partagée statistiquement par

l'ensemble des relevés d'individus d'association à partir desquels elle est décrite, et définie par un ensemble de caractères structuraux, écologiques et chorologiques constants et différentiels.

Les syntaxons élémentaires sont des unités synthétiques fondamentales puisqu'ils correspondent aux types élémentaires de synusies. Ils constituent les matériaux nécessaires à la construction du *synsystème* (hiérarchisation, *cf.* § 5.3.2.) et à la description des phytocoenoses (intégration, *cf.* § 7.3.2.).

L'unité de base du synsystème correspond au concept d'*association* végétale, dont la signification précise a connu de multiples interprétations (*cf.* § 5.3.2.1.), mais que l'on peut définir aujourd'hui de la manière suivante :

L'association est l'unité abstraite de base de la classification des synusies, constituée d'un ou plusieurs syntaxons élémentaires partageant significativement plus de caractères communs que de caractères différentiels; les caractères floristiques sont prioritaires, mais l'association doit être cohérente vis-à-vis des caractères structuraux, chorologiques, historiques, écologiques et dynamiques.

L'association n'étant qu'une unité privilégiée de classification, sa définition peut aisément être transposée aux autres *syntaxons* de différents rangs qui se succèdent dans une construction synsystématique ascendante et inductive :

Un syntaxon est une unité abstraite de classification, constituée d'un ou plusieurs syntaxons de rang inférieur partageant significativement plus de caractères communs que de caractères différentiels; les caractères floristiques sont prioritaires, mais le syntaxon doit être cohérent vis-à-vis des caractères structuraux, chorologiques, historiques, écologiques et dynamiques.

Chaque syntaxon possède des *propriétés synthétiques*, en particulier floristico-statistiques (espèces caractéristiques, y compris régionales et transgressives), chorologiques (il occupe une aire géographique déterminée) et historiques (origine de la flore...), qui lui sont propres et qui en font une entité autonome et naturelle.

7.3.2. Phytocoenose et coenassociation

A l'occasion du Colloque Phytosociologique International de Bailleul de 1985, nous avons proposé le terme de *coenassociation* (du grec *koinos* "commun", et de *association*) pour désigner l'unité de base de la classification des phytocoenoses, homologue du concept d'association (GILLET 1985a, p. 22).

L'*individu de coenassociation* est donc à la phytocoenose ce que l'individu d'association est à la synusie; alors que la définition de la phytocoenose est structurale et fonctionnelle (*cf.* §§ 7.1.2 & 7.1.5.), celle de l'individu de coenassociation est plus analytique et donc essentiellement structurale :

Un individu de coenassociation est une unité concrète de végétation composée de l'ensemble des synusies (ou fragments de synusies) constitutives d'une phytocoenose à l'intérieur d'un secteur structuralement homogène d'une biogéocoenose.

Par secteur structuralement homogène, il faut entendre toute surface floristiquement homogène à l'intérieur de laquelle se répète régulièrement l'assemblage des compartiments structuraux (*i.e.* des différentes synusies) : par exemple deux phases sylvigénétiques spatialement distinctes d'une même phytocoenose forestière, sensiblement différentes par leur physionomie et leur composition synusiale, devront être analysées comme deux individus de coenassociation distincts (bien que fonctionnellement dépendants).

A partir de relevés effectués dans les individus de coenassociations, il est possible de décrire des *coenotaxons élémentaires*. Toutefois, une question fondamentale se pose à ce niveau : doit-on considérer des relevés floristiques (listes d'idiotaxons élémentaires) comme précédemment, ou des relevés

synusiaux (listes de syntaxons élémentaires) ?

La question n'est pas nouvelle, et les réponses proposées sont très variables. Dans la tradition sigmatiste de BRAUN-BLANQUET, les types de phytocoenoses (associations !) sont décrits exclusivement à partir de relevés floristiques incluant différentes synusies qui ne sont pas distinguées par l'analyse (*cf.* § 7.2.1.). DU RIETZ (1930a), tout en considérant les phytocoenoses élémentaires (sociations) comme des combinaisons de synusies (socions), s'appuie sur leur composition floristique (dominantes constantes) pour les définir. LIPPMAA (1935), CAIN & PENFOUND (1938), CAIN & SHARP (1938) furent les premiers à caractériser d'anciennes "associations forestières" classiques (précédemment décrites !) à partir de combinaisons d'unions.

Cependant, aucune définition statistique s'appuyant sur des relevés synusiaux n'a jamais, à notre connaissance, été tentée. Bien que BARKMAN (1973) considère explicitement qu'il est judicieux de décrire séparément les différentes synusies qui composent une phytocoenose, il continuera à décrire des "associations forestières" à partir de relevés floristiques globaux (BARKMAN 1975). Pourtant GUINOCHET (1973), que l'on ne peut guère accuser d'hérésie, apporte une solution logique et cohérente, d'apparence révolutionnaire, à ce problème en écrivant : "Pour nous, la description des phytocénoses, zoocénoses, biocénoses doit être établie en termes de listes d'associations végétales et (ou) animales constituantes, comme l'est celle des individus d'association par le relevé des espèces" (p. 123).

C'est cette voie que nous avons résolument choisie en proposant la définition suivante :

Un coenotaxon élémentaire est une unité typologique abstraite, caractérisée par une combinaison originale et répétitive de syntaxons élémentaires partagée statistiquement par l'ensemble des individus de coenassociation à partir desquels elle est décrite, et définie par un ensemble de caractères structuraux, écologiques et chorologiques constants et différentiels.

Comme un syntaxon élémentaire, un coenotaxon élémentaire

sera défini validement par un tableau homotone. Plusieurs coenotaxons élémentaires pourront être réunis en une même *coenassociation* :

La coenassociation est l'unité abstraite de base de la classification des phytoconoses, constituée d'un ou plusieurs coenotaxons élémentaires partageant significativement plus de caractères communs que de caractères différentiels; les caractères floristiques (synusiaux) sont prioritaires, mais la coenassociation doit être cohérente vis-à-vis des caractères structuraux, chorologiques, historiques, écologiques et dynamiques.

Plus généralement, on pourra définir des *coenotaxons* de rang hiérarchique quelconque en appliquant la définition suivante :

Un coenotaxon est une unité abstraite de classification, constituée d'un ou plusieurs coenotaxons de rang inférieur partageant significativement plus de caractères communs que de caractères différentiels; les caractères floristiques (synusiaux) sont prioritaires, mais le coenotaxon doit être cohérent vis-à-vis des caractères structuraux, chorologiques, historiques, écologiques et dynamiques.

Un coenotaxon possédera les mêmes propriétés intrinsèques qu'un syntaxon : syntaxons élémentaires caractéristiques, aire géographique, histoire floristique, etc.

7.3.3. Vers une phytosociologie sigmatiste intégrée

La proposition essentielle de notre modèle conceptuel est donc de considérer deux paliers distincts de description et de classification des unités de végétation, l'un pour les synusies (système synusiologique des syntaxons), l'autre pour les phytocoenoses (système phytocoenologique des coenotaxons). Les concepts synthétiques élémentaires du premier système (syntaxons élémentaires) servent à définir les concepts synthétiques élémentaires du deuxième (coenotaxons élémentaires), de la même

manière que les concepts élémentaires de la taxonomie des populations (idiotaxons élémentaires : espèces, sous-espèces, variétés...) servent à définir les syntaxons élémentaires. Les différents paliers de hiérarchisation correspondant aux différents niveaux d'organisation de la végétation sont donc *intégrés* de façon ascendante les uns aux autres.

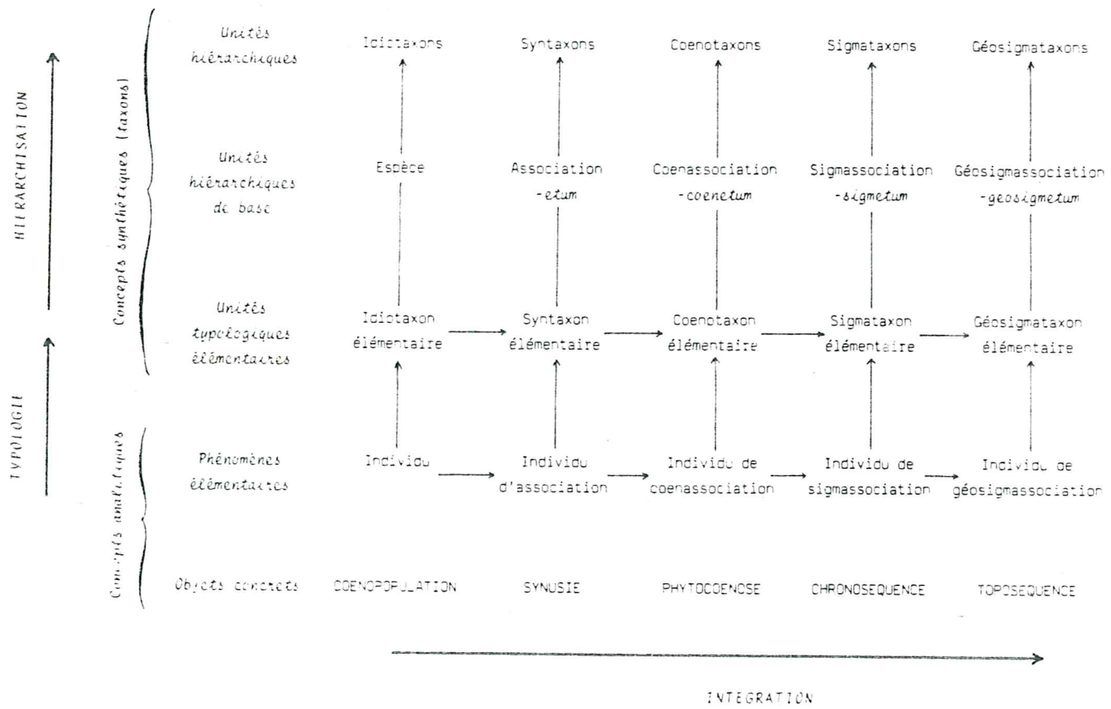


Figure 13 : Modèle conceptuel de la phytosociologie sigmatiste intégrée.

Cette structuration des concepts s'inspire directement des principes fondamentaux de la symphytosociologie introduits par TÜXEN (1973) (*cf.* § 5.4.2.). Il est d'ailleurs possible et souhaitable de prolonger ce modèle en intégrant les paliers supplémentaires correspondant aux *sigmataxons* et aux *géosigmataxons*.

Un *individu de sigmassociation* peut en effet être considéré comme un assemblage de phytocoenoses (ou/et de synusies ?) rassemblées spatialement dans une même *chronoséquence* (ou "climax complexe"). A un niveau d'intégration supérieur, un *individu de géosigmassociation* peut être défini comme un assemblage de chronoséquences (ou de phytocoenoses) dans une même *toposéquence* (ou une même grande unité géomorphologique).

On aboutit ainsi à une structuration des concepts de la phytosociologie sigmatiste (figure 13) qui repose sur le parallélisme entre le *degré de complexité* des objets concrets étudiés et le *niveau d'intégration* des unités abstraites correspondantes : les phytocoenoses se composent de synusies qui, elles mêmes, se composent de coenopopulations; parallèlement, les coenotaxons se définissent par des combinaisons de syntaxons, qui correspondent eux-mêmes à des combinaisons d'idiotaxons.

Tous les paliers d'intégration sont théoriquement hiérarchisables selon les mêmes principes, mais il semble obligatoire de s'intéresser en priorité aux niveaux d'organisation les plus simples (coenopopulations et synusies), si l'on veut bien comprendre les plus complexes. On rejoint ainsi les conceptions de certains "phytocoenologistes" soviétiques modernes, dont les travaux sont hélas peu accessibles : TRASS (1964) notamment, dans sa "plant cover multistage theory" considère la végétation comme étant constituée de différentes unités phytosociologiques intégrées les unes dans les autres, les plus complexes pouvant être étudiées à partir des plus simples; cet auteur précise que si toutes ces unités peuvent être classées, la *synusie* doit être considérée comme l'unité "originelle" de base, même si la *phytocoenose* constitue l'unité fondamentale et centrale.

Bien que, nous pensons l'avoir montré, ce modèle conceptuel découle logiquement de l'évolution récente de la phytosociologie sigmatiste et ne constitue qu'un réajustement théorique des conceptions classiques, nous sommes conscients de l'importance des répercussions pratiques que son application généralisée pourrait entraîner dans le cas où il serait unanimement accepté. Pourtant, l'essentiel des idées que nous avançons ici converge

remarquablement avec les conceptions développées très récemment par d'autres phytosociologues à partir de démarches et considérations différentes (DE FOUCAULT 1985, JULVE 1985b, LHOTE 1985), ce qui nous encourage à dépasser le stade des considérations théoriques et à proposer une première application concrète de cette nouvelle *"approche synusiale intégrée"*.

* *
*

Chapitre Huitième

MÉTHODOLOGIE ADOPTÉE

RÉSUMÉ

Avec l'objectif expérimental de tester l'intérêt de l'approche synusiale intégrée pour la connaissance de la végétation forestière, une méthodologie originale est déduite du modèle conceptuel proposé, destinée à être appliquée à la description des phytocoenoses forestières du Jura nord-occidental. Elle nécessite deux étapes successives, basées sur une démarche analogue, directement inspirée de la méthode sigmatiste. La première étape consiste en un échantillonnage (relevés floristiques d'idiotaxons élémentaires), une typologie (définition des syntaxons élémentaires) et un essai de hiérarchisation (construction d'un synsystème régional provisoire des associations intraforestières) des types de synusies intraforestières. La deuxième étape consiste en un échantillonnage (relevés synusiaux de syntaxons élémentaires), une typologie (définition des coenotaxons élémentaires) et un essai de hiérarchisation (construction d'un coenosystème régional provisoire des coenassociations forestières) des types de phytocoenoses forestières.

Nous avons précisé dans le chapitre précédent un certain nombre de concepts phytosociologiques que nous avons tenté de relier les uns aux autres dans un modèle intégré. C'est de ces définitions que découlent tous les développements méthodologiques à partir desquels nous avons organisé notre travail. Par rapport à la méthodologie sigmatiste classique (*cf.* chapitre 5), notre approche présente certaines particularités qui tiennent notamment à une conception générale plus précise de l'individu d'association et à l'introduction du concept de coenassociation. Dans son principe, cependant, la méthodologie adoptée reste fidèle à la tradi-

tion sigmatiste, ou plus exactement aux conceptions modernes développées plus particulièrement en France par GUINOCHET, GEHU et DE FOUCAULT, et que nous avons commenté précédemment (*cf.* chapitre 5).

La divergence la plus importante par rapport à la méthodologie sigmatiste classique tient à la prise en considération de deux niveaux d'organisation privilégiés, le niveau synusial de l'association, et le niveau phytocoenotique de la coenassociation, le second dérivant du premier par intégration. Bien qu'il soit possible de considérer des niveaux d'organisation encore plus élevés (sigmassociation, etc.), nous avons choisi de ne pas les aborder dans cette étude préliminaire consacrée exclusivement aux phytocoenoses forestières.

Nous expliciterons donc dans le présent chapitre les particularités essentielles de la méthode appliquée aux forêts du Jura nord-occidental. Comme nous l'avons vu plus haut (*cf.* § 7.2.2.), la végétation forestière bénéficie d'un statut particulier et quelque peu anachronique dans la phytosociologie d'aujourd'hui. L'application de notre modèle conceptuel au cas des forêts nous incite à remettre en question la notion classique d'"association forestière", directement héritée d'une conception phytocoenotique de l'association, aujourd'hui dépassée.

La méthodologie adoptée se donnera donc comme but la description des *phytocoenoses forestières* en tant que combinaisons de *synusies intraforestières*.

La figure 14 résume les différentes phases de cette méthodologie. L'étude phytosociologique intégrée des phytocoenoses forestières nécessite deux étapes distinctes et analogues, la première pour définir et classer les syntaxons élémentaires (types de synusies intraforestières), la seconde pour définir et classer les coenotaxons élémentaires (types de phytocoenoses forestières). Ces deux étapes diffèrent surtout par leurs phases analytiques, puisque leurs objets d'étude respectifs représentent deux échelles différentes d'organisation structurale de la végétation. Dans l'étape *synusiologique*, les individus d'associations monosynusiales font l'objet de *relevés floristiques* (listes quantifiées d'idiotaxons élémentaires), tandis que dans l'étape *phytocoenologique*, les individus de coenassociations polysynusiales font

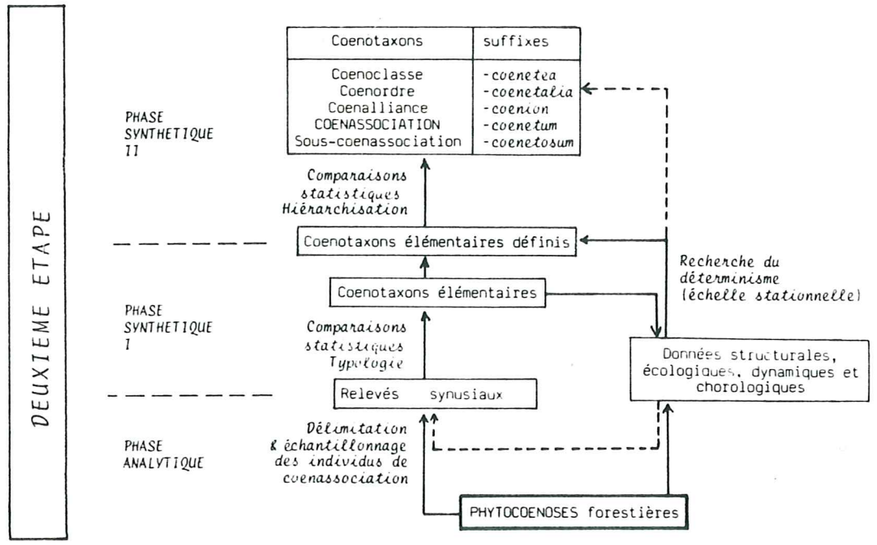


Figure 14 : Organigramme méthodologique.

l'objet de *relevés synusiaux* ou *coenorelevés* (listes quantifiées de syntaxons élémentaires).

Avant d'envisager les détails de la méthode retenue pour décrire la végétation forestière de notre dition, il convient de préciser d'abord nos objectifs expérimentaux.

8.1. OBJECTIFS EXPÉRIMENTAUX

Eu égard à la position historique de l'Ecole sigmatiste en faveur de l'"association forestière" multistrate, encore partagée aujourd'hui par la quasi totalité des phytosociologues, on peut s'interroger sur l'opportunité de remettre en question cette conception traditionnelle en développant une méthodologie rigoureusement incompatible avec celle-ci. On ne manquera pas de faire valoir, avec juste raison, que l'on ne peut nier l'importance des acquis syntaxonomiques, mais aussi phytogéographiques, écologiques, etc. qui découlent des multiples travaux sigmatistes classiques en milieu forestier. Adopter une nouvelle méthodologie qui n'accorde aucune place au concept d'"association forestière" peut apparaître comme un véritable redémarrage à zéro peu sécurisant.

Quelles que soient les difficultés et les conséquences d'une telle entreprise, nous estimons qu'elle est motivée par les aspirations légitimes qui constituent le fondement de la démarche expérimentale : un modèle théorique, quel qu'il soit, ne peut être ni confirmé, ni réfuté, s'il n'est pas *expérimenté*, *i.e.* confronté à la réalité sensible. On peut même affirmer qu'un modèle théorique n'a aucun intérêt en soi, sinon de permettre de rendre compte de façon optimale des faits scientifiques acquis et d'induire la découverte de nouveaux phénomènes. Ainsi, appliquer un modèle conceptuel en élaborant une méthodologie adaptée est non seulement admissible, mais nécessaire d'un point de vue épistémologique.

Dans le domaine qui nous intéresse, il s'agira de tester le modèle proposé dans le chapitre précédent en considérant ce que son application peut apporter à la compréhension de la végétation forestière, en particulier par rapport à l'approche traditionnelle. Dans cette problématique, l'expérimentation consistera à orienter nos recherches en fonction de ce modèle conceptuel, que nous pourrons confronter objectivement aux faits d'observation en appliquant une méthodologie rigoureuse.

Ce n'est qu'ensuite que nous pourrons tenter d'évaluer l'intérêt opérationnel (précision, souplesse, cohérence, efficacité...) et heuristique (objectivité, pouvoir descriptif, pouvoir explicatif, quantité et qualité d'information...) du nouveau modèle par rapport au "paradigme" (au sens de KUHN) préexistant, et éventuellement proposer une généralisation de la méthode.

En dehors de cet objectif expérimental fondamental, notre travail s'articulera autour d'objectifs cognitifs précis et limités. Nous nous proposons essentiellement dans cette étude qui se veut préliminaire de définir les principaux types de synusies intraforestières (syntaxons élémentaires) du Jura nord-occidental et d'intégrer ces syntaxons dans une première définition, provisoire, des types de phytocoenoses forestières de cette région. Pour des raisons évidentes, les classifications proposées (synsystème et coenosystème) n'auront qu'une valeur provisoire et limitée au cadre étroit de la région étudiée. En effet, un système hiérarchique ne saurait être validement proposé qu'à partir d'un travail de synthèse qui nous paraît éminemment prématuré : de telles synthèses ne pourront être envisagées qu'à condition que le modèle conceptuel proposé soit reconnu, et qu'une méthodologie analogue soit appliquée par d'autres phytosociologues dans d'autres régions et dans une gamme très large de milieux. Cette limitation ne devra pas être perdue de vue quand il s'agira d'évaluer la portée prévisible de l'approche sigmatiste intégrée à partir de l'étude monographique présentée ici. Il conviendra de bien distinguer ce qui revient à la méthode, ce qui revient en propre à l'objet d'étude choisi, et aussi ce qui est imputable au caractère embryonnaire et provisoire d'une première application de cette approche.

8.2. L'ÉTAPE SYNUSIOLOGIQUE

La première étape de notre travail consistera à étudier les différents types de *synusies intraforestières* de notre dition, en décrivant un certain nombre de syntaxons élémentaires. Cette étape commencera par une *phase analytique* de délimitation et d'échantillonnage des individus d'associations, et se poursuivra par une *phase synthétique* de typologie des syntaxons élémentaires et une tentative de hiérarchisation syntaxonomique.

8.2.1. Plan d'échantillonnage

Pour être valable et objectif, un échantillonnage doit être représentatif de l'objet étudié, *i.e.* de l'ensemble de la végétation forestière subnaturelle de notre dition. Il est donc nécessaire de "stratifier" l'échantillonnage en sélectionnant à l'avance des sites représentant un échantillon aussi complet et équilibré que possible des différentes synusies intraforestières de la dition. Cette sélection est facilitée par l'élaboration préliminaire d'un plan d'échantillonnage dont le but est de préparer et d'orienter la campagne de terrain.

Toutes les informations disponibles sur le sujet pourront être mises à profit pour la sélection des sites (cartes topographiques, géologiques, pédologiques, catalogues floristiques, compte-rendus d'excursions botaniques, etc.). Comme nous avons choisi une région dans laquelle nous travaillons depuis plus de dix ans, nous avons mis à profit cette connaissance du terrain pour repérer efficacement les sites les plus intéressants, notamment en ce qui concerne leur diversité, leur bon état de conservation (nous avons en effet donné priorité aux milieux les moins perturbés et les plus proches de leur état naturel), leur représentativité ou leur originalité.

Nous nous appuierons sur les quelques monographies phytosociologiques disponibles (*cf.* § 4.2.) et sur le catalogue des types de stations forestières des premiers plateaux du Doubs (DUBURGUET

& GILLET 1986) pour cerner la diversité de la végétation forestière au niveau de chaque petite région naturelle.

A l'intérieur des massifs forestiers sélectionnés, il sera utile de préparer des itinéraires (transects) recoupant les différentes situations topographiques, mésoclimatiques et géologiques, de manière à traverser les différentes phytocoenoses forestières représentées localement.

A l'intérieur de chaque phytocoenose, il sera possible de relever séparément un certain nombre de synusies. Dans les cas favorables, et bien qu'il ne soit nullement indispensable de situer les synusies étudiées à l'intérieur de phytocoenoses bien délimitées, nous nous efforcerons de relever tous les types de synusies intraforestières non fragmentaires de chaque phytocoenose rencontrée, ceci pour faciliter l'étape ultérieure phytocoenologique (*cf.* § 8.3.). Cette dernière précaution n'est toutefois pas obligatoire, et il est préférable dans certains cas de prévoir des campagnes de terrain spécialisées dans certains types de synusies : par exemple, il sera possible et souhaitable d'étudier spécifiquement les communautés bryophytiques en hiver, les synusies herbacées vernales au printemps, etc.. Cette stratégie présente l'avantage d'adapter le plan d'échantillonnage aux particularités locales ou saisonnières des stations étudiées.

8.2.2. Délimitation des individus d'associations

Le travail sur le terrain commence par la délimitation des différents compartiments structuraux et écologiques isotropes et isofonctionnels qui composent la végétation forestière (*cf.* §§ 5.5.4. & 7.1.4.), c'est-à-dire des différentes synusies végétales intraforestières. Différentes synusies de composition floristique homogène réunies dans une même station forestière constitueront un individu d'association morcelé (*cf.* § 7.3.1.).

La délimitation de ces compartiments s'appuiera essentiellement sur des critères structuraux (types morphologiques, espace vital, stratification, phénologie, formes biologiques, etc.) et écologiques (microtopographie, nature du substratum, microclimat...). On pourra ainsi distinguer à l'intérieur d'une forêt

des synusies arborescentes, des synusies arbustives, des synusies herbacées humicoles, saxicoles et d'ourlets internes, des synusies muscinales (bryolichéniques) épigéiques, épilithiques, épiphytiques, saprolignicoles..., que l'on pourra isoler dans des relevés distincts.

8.2.3. Les relevés floristiques

Une fois les compartiments structuraux clairement individualisés les uns des autres sur le terrain, il reste à choisir les emplacements où seront exécutés les relevés floristiques à l'intérieur de chaque individu d'association.

La surface inventoriée doit obligatoirement répondre aux exigences d'*homogénéité floristique* et de *représentativité* (*cf.* § 5.2.2.). Si les différentes synusies d'un même individu d'association s'avèrent fragmentaires, *i.e.* ne renferment qu'une fraction statistiquement non représentative de l'*ensemble spécifique normal* correspondant à l'"aire minimale" du groupement considéré, il sera nécessaire de regrouper plusieurs synusies spatialement distinctes dans un même relevé. Cette technique des relevés "en mosaïque" sera requise dans tous les cas où les niches écologiques sont très morcelées (c'est ce qu'on observe notamment pour la plupart des communautés épiphytiques, saxicoles et épilithiques).

On insiste souvent sur la nécessité de préciser la *surface* des relevés. Nous pensons quant à nous que cette indication est superflue dans la plupart des cas, et ceci pour plusieurs raisons. La première est que nous préférons considérer une unité concrète de végétation comme un volume plutôt que comme une surface, la projection dans un plan de la végétation ne permettant pas de rendre compte de la compartimentation structurale, en particulier la stratification. La deuxième raison est que cette surface est difficilement mesurable dans le cas des relevés "en mosaïque". Enfin la troisième raison est que l'indication de la surface ne suffit pas pour établir *a priori* ou *a posteriori* si l'aire minimale est atteinte ou si l'aire maximale est dépassée : l'expérience montre qu'un même type de synusie peut présenter une aire minimale très variable selon le taux de recouvrement, la dispersion des individus, le stade de développement (phases pionnières, matures ou sénescentes), les particularités locales du biotope, la sociabilité de certaines espèces, les hasards de la colonisation, etc..

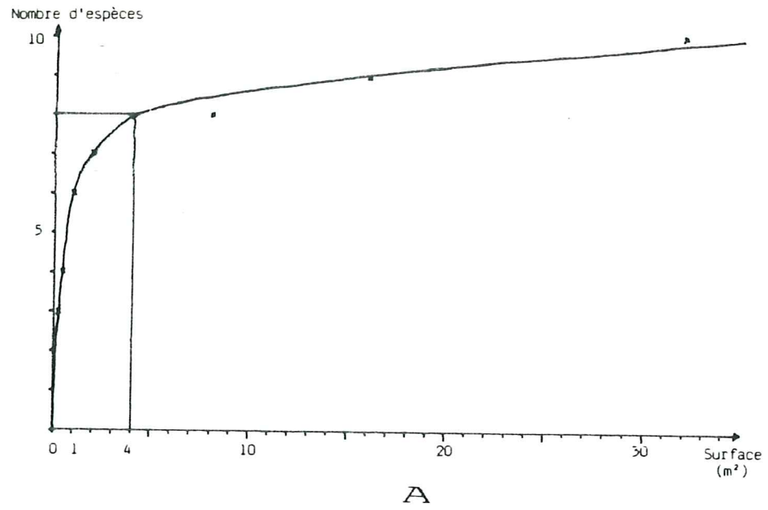
La notion d'*aire minimale*, que l'on présente volontiers comme une donnée objective et opérationnelle, s'avère elle-même moins évidente qu'il n'y paraît. Selon la définition orthodoxe, l'aire minimale est l'"espace minimum" que demande un individu d'association "pour acquérir le développement auquel correspond l'*ensemble spécifique normal*" (BRAUN-BLANQUET & PAVILLARD 1928). Un relevé ne sera considéré comme représentatif de l'individu d'association étudié que s'il est effectué sur une surface au moins supérieure à l'aire minimale.

Bien que cette technique soit en fait très rarement utilisée, on détermine classiquement l'aire minimale d'un individu d'association à partir de la *courbe aire-espèces* (courbe d'accroissement du nombre d'espèces en fonction de la surface, que l'on augmente par doublements successifs de placettes imbriquées, *cf.* GOUNOT 1969, p. 31). On détermine alors l'aire minimale qualitative comme l'abscisse du point de courbure maximale de la courbe.

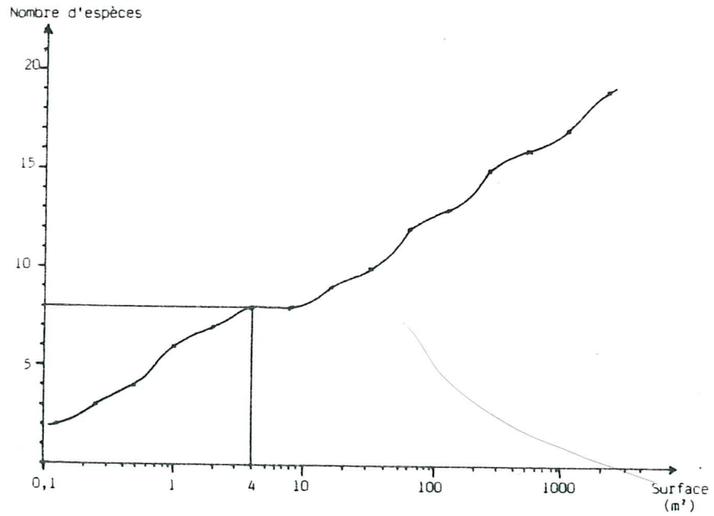
Par cette technique (ou par une évaluation empirique directe), on repère ainsi la *surface optimale* du relevé pour chaque type de communautés. Selon LIPPMAA (1935), la surface des relevés doit se situer entre 1 et 4 m^2 pour les associations muscinales, autour de 20 m^2 pour les associations herbacées de sous-bois, et autour de 400 m^2 pour les associations arborescentes. En ce qui concerne les associations épiphytiques étudiées par BARKMAN (1958), la surface optimale varie de 1 cm^2 (*Pleurococcetum viridis*) à 4 m^2 (*Anomodonto-Isothecietum*). Significativement, l'aire minimale d'une communauté augmente corrélativement avec l'espace vital des organismes constitutifs.

GOUNOT (1969) et BARKMAN (1968) ont contesté l'approche empirique traditionnelle de l'aire minimale, vis-à-vis du problème de l'homogénéité floristique (*cf.* § 5.2.2.1.) et de celui de la représentativité de l'échantillon, en utilisant des courbes aire - espèces en coordonnées semi-logarithmiques. Ces travaux nous ont incité à tester l'intérêt méthodologique de telles courbes dans

l'approche expérimentale de la surface optimale représentative d'un échantillon floristiquement homogène. Nous nous limiterons ici à deux exemples particulièrement démonstratifs.



A



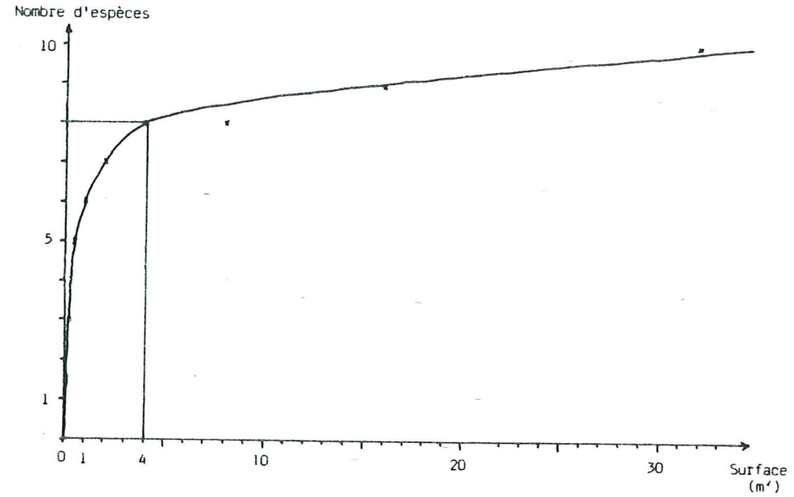
B

Figure 15 : Courbes aire-espèces classique (A) et en coordonnées semi-logarithmiques (B) d'un individu d'association du Carici brizoidis-Milietum effusi primuletosum elatioris.

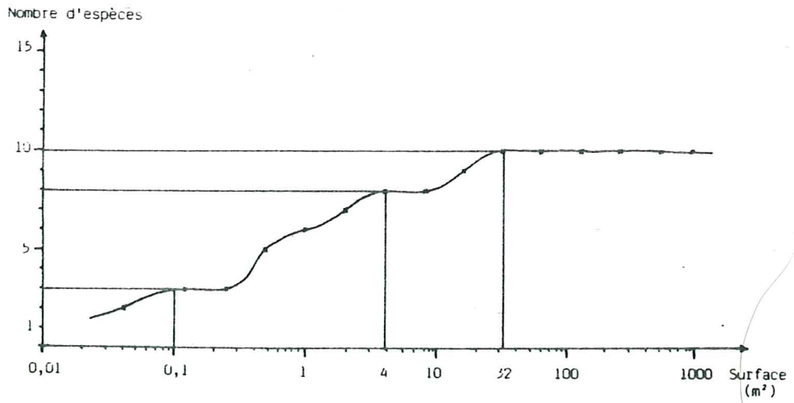
La figure 15 illustre le cas d'un individu d'association constituant le sous-bois herbacé d'une hêtraie-chênaie-charmaie marnicole de plateau (*Carici brizoidis-Milietum primuletosum elatioris, cf.* tab. XLIV, rel. 5), floristiquement homogène et très recouvrant (rec. 95%). La courbe aire-espèces classique (fig. 15A) permet de déterminer sans ambiguïté une aire minimale proche de 4 m^2 ; au-delà, le nombre d'espèces tend à se stabiliser. Or, les 8 espèces recensées à l'intérieur d'une telle aire minimale - correspondant essentiellement aux dominantes constantes - ne sont nullement représentatives de l'ensemble spécifique normal de l'individu d'association. Pour ce même exemple, si l'on représente la surface par une échelle logarithmique (fig. 15B), on constate que l'accroissement du nombre d'espèces est, non pas asymptotique, mais *logarithmique*, tout au moins entre 10 cm^2 et 2000 m^2. L'"aire minimale" déterminée précédemment apparaît donc comme un artefact lié à un choix arbitraire de l'échelle d'investigation. Dans le cas étudié, l'aire minimale "absolue", *i.e.* correspondant à un plafonnement réel de la courbe, est en fait plus grande qu' 2000 m^2, surface largement supérieure à toutes celles qui sont habituellement considérées à propos des communautés herbacées ! Ces résultats viennent confirmer les observations de GOUNOT (1969, p. 34) : "Il semble plutôt que le nombre d'espèces croisse d'une manière plus ou moins linéaire en fonction du logarithme de la surface inventoriée, dans la gamme de surfaces où l'on situe généralement l'aire minimale".

Le deuxième exemple (fig. 16) concerne une communauté muscinale épigéique humicole (*Cirriphyllo piliferi-Eurhynchietum striati atrichetosum, cf.* tab. XXVI, rel. 40) recouvrant largement (rec. 80%) le sol limoneux d'une grande doline. La courbe aire-espèces classique (fig. 16A) est très semblable à la précédente (fig. 15A) : un "plateau" semble s'observer à partir d'une "aire minimale" de 4 m^2. Si l'on considère la courbe aire-espèces en coordonnées semi-logarithmiques (fig. 16B), on constate à nouveau que cette surface ne correspond pas à l'aire minimale "absolue". Cette courbe, contrairement au cas précédent (fig. 15B), présente nettement trois paliers de stabilisation relative du nombre d'espèces, que l'on peut interpréter comme l'expression de trois aires minimales "relatives" : la première, de l'ordre du dm^2, coïncide schématiquement avec l'apparition des dominantes (*Atrichum undula-*

tum, *Eurhynchium striatum* et *Mnium undulatum*), la deuxième, vers 4 m², à celle des constantes locales (au sens de DU RIETZ, *cf.* § 6.1.3.), la troisième, aux alentours de 30 m², à l'ensemble spécifique normal (au sens de BRAUN-BLANQUET & PAVILLARD 1928). La deuxième correspond à l'aire minimale *empirique* à laquelle on se réfère habituellement, la troisième à l'aire minimale *théorique* définie plus haut.



A



B

Figure 16 : Courbes aire-espèces classique (A) et en coordonnées semi-logarithmiques (B) d'un individu d'association du Cirriphyllo piliferi-Eurhynchietum striati atrichetosum.

La conséquence méthodologique la plus importante que nous tirerons de ces observations originales est qu'il sera toujours souhaitable d'exécuter un relevé sur une portion, indivise ou morcelée, la plus grande possible d'un individu d'association, bien au-delà de l'"aire minimale empirique" apparente, dans les seules limites de l'"homogénéité" (isotropie) floristique, structurale et écologique nécessaire. On conçoit dans ces conditions que l'indication de la "surface" du relevé perde de son intérêt. Signalons simplement, à titre indicatif, l'ordre de grandeur des surfaces de relevés, telles que nous les avons appliquées à l'échantillonnage des synusies intraforestières : entre 1 et 10 m² pour les associations muscinales épiphytiques et saprolignicoles, entre 5 et 200 m² pour les associations muscinales épilithiques et épigéiques, entre 50 et 1000 m² pour les associations herbacées, entre 400 et 2000 m² pour les associations arbustives et arborescentes. Cette conception extensive de l'aire-échantillon, contrairement aux apparences, n'est pas en rupture avec l'attitude de la plupart des phytosociologues, qui délimitent plus ou moins précisément une surface proche de l'aire minimale empirique et qui complètent l'échantillonnage en dehors de ces limites initiales (les espèces complétées figurant ou non entre parenthèses). évitera donc, dans la mesure du possible, d'effectuer des relevés fragmentaires, qui contribuent immanquablement à faire chuter l'homotonité des tableaux et à augmenter le nombre minimum nécessaire de relevés (*cf.* § 8.2.4.).

Si l'indication de la surface nous paraît facultative, il n'en va pas de même pour la *date*, qui est une caractéristique fondamentale d'un relevé (voir § 5.2.3.) : le relevé floristique d'un individu d'association monosynusiale doit être localisé précisément dans l'espace et dans le temps. Il est hors de question de "compléter" un relevé d'une saison à l'autre.

L'emplacement du relevé étant délimité, on procède à l'échantillonnage floristique proprement dit. Celui-ci consiste à dresser la liste la plus complète que possible des *idiotaxons élémentaires* (espèces, sous-espèces, variétés pouvant correspondre à de simples écomorphoses ou accomodats, mais à l'exclusion des écotypes non différenciés morphologiquement, *cf.* § 5.5.4.) représentés dans

la portion de l'individu d'association considérée, chacun étant affecté d'un coefficient d'abondance-dominance et d'un coefficient de sociabilité (selon la codification mise au point par BRAUN-BLANQUET). Les espèces dont l'appartenance à l'individu d'association est douteuse (contact ou transition avec un autre individu d'association, présence isolée dans une synusie fragmentaire et excentrique...) peuvent être ajoutées entre parenthèses à la liste du relevé.

En ce qui concerne les groupes systématiques étudiés, nous avons tenu compte de l'ensemble des végétaux chlorophylliens constitutifs des phytosynusies intraforestières (Spermaphytes, Ptéridophytes, Bryophytes), à l'exception des Lichens et des Algues que nous avons du exclure de notre champ d'investigation en raison de l'insuffisance de nos compétences taxonomiques (*cf.* chapitre 9, introduction). La nomenclature utilisée pour les idiotaxons se réfère (sauf exceptions répertoriées dans l'annexe) à OBERDORFER (1979) pour les Spermaphytes et Ptéridophytes, et à AUGIER (1966) pour les Bryophytes. Le choix de ces flores de référence pour la nomenclature est motivé par des raisons essentiellement pratiques, ces ouvrages étant couramment utilisés par la plupart des botanistes travaillant dans notre région. Pour la détermination de ces taxons, nous avons bien sûr fait largement usage d'autres flores classiques ou modernes, entre autres FOURNIER (1961), COSTE (1937), JOVET & VILMORIN (1972 à 1979), GUINOCHET & VILMORIN (1973 à 1984), DE LANGHE *et al.* (1978), NYHOLM (1974), ARNELL (1979).

Le relevé floristique est complété par des indications annexes : situation géographique, altitude, localisation topographique (ou microtopographique), informations structurales (physionomie, situation dans la phytocoenose forestière, contacts...), écologiques (substrat géologique, pédologique ou biologique, microclimat, action de l'homme...), dynamiques. Toutes ces informations seront utiles, voire indispensables, à la définition ultérieure des syntaxons.

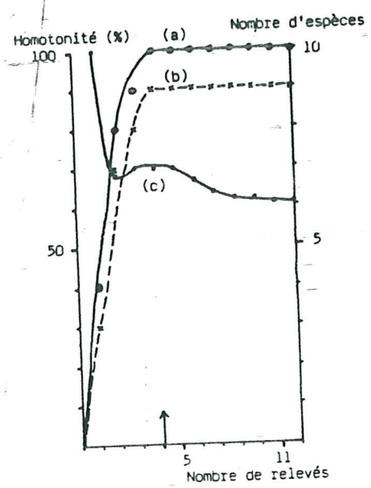
8.2.4. Définition des syntaxons élémentaires

Le tri manuel des relevés floristiques par la technique des tableaux (*cf.* § 5.3.1.1.) aboutit à leur répartition en un certain nombre de *tableaux homotones*, représentant autant de syntaxons élémentaires provisoires.

Chacun de ces tableaux devra être constitué d'un nombre de relevés supérieur ou égal à un nombre minimum correspondant à la représentativité statistique de l'ensemble floristique complet. En outre, les ensembles spécifiques normaux des différents relevés qui le constituent devront pouvoir être interprétés comme l'expression de la variabilité statistique d'une même combinaison floristique originale. L'appréciation, partiellement subjective, de ces deux critères de représentativité et d'homotonité (*cf.* § 5.3.1.2.) peut être facilitée par une approche "quantitative" élémentaire.

Nous avons tenté, dans cette perspective, de déterminer le nombre minimum nécessaire de relevés ainsi que l'homotonité d'un échantillon de 8 syntaxons élémentaires, choisis parmi les 134 qui composent notre "catalogue" (fig. 17 à 24). A partir du tableau de chacun de ces syntaxons, nous avons construit deux courbes d'accroissement du nombre d'espèces en fonction du nombre de relevés (dans l'ordre du tableau correspondant, sauf pour les deux derniers où l'ordre a été inversé) : la courbe (a) concerne la totalité des espèces, tandis que pour la courbe (b) nous n'avons considéré que les espèces dont la présence relative est au moins égale à 10% (suivant la recommandation de BARKMAN 1958). Nous avons également construit la courbe d'homotonité (c) d'après le modèle de TÜXEN *et al.* (1977); selon ces auteurs, l'homotonité ("quotient de saturation" exprimé en pourcentage) se calcule simplement par le rapport (100.n/N) du nombre spécifique moyen (n) sur le nombre total d'espèces (N).

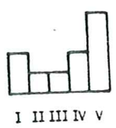
Pour tous les syntaxons élémentaires étudiés, les courbes (a) présentent la même allure générale asymptotique : après une augmentation plus ou moins rapide du nombre d'espèces, celui-ci tend à se stabiliser. Toutefois, cette stabilisation n'est le



A

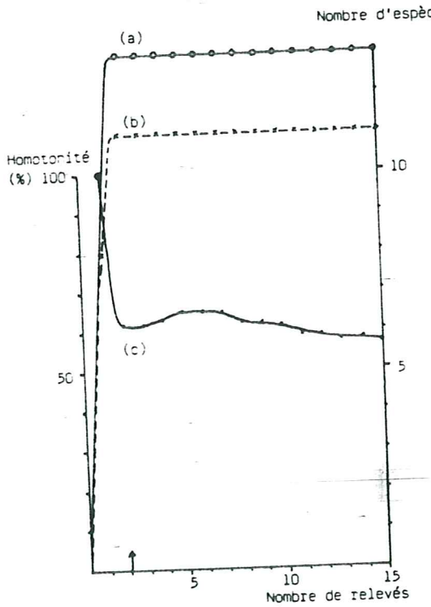
N° Tab.	III
N° rel.	1 → 11
R	11
N	10
n	6,1
N/n	1,6
N_o	9
R_o	4

B



C

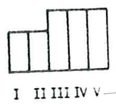
Figure 17 : Diagramme d'homotonité (A), paramètres caractéristiques (B) et histogramme de présence (C) du Metzgerio furcatae-Zygodontetum borealis typicum.



A

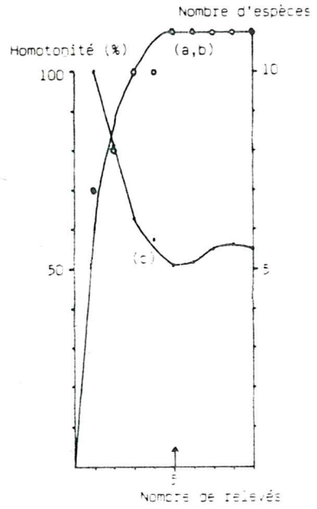
N° Tab.	XXVI
N° rel.	1 → 15
R	15
N	13
n	7,4
N/n	1,7
N_o	11
R_o	2

B



C

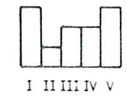
Figure 18 : Diagramme d'homotonité (A), paramètres caractéristiques (B) et histogramme de présence (C) du Cirriphyllo piliferi-Eurhynchietum striati loeskeo-bryetosum.



A

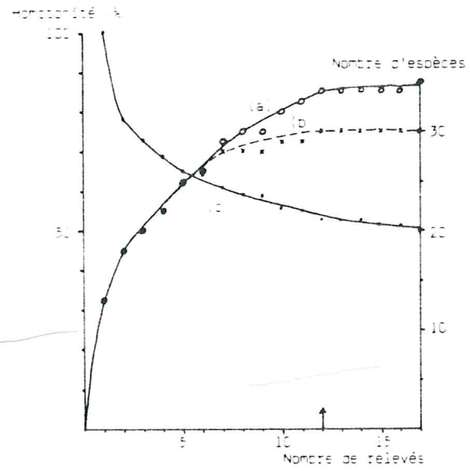
N° Tab.	LXVII
N° rel.	7 → 15
R	15
N	11
n	6,0
N/n	1,8
N_o	11
R_o	5

B



C

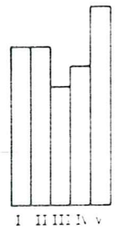
Figure 19 : Diagramme d'homotonité (A), paramètres caractéristiques (B) et histogramme de présence (C) du Querco petraeae-Carpinetum typicum.



A

N° Tab.	LVII
N° rel.	1 → 17
R	17
N	35
n	17,5
N/n	2,0
N_o	30
R_o	12

B



C

Figure 20 : Diagramme d'homotonité (A), paramètres caractéristiques (B) et histogramme de présence (C) du Coronillo emeri-Daphnetum laureolae.

plus souvent que relative, le nombre d'espèces accidentelles continuant à croître régulièrement avec le nombre de relevés (BARKMAN 1958). Les courbes (b), qui ne tiennent pas compte de ces accidentelles, permettent de mettre en évidence une saturation effective de l'ensemble spécifique complet, correspondant à un nombre fini d'espèces (N_o), à partir d'un nombre minimum de relevés (R_o, repéré par une flèche verticale dans les diagrammes A). Dans les cas étudiés, ce nombre minimum d'espèces est compris entre 2 et 16.

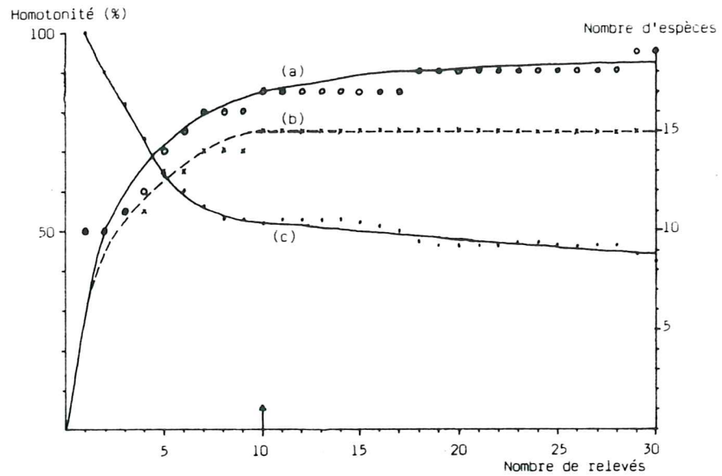
En ce qui concerne l'homotonité, on constate qu'elle tend elle-même à se stabiliser à partir de ce seuil critique, bien que sa valeur continue généralement à baisser légèrement bien au-delà.

De ces observations générales, on peut d'abord conclure qu'un tableau sera d'autant plus homotone et représentatif de l'ensemble floristique complet (les accidentelles en étant exclues) d'un syntaxon élémentaire que le nombre de relevés est proche de R_o (ou légèrement supérieur). En effet, si le nombre de relevés considérés est inférieur à cette valeur minimale, l'homotonité sera élevée, mais la représentativité insuffisante; à l'inverse, si R est très supérieur à R_o, la proportion d'accidentelles ($N - N_o$) risque d'être très importante et l'homotonité sera sensiblement plus faible. L'exemple de *l'Ulotetum crispae typicum* illustré par la fig. 21 est particulièrememement démonstratif : entre 10 (R_o) et 14 relevés, l'homotonité se stabilise à 53%, tandis qu'elle chute à 43% quand on atteint 30 relevés; le pourcentage d'espèces accidentelles ($100 (N - N_o)/N$) au seuil de saturation ($R_o = 10$) est de 12%, alors qu'il atteint 21% pour R = 30.

Si à présent on compare l'homotonité des huit syntaxons élémentaires étudiés, on remarque des différences sensibles. Le classement des tableaux selon leur *indice d'hétérogénéité* (N/n) permet de distinguer deux grandes catégories de syntaxons élémentaires :

1) Quand l'indice d'hétérogénéité est inférieur à 2,0 (fig. 17, 18 et 19), *i.e.* quand l'homotonité reste supérieure à 50%, l'histogramme de présence (C) possède une forme générale en J (descendante vers la gauche) ou en U plus ou moins aplanie. Il s'agit ici de syntaxons paucispécifiques (muscinaux ou arborescent), pour lesquels le nombre minimum de relevés R_o est faible (entre 2 et 5). La courbe d'homotonité (c) présente un net décrochement (redressement provisoire) en amont du seuil de saturation. Le pourcentage d'espèces accidentelles au seuil de saturation est inférieur à 15%.

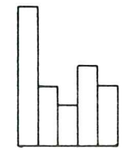
2) A un indice d'hétérogénéité supérieur à 2,0 (homotonité inférieure à 50%) correspondent des syntaxons élémentaires musci-



A

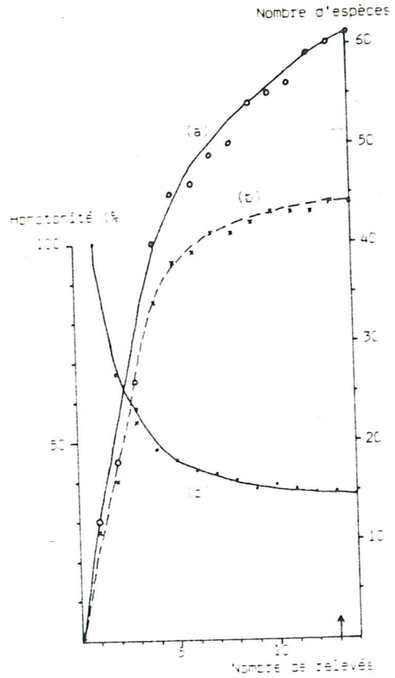
N° Tab.	I
N° Rel.	1 → 30
R	30
N	19
n	8,2
N/n	2,3
N_o	15
R_o	10

B



C

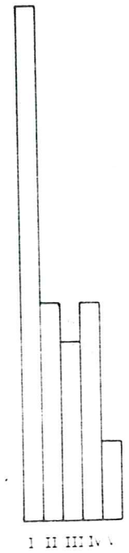
Figure 21 : Diagramme d'homotonité (A), paramètres caractéristiques (B) et histogramme de présence (C) de l'Ulotetum crispae typicum.



A

N° Tab.	XXXV
N° rel.	6 → 19
R	14
N	61
n	21,8
N/n	2,8
N_o	44
R_o	13

B

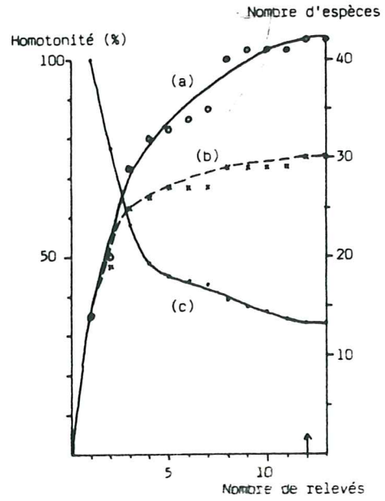


C

Figure 22 : Diagramme d'homotonité (A), paramètres caractéristiques (B) et histogramme de présence (C) du Rusco aculeati-Ornithogaletum pyrenaici typicum.

naux ou herbacés (fig. 22, 23 et 24) plus riches en espèces, pour lesquels l'histogramme de fréquence (C) a une forme en J inversé (descendante vers la droite); le nombre minimum de relevés R_o est compris entre 12 et 16, et le pourcentage d'espèces accidentelles au seuil de saturation est supérieur à 25%.

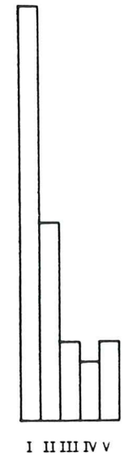
Les fig. 20 et 21 représentent des cas intermédiaires. Dans les exemples étudiés, l'indice d'hétérogénéité se situe entre 1,6 (*Metzgerio-Zygodontetum borealis typicum*) et 3,7 (*Frullanio tamarisci-Ctenidietum*). Il est intéressant de comparer ces valeurs à celles que l'on peut calculer à partir des courbes publiées par TÜXEN *et al.* (1977) : l'indice d'hétérogénéité des *syntaxons élémentaires* (et non des associations !) cités en exemple par ces auteurs varie de 2,0 (*Euphorbio-Agropyretum junceiformis typi-*



A

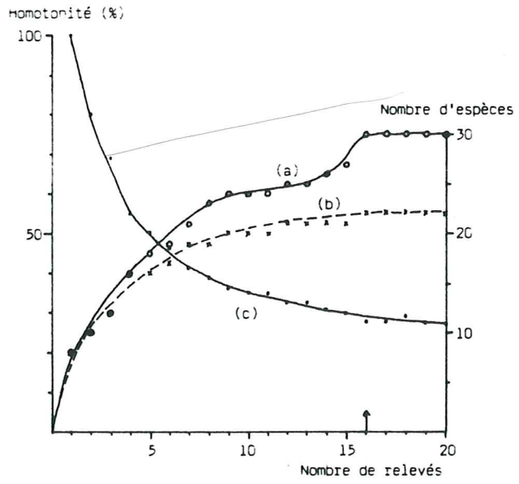
N° Tab.	XXXVIII
N° rel.	1 ← 13
R	13
N	42
n	13,9
N/n	3,0
N_o	30
R_o	12

B



C

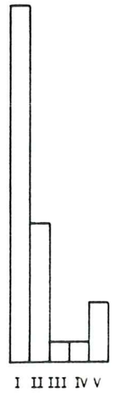
Figure 23 : Diagramme d'homotonité (A), paramètres caractéristiques (B) et histogramme de présence (C) du Dentario-Mercurialietum.



A

N° Tab.	X
N° rel.	1 ← 20
R	20
N	30
n	8,1
N/n	3,7
N_o	22
R_o	16

B



C

Figure 24 : Diagramme d'homotonité (A), paramètres caractéristiques (B) et histogramme de présence (C) du Frullanio tamarisci-Ctenidietum mollusci.

cum) et 9,0 (*Genisto-Callunetum cladonietosum*). On voit donc que l'homotonité des tableaux de syntaxons élémentaires dépend dans une large mesure de paramètres intrinsèques aux types de communautés considérés (nombre d'espèces, structure, etc.), ainsi que du mode d'échantillonnage (représentativité des aires-échantillons, homogénéité floristique et structurale, etc.). A notre connaissance, aucun critère quantitatif ne permet, à ce jour, de déterminer de façon objective et absolue si un tableau est suffisamment homotone pour ne représenter qu'un seul syntaxon élémentaire.

Ces résultats viennent compléter ceux de B. DE FOUCAULT (1979), qui concluait à une corrélation étroite entre la variabilité ((N/n) - 1) d'un syntaxon élémentaire et la distance géographique moyenne entre les relevés du tableau qui le décrit.

Ainsi, la délimitation d'un syntaxon élémentaire fera référence à une *homotonité relative*, estimée qualitativement en considérant la fidélité et la constance des éléments d'un ensemble spécifique complet représentant une combinaison floristique originale, pouvant s'exprimer selon une variabilité statistique déterminée.

Chaque syntaxon élémentaire sera donc défini floristiquement par un certain nombre d'espèces différentielles, d'espèces constantes et d'espèces dominantes (ces dernières présentant une importance particulière dans le cas de communautés paucispécifiques) (*cf.* §§ 5.3.1.1. & 5.3.1.2.).

En outre, pour être pleinement défini, un syntaxon élémentaire doit pouvoir être caractérisé par un certain nombre de propriétés structurales (physionomie, types morphologiques et biologiques dominants, phénologie), écologiques (nature et caractéristiques du substratum, exposition, pente, conditions méso- et microclimatiques...), chorologiques (aire de répartition, origine de la flore), dynamiques (place dans les successions cycliques primaires ou secondaires à l'intérieur des phytocoenoses, liens dynamogénétiques avec les autres syntaxons élémentaires) constantes et différentielles (*cf.* § 5.3.1.3.).

Ainsi, à l'issue de cette phase synthétique préliminaire de typologie, nous disposerons d'un "catalogue" des différentes unités syntaxonomiques élémentaires qui pourront directement

être intégrées dans la description des phytocoenoses forestières (*cf.* § 8.3.3.), mais qu'il sera nécessaire également de situer précisément les unes par rapport aux autres dans un système de classification hiérarchique (synsystème).

Certains des relevés écartés lors du classement préliminaire pourront servir à décrire des groupements provisoires dont la définition statistique (floristique, écologique, structurale, etc.) devra être ultérieurement complétée, ce qui permettra de confirmer leur statut de syntaxons élémentaires. De même, il n'est pas exclu qu'un syntaxon élémentaire défini puisse ultérieurement être scindé en plusieurs unités, à la faveur d'un complément d'échantillonnage.

8.2.5. Elaboration du système régional des associations intra-forestières

Pour pouvoir nommer les syntaxons élémentaires en accord avec le Code de nomenclature phytosociologique (BARKMAN *et al.* 1976), il est nécessaire au préalable de préciser leur rang hiérarchique par rapport à l'*association*. A ce niveau du travail synthétique, il est indispensable de se référer aux résultats publiés antérieurement pour rechercher si les syntaxons élémentaires induits par les opérations précédentes ont déjà été décrits et nommés par ailleurs. Dans ce cas, et si les conceptions sont compatibles, il suffira de reprendre les noms préalablement créés, qui préciseront s'il s'agit d'associations ou de subdivisions de celles-ci. Dans le cas contraire, on proposera un nouveau nom de syntaxon de rang déterminé (association, sous-association ou variante) pour chaque syntaxon élémentaire nouvellement créé.

Durant cette phase, assez délicate, de délimitation des associations, il sera donc généralement procédé à un regroupement des syntaxons élémentaires en un certain nombre d'associations, en tenant compte des données disponibles de la littérature. Les critères que nous utiliserons pour ce regroupement seront en priorité d'ordre floristique, au sens où les différents syntaxons élémentaires d'une même association devront posséder un nombre significativement élevé d'espèces communes. Cependant, les affini-

tés floristiques étant nécessaires, mais non suffisantes, une association sera d'abord définie par une conjonction cohérente de caractères chorologiques, historiques, écologiques, structuraux, l'ensemble de ces critères étant requis pour créer une unité autant que possible naturelle.

On regroupera donc dans un même tableau détaillé (non homotone !) les différentes subdivisions d'une même association. Du point de vue floristique, celle-ci devra posséder une combinaison originale d'espèces *caractéristiques* (à valeur essentiellement régionale) et *différentielles*, formant l'"ensemble caractéristique" de l'association; en outre, les différents syntaxons élémentaires qui la composent partageront un certain nombre d'espèces caractéristiques des unités supérieures et de compagnes de haute fréquence. On qualifiera d'*accidentelles* les espèces dont la présence est significativement trop faible pour que l'on puisse préciser leur degré de fidélité (dans le cadre d'un échantillonnage régional); les espèces accidentelles les moins fréquentes (*i.e.* présentes dans un seul relevé d'une association) figureront, selon l'usage, en annexe du tableau.

Une association pourra se subdiviser en plusieurs *sous-associations*, chacune étant caractérisée floristiquement par un lot d'espèces différentielles d'importance variable; en tout état de cause, le nombre total des différentielles constantes des diverses sous-associations et variantes ne saurait excéder le nombre des constantes de l'association considérée globalement.

Le plus souvent, quoique non obligatoirement, une association s'organisera floristiquement autour d'une sous-association centrale ou *"typicum"*, différenciée négativement par rapport aux autres sous-associations, dont les espèces différentielles se retrouvent fréquemment dans d'autres associations, dans lesquelles elles peuvent caractériser des sous-associations homologues. Ce modèle d'organisation *radiale* d'une association résulte de la nature multifactorielle des causes de variabilité.

Il existe également des cas, d'ailleurs assez rares, d'associations "par enchaînement", dans lesquelles les différentes sous-associations se différencient floristiquement de façon *linéaire* les unes des autres par enrichissement progressif à partir d'une sous-association *typicum* plus pauvre (voir par exemple le tableau

LIX). Ce type de structuration linéaire correspond généralement à une différenciation des variations floristiques selon un gradient écologique.

Ces deux modèles théoriques d'organisation floristique des associations se combinent le plus souvent dans la réalité.

Ils peuvent aisément être transposés à la subdivision des sous-associations en *variantes*, voire aux syntaxons de rang supérieur (généralisation possible à l'organisation géométrique du synsystème). Leur application à la délimitation des associations confère à ces unités hiérarchiques de base une structuration logique et une cohérence interne, chaque subdivision pouvant être considérée comme l'expression floristique de l'adaptation d'un archétype fondamental aux différents facteurs de différenciation (introgression dynamique ou structurale, extension géographique ou écologique).

En ce qui concerne la hiérarchisation des associations en unités supérieures, nous proposerons une classification provisoire, destinée à préciser les liens floristiques, écologiques, chorologiques, etc. entre les syntaxons élémentaires intraforestiers dans les limites d'un système à cohérence régionale. La comparaison de nos résultats avec les données bibliographiques dans des tableaux synthétiques est délibérément exclue de notre travail dont les objectifs synsystématiques sont nécesairement limités. Outre qu'elles alourdiraient considérablement notre mémoire, nous avons de bonnes raisons de penser que de telles synthèses sont prématurées (*cf.* chapitre 12).

8.2.6. Présentation des résultats

Les différents syntaxons élémentaires muscinaux, herbacés, arbustifs et arborescents, ordonnés selon notre système régional des associations intraforestières, seront décrits dans les chapitres suivants. D'une manière générale, chaque association sera présentée à l'aide d'un tableau floristique détaillé (à l'exception des associations pour lesquelles le nombre de relevés est insuffisant), et fera l'objet d'une description sommaire venant compléter

les données du tableau.

Tous les *tableaux floristiques détaillés* seront construits sur le même modèle. Les colonnes de relevés représentant chaque syntaxon élémentaire seront ordonnées linéairement selon leurs ressemblances floristiques (approximation unidimensionnelle des affinités floristiques pluridimensionnelles). La mise en évidence d'affinités secondaires entre relevés à l'intérieur d'un syntaxon élémentaire statistiquement homogène facilite l'analyse critique du tableau et permet de suggérer des coupures syntaxonomiques supplémentaires qui restent à confirmer ou à infirmer par un futur complément d'échantillonnage.

Le cas échéant, des traits verticaux séparent les différentes sous-associations, dont les ensembles spécifiques complets respectifs sont résumés par des colonnes synthétiques à droite du tableau. On utilisera les cinq classes de présence classiques (*cf.* GUINOCHET 1973, p. 21) quand le nombre de relevés est supérieur ou égal à 5, ou la présence absolue dans le cas contraire. Les premières colonnes représentent les différents syntaxons élémentaires dans l'ordre du tableau, la dernière correspond à l'association.

Chaque relevé est repéré par son *numéro d'ordre* dans le tableau. Sont ensuite précisés la *date* (par un chiffre représentant seulement le mois de l'année - 1 pour janvier, 2 pour février, etc. -, l'indication du jour et de l'année nous paraissant superflue à ce niveau), l'*altitude* (en mètres, évaluée à 10 m près à partir des cartes I.G.N. au 25000e), le pourcentage de *recouvrement* de la végétation analysée par rapport à son biotope potentiel dans la portion de la station échantillonnée, le *nombre d'espèces* (ou d'idiotaxons élémentaires) répertoriées (y compris les accidentelles signalées en annexe du tableau); en vis-à-vis, on trouvera le nombre de relevés correspondant à chaque colonne synthétique.

Les espèces sont présentées selon le modèle classique (caractéristiques et différentielles d'association, différentielles de sous-associations et variantes, caractéristiques d'alliance, d'ordre et de classe, compagnes, les idiotaxons étant classés par ordre de présence décroissante à l'intérieur de chaque catégorie). Cette présentation présente l'inconvénient de nécessiter

des choix qui ne peuvent être motivés que dans la mesure où la sociologie des espèces est bien cernée, ce qui est loin d'être le cas pour la plupart des groupements qui nous intéressent. Ainsi, il conviendra de considérer le statut syntaxonomique des différentes espèces, tel qu'il apparaît dans les tableaux détaillés, comme provisoire et indicatif, celui-ci ne pouvant être précisé qu'à l'issue de synthèses qui dépassent largement le cadre de notre travail (*cf.* chapitre 12).

En ce qui concerne la description des associations intraforestières, nous avons adopté un plan standard permettant de résumer les caractères floristiques, structuraux, chorologiques et écologiques les plus saillants des syntaxons élémentaires définis.

Chaque association fera l'objet d'un paragraphe spécifique, débutant par un inventaire des références bibliographiques dans lesquelles nous avons trouvé des diagnoses se rapportant plus ou moins explicitement au groupement considéré (*"Lit."*). Nous signalerons, le cas échéant, les équivalences nomenclaturales, au moins partielles (*"Syn."*).

Dans le paragraphe *"Composition floristique - Physionomie"*, on trouvera d'abord une liste des idiotaxons élémentaires caractéristiques (à valeur régionale !), différentiels, constants (présence relative supérieure à 60%, *i.e.* classe de présence IV ou V) et dominants (recouvrement spécifique supérieur à 50% du recouvrement total de la surface échantillonnée dans la plupart des relevés où l'espèce est présente, les espèces dominantes dans une fraction seulement de l'association - sous-association, variante ou faciès - figurant entre parenthèses). Suit un commentaire succinct destiné à cerner l'originalité floristique de l'association, les principaux traits de sa physionomie (formes biologiques dominantes, aspect morphologique du peuplement) et de sa phénologie.

Sous la rubrique *"Répartition - Ecologie"*, nous tenterons de préciser la distribution régionale (dans la dition) et si possible générale (d'après les données chorologiques et synchorologiques disponibles) de l'association, ainsi que certains caractères écologiques synthétiques (macro- et microtopographie, méso- et microclimat, nature du substrat, granulométrie, richesse trophique...) à la fois constants et différentiels. Ces caractères sont déduits

des observations stationnelles accompagnant chaque relevé, mais peuvent s'appuyer sur tous les travaux mésologiques plus précis disponibles (documents pédologiques notamment) susceptibles de renseigner sur le domaine de variation des facteurs écologiques discriminants, sinon déterminants.

Chaque sous-association fait ensuite l'objet d'une présentation synthétique (espèces différentielles de sous-association, originalité floristique, chorologique, écologique...). Les variantes et les faciès, dont la définition nécessite un nombre considérable de relevés, seront pour cette raison souvent négligés dans ce travail général; seuls les mieux caractérisés, floristiquement et écologiquement, seront individualisés et mentionnés à ce niveau.

La présentation de l'association sera complétée par l'annexe du tableau correspondant, dans laquelle apparaîtront la localisation des relevés (commune, lieu-dit, caractères du biotope) et les espèces accidentelles (présentes dans un seul relevé, *cf.* § 8.2.5.).

8.3. L'ÉTAPE PHYTOCOENOLOGIQUE

Après avoir reconnu ou défini les différents syntaxons élémentaires intraforestiers de notre dition, il nous restera à étudier leur assemblage dans les phytocoenoses forestières. Il est donc nécessaire d'envisager une deuxième étape d'analyse sur le terrain et de synthèse, calquée sur le modèle de la précédente et destinée à définir des types de phytocoenoses (ou coenotaxons élémentaires) à partir de combinaisons de syntaxons élémentaires (types de synusies).

8.3.1. Plan d'échantillonnage

Le plan d'échantillonnage de cette étape phytocoenologique reprendra partiellement celui de l'étape synusiologique précédente, ce qui permettra de retourner en priorité sur les sites où ont

été effectués les relevés floristiques de synusies, et notamment dans les stations où les phytocoenoses sont apparues clairement individualisées et relativement peu anthropisées.

A l'intérieur de certains sites sélectionnés, quelques transects linéaires orientés seront programmés, dans le but de repérer précisément les discontinuités entre phytocoenoses (voir § 13.1.).

Les itinéraires préparés lors de l'étape synusiologique pourront être mis à profit lors de la campagne d'échantillonnage des phytocoenoses : le long des "transects", on repérera les successions topographiques de phytocoenoses forestières, au niveau desquelles il conviendra de délimiter des surfaces homogènes et représentatives. Dans d'autres cas, il sera préférable d'avoir recours à un échantillonnage ponctuel (hors transect).

Etant donné qu'un relevé de phytocoenose doit inclure tous les aspects saisonniers et temporaires, il est nécessaire de prévoir un échantillonnage échelonné dans le temps; généralement, trois observations dans l'année (une au début du printemps, une au début de l'été, et une autre en automne) suffiront pour mettre en évidence les chronocoenoses d'une phytocoenose forestière spatialement délimitée.

8.3.2. Délimitation des individus de coenassociations

La recherche sur le terrain des discontinuités entre individus de coenassociations forestières devra s'appuyer en priorité sur des critères biologiques (floristiques et structuraux). Plus précisément, on repérera une coupure ou une transition entre deux individus de coenassociations contigus par l'apparition ou/et la disparition concomitantes de plusieurs types de synusies (GILLET 1985a, voir chapitre 13).

On constatera alors rapidement d'intéressantes superpositions entre les individus de coenassociations et les différentes *stations forestières*, telles qu'elles sont conçues par les forestiers (GILLET 1985b), ce qui permettra de justifier l'utilisation de critères secondaires, géomorphologiques, pédologiques et floristiques, pour les délimiter (de la même manière que l'on délimite les "individus d'associations forestières") (*cf.* §§ 13.3. & 15.2.).

En dehors du problème de la séparation des phytocoenoses forestières entre elles, il reste celui de leur délimitation par rapport aux autres phytocoenoses extraforestières (pelouses, prairies, larges coupes forestières, etc.). On utilisera pour cela des critères structuraux et dynamiques découlant de la définition de la phytocoenose forestière (*cf.* § 7.1.2.). D'une manière générale, toutes les phytosynusies placées sous la dépendance du microclimat intraforestier et/ou inscrites dans un cycle dynamogénétique au sein de l'écosystème forestier élémentaire devront être prises en considération, à l'exclusion des synusies en relation structurale ou dynamique directe et obligatoire avec des phytocoenoses extraforestières (ourlets et manteaux externes, groupements anthropogènes de bord de route, etc.).

Par référence au découpage de la phytosociologie forestière classique (*cf.* § 7.2.2.), nous dirons que l'individu de coenassociation forestière intégrera l'individu d'"association forestière" (constitué de synusies arborescentes, arbustives, herbacées et muscinales sciaphiles humicoles) et les différents groupements "dépendants" et "associés" (ourlets et manteaux internes, coupes intraforestières, groupements herbacés saxicoles, groupements muscinaux épilithiques, épiphytiques, saprolignicoles et terricoles).

8.3.3. Les relevés synusiaux ou coenorelevés

A l'intérieur de chaque individu de coenassociation reconnu sur le terrain, il conviendra de rechercher une surface de végétation homogène et représentative afin d'y effectuer un relevé synusial. Une telle surface devra être choisie en fonction de critères analogues à ceux qu'on utilise classiquement pour les relevés floristiques.

L'individu de coenassociation, conçu comme un assemblage régulier d'individus d'associations, doit nécessairement être floristiquement homogène, au sens de GUINOCHET (1973) (répartition régulière des espèces végétales de l'ensemble des synusies). En effet, bien que nous considérions à ce niveau la composition synusiale et non la composition floristique, il est facile de démontrer

que si la mosaïque est répétitive, *i.e.* résulte d'un agencement régulier de ses éléments structuraux (synusies) dans la surface considérée, cette "homogénéité synusiale" se traduira immanquablement par une homogénéité floristique, à l'échelle de la "macro-hétérogénéité" définie par GODRON (1971).

Pour être représentative de l'individu de coenassociation, l'aire-échantillon devra être suffisamment étendue spatialement et temporellement pour inclure la quasi-totalité des types de synusies constituant l'*ensemble synusial normal* de cet individu de coenassociation (par analogie avec l'ensemble spécifique normal d'un individu d'association). La détermination de l'aire minimale s'appuiera sur une évaluation empirique (stabilisation du nombre de syntaxons élémentaires en augmentant la surface). Cette aire minimale correspondra généralement à une surface continue, bien qu'il soit parfois nécesaire de considérer une surface discontinue dans le cas particulier de phytocoenoses fragmentaires en mosaïque (végétation des dolines, de certains éboulis, etc.).

Dans chaque surface de végétation ainsi délimitée, nous effectuerons un échantillonnage des syntaxons élémentaires, réparti le cas échéant en différentes phases pour tenir compte de la périodicité annuelle ou pluriannuelle. Il est en effet indispensable, dans la mesure du possible, d'inclure dans le relevé la liste exhaustive des types de phytosynusies reconnaissables dans l'aire-échantillon, en tenant compte des variations saisonnières ou temporaires. Pour des raisons exclusivement pratiques, nous serons contraint de négliger toutefois dans nos relevés synusiaux les groupements lichéniques et algaux (*cf.* chapitre 9, introduction). Les syntaxons élémentaires fragmentaires seront intégrés à la liste du relevé synusial.

Chaque syntaxon élémentaire (association, sous-association, variante ou groupement provisoire) sera affecté de deux coefficients "semi-quantitatifs". permettant de quantifier l'importance spatiale et la distribution des synusies dans la surface du coenorelevé, à la période correspondant au maximum de leur développement végétatif. Le premier est un coefficient d'*abondance-dominance* (de + à 5), selon l'échelle de BRAUN-BLANQUET

directement transposée des espèces aux associations (comme TÜXEN 1973 l'a proposé pour les relevés de sigmassociations). Le deuxième, ou coefficient de *dispersion*, s'inspire du coefficient de sociabilité de BRAUN-BLANQUET; il consiste en une codification conventionnelle de la manière dont les synusies d'un même individu d'association se répartissent spatialement à l'intérieur de la portion échantillonnée de l'individu de coenassociation. L'échelle inédite que nous appliquerons à nos coenorelevés peut se résumer ainsi (voir figure 25) :

1 : synusies réparties de façon ponctuelle ou très diluée;
2 : synusies formant des peuplements ouverts plus ou moins étendus, à contour incertain, dans lesquels les individus sont répartis de façon diffuse et diluée;
3 : synusies formant des peuplements fermés, bien individualisés mais peu étendus, correspondant à des compartiments structuraux et écologiques morcelés, souvent fragmentaires;
4 : synusies formant des peuplements peu morcelés et assez denses;
5 : synusies formant des peuplements denses et très étendus.

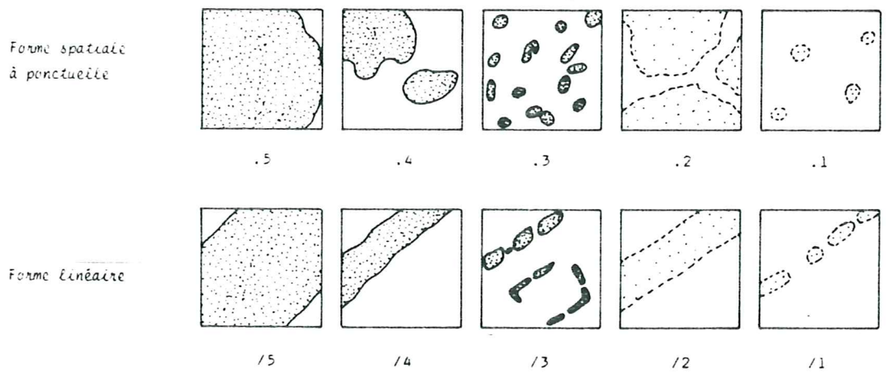


Figure 25 : Représentation schématique de la signification des coefficients de dispersion des synusies d'un individu d'association dans une phytocoenose. La densité des points est proportionnelle à celle des individus des différentes espèces constitutives du syntaxon élémentaire. Les traits continus (délimitation nette) ou en tiretés (délimitation floue) représentent les contours des synusies en projection horizontale.

Le coefficient de dispersion permet d'appréhender le degré de fragmentation structurale et écologique de la biogéocoenose, à mettre en rapport avec les problèmes synécologiques fondamentaux de diversité et de relations (biotiques et abiotiques secondaires) entre populations (JULVE 1985b).

Dans les coenorelevés, les deux coefficients d'abondance-dominance et de dispersion seront séparés soit par un point (.) dans le cas d'une *forme* spatiale ou ponctuelle, soit par un trait oblique (/) dans le cas d'une forme linéaire (codification inspirée des signes spatiaux introduits par GEHU 1974 pour les sigmassociations). Les syntaxons élémentaires représentés par des synusies fragmentaires ou atypiques seront signalés par un exposant (°) à droite du coefficient de dispersion.

Quelques exemples suffiront pour montrer comment la codification préconisée ici peut efficacement rendre compte de l'organisation spatiale des différentes synusies intraforestières : "*Daphno mezerei-Ligustretum typicum* 3.2" signifie que ce syntaxon arbustif recouvre environ la moitié de la surface, mais de façon diffuse et diluée, sans former de segments bien différenciés; "*Tamo-Coryletum* 2/4" signifie que l'association arbustive recouvre environ le quart de la surface, sous forme d'une bande linéaire large en peuplement dense et bien individualisé; "*Ulotetum crispae typicum* 2.3°" indique que ce groupement muscinal épiphytique est relativement abondant mais très morcelé en segments fragmentaires ou mal caractérisés.

Le relevé synusial sera complété par des informations annexes, concernant la localisation géographique, les caractères stationnels (topographie, exposition, pente, géologie, pédologie, mésoclimat, traitement sylvicole...), les contacts, à déterminisme géomorphologique (toposéquences) ou dynamique (chronoséquences), avec d'autres phytocoenoses, et tous autres renseignements utiles.

8.3.4. Définition des coenotaxons élémentaires

Les coenorelevés seront comparés et triés par la technique des tableaux. Ce travail aboutira à l'isolement de coenotaxons

élémentaires, définis par un *ensemble synusial complet, i.e.* une combinaison originale et répétitive de syntaxons élémentaires.

Dans ces comparaisons, tous les syntaxons élémentaires intraforestiers sont supposés *a priori* posséder le même "poids" sociologique : fidèlement à la méthodologie sigmatiste, les listes de syntaxons sont comparées globalement, sans privilégier au départ une quelconque catégorie structurale (communautés d'arbres) ou floristique (communautés de Spermaphytes). On pourra tenir compte de l'abondance-dominance comme critère secondaire de tri.

Beaucoup de coenotaxons élémentaires seront définis par un nombre relativement faible de relevés, à partir de l'échantillonnage disponible et après avoir provisoirement écarté une certaine proportion de relevés inclassables.

La confrontation des tableaux homotones entre eux permettra de caractériser chaque coenotaxon élémentaire (type de phytocoenose forestière) par un certain nombre de syntaxons élémentaires (types de synusies intraforestières) différentiels, constants et dominants.

On complétera obligatoirement la définition du coenotaxon élémentaire par une caractérisation écologique (caractères de la *station forestière*, tels que topographie, exposition, pente, roche-mère, type de sol et profondeur, mésoclimat, traitement sylvicole...), chorologique (aire de répartition régionale observée et générale présumée, origine de la flore), structurale (physionomie, agencement spatial et temporel des synusies, phénologie, introgressions structurales dans les toposéquences), dynamique (cycles dynamiques internes, situation dans les séries de végétation ou chronoséquences). Parmi ces nombreux caractères, on tentera de mettre en évidence les plus discriminants, voire les plus déterminants, pour chaque type de phytocoenose forestière défini (recherche des caractères constants et différentiels).

Au terme de cette phase synthétique préliminaire, on disposera d'un "catalogue" régional des types de phytocoenoses forestières, qu'il sera souhaitable de hiérarchiser en un "coenosystème" provisoire.

8.3.5. Elaboration du système régional des coenassociations forestières

La phase synthétique de hiérarchisation commencera par le regroupement des coenotaxons élémentaires en *coenassociations*. Chaque coenassociation devra, de préférence, posséder un ou plusieurs syntaxons élémentaires *caractéristiques* (statistiquement inféodés plus ou moins strictement à l'ensemble des coenotaxons qui la composent). Un coenotaxon élémentaire défini possédant en propre de tels éléments caractéristiques constituera à lui seul une coenassociation. Dans le cas contraire, il pourra être considéré comme une subdivision (sous-coenassociation) d'une coenassociation, ou éventuellement comme une coenassociation autonome s'il se distingue par un grand nombre de syntaxons élémentaires différentiels. Les coenotaxons élémentaires regroupés dans une même coenassociation devront nécessairement en outre posséder un certain nombre de caractères chorologiques, écologiques, historiques... communs pour justifier leur rapprochement en une unité hiérarchique cohérente et naturelle.

Chaque coenassociation ainsi définie se verra attribuer un nom en latin, construit à partir des noms de deux idiotaxons élémentaires : le premier sera choisi de préférence parmi les caractéristiques ou les différentielles d'un syntaxon élémentaire herbacé caractéristique ou différentiel; le radical générique du deuxième, choisi parmi les espèces arborescentes dominantes, constantes et différentielles de la coenassociation forestière, portera le suffixe *-coenetum* précisant son rang hiérarchique. Les noms seront choisis en fonction de leur pouvoir évocateur, notamment par rapport aux "associations forestières" correspondantes (*cf.* § 15.2.).

Les sous-coenassociations seront désignées soit par l'épithète *typicum* (variations différenciées négativement), soit par un nom formé à partir de celui d'un idiotaxon caractéristique d'un syntaxon différentiel, affecté de la désinence de rang *-coenetosum*.

Les coenassociations seront à leur tour regroupées en *coenalliances*, sur la base de leurs ressemblances vis-à-vis de la composition synusiale. Chaque coenalliance sera définie par

un lot de syntaxons élémentaires caractéristiques et différentiels, ainsi que par certains caractères discriminants déduits de la recherche de son déterminisme. Le nom sera construit selon le même principe que pour une coenassociation, à l'aide du suffixe *-coenion*.

A leur tour, les coenalliances seront regroupées en *coenordres* (suffixe *-coenetalia*), et en *coenoclasses* (suffixe *-coenetea*). On aboutira ainsi à l'élaboration du premier *coenosystème* des coenassociations forestières, dont le domaine de validité sera strictement limité, provisoirement, au cadre régional de notre dition.

8.3.6. Présentation des résultats

Chaque coenassociation sera présentée à l'aide d'un tableau détaillé et fera l'objet d'une description synthétique dans le chapitre 14.

Tous les *tableaux détaillés* sont construits selon un modèle unique, chaque colonne correspondant à un coenorelevé, sauf les dernières qui représentent les ensembles synusiaux complets de chaque coenotaxon élémentaire et de chaque coenassociation (colonnes synthétiques construites selon le même principe que pour les associations, *cf.* § 8.2.6.). Les colonnes de relevés sont ordonnées suivant leurs ressemblances synusiologiques. Des traits verticaux séparent le cas échéant les différentes sous-coenassociations.

Chaque relevé synusial est repéré par son numéro d'ordre dans le tableau, l'altitude de la station, et le nombre de syntaxons élémentaires qui le composent. En vis-à-vis de cette dernière indication, on trouvera en tête de chaque colonne synthétique (sous-coenassociation ou coenassociation) le nombre de coenorelevés correspondant.

Les syntaxons élémentaires ne sont pas classés selon leur fidélité (comme les espèces le sont dans les tableaux floristiques), mais dans un ordre plus "analytique" et structural : syntaxons arborescents (A) - syntaxons arbustifs (a) de sous-bois et de manteaux - syntaxons herbacés (h) de sous-bois, saxicoles

et d'ourlets internes - syntaxons muscinaux (m) épigéiques humicoles et terricoles, épilithiques, épiphytiques et saprolignicoles. Nous avons choisi, à titre provisoire, cette présentation pour sa simplicité (elle ne nécessite aucune interprétation de la fidélité et du statut présumés de chaque syntaxon dans le coenosystème) et sa lisibilité (la composition des différents compartiments structuraux et écologiques apparaît d'emblée).

La description des coenassociations, regroupées selon les grandes catégories de stations, obéira à un plan standard.

Dans un paragraphe *"Composition synusiale - Physionomie"*, on trouvera d'abord une liste des syntaxons élémentaires caractéristiques et différentiels de la coenassociation, puis une description de la physionomie et de la structure synusiale (dans l'espace et dans le temps), et enfin quelques commentaires sur la correspondance éventuelle avec des "associations forestières" classiques.

Le second paragraphe, intitulé *"Répartition - Ecologie"*, sera consacré à l'exposition sommaire des connaissances actuelles sur la répartition régionale et générale de la coenassociation, ainsi que sur les caractères écologiques les plus discriminants des stations correspondantes (climatologie, géomorphologie, géologie, pédologie, sylviculture).

Les paragraphes suivants seront consacrés aux sous-coenassociations, dans la mesure où elles sont clairement individualisées (syntaxons élémentaires différentiels, particularités écologiques, structurales, chorologiques, etc.).

La description de la coenassociation se terminera par l'annexe du tableau correspondant, concernant la localisation des relevés (commune, lieu-dit, caractères de la station).

Le coenosystème régional sera présenté à partir d'un tableau synthétique construit à partir des colonnes synthétiques de tous les coenotaxons élémentaires définis dans la dition (*cf.* § 15.1.).

* *
*

Troisième Partie

TYPOLOGIE DES

SYNUSIES INTRAFORESTIÈRES

Chapitre Neuvième

LES ASSOCIATIONS MUSCINALES

RÉSUMÉ

Après avoir donné une définition biologique à ce que nous entendons par "groupement muscinal" et après avoir précisé les limites de nos investigations sur ces communautés cryptogamiques, nous donnerons, à l'aide de 28 tableaux phytosociologiques, une description détaillée de 58 syntaxons élémentaires essentiellement composés de Bryophytes, regroupés en 36 associations et quelques groupements provisoires. Ces syntaxons élémentaires sont définis sur des bases floristiques étayées par une caractérisation synécologique. Bien que ces catégories ne présentent aucun caractère absolu, nous les avons regroupés dans trois grands types selon la nature du substrat : les groupements muscinaux intraforestiers épiphytiques (auxquels nous avons joint les saprolignicoles), épilithiques et épigéiques (terricoles et humicoles).

Nous présentons dans ce chapitre les quelques 58 syntaxons élémentaires qui représentent la végétation "muscinale" des phytocoenoses forestières de notre dition. Il convient de donner ici une définition, ou tout au moins un essai de caractérisation biologique de ce que nous avons distingué sous ce vocable de "végétation muscinale".

On appellera "groupement muscinal" un syntaxon dont la composition floristique est essentiellement définie par des espèces de Bryophytes. Mais nous ne pouvons nous satisfaire de cette définition qui rappelle trop celle d'une *taxocoenose*, catégorie abstraite sans fondement autre que pragmatique (*cf.* § 7.2.2.). Il ne serait pas justifié, en effet, de considérer des communautés cryptogamiques séparées s'il n'y avait pas des raisons *biologiques* (et

non seulement taxonomiques) à ce choix. La biologie, telle que nous la comprenons ici, correspond à l'ensemble des propriétés morphologiques (physionomie, espace vital), anatomiques et physiologiques (mode de nutrition, de reproduction, etc.) qui concourent à assigner à un organisme une sensibilité et un comportement écologiques (mode d'exploitation de l'habitat) déterminés. La biologie des végétaux constitutifs des groupements muscinaux possède les caractéristiques fondamentales suivantes, qui les distinguent des autres catégories représentées en milieu forestier (*i.e.* fungique, herbacée, arbustive et arborescente) :

1) Il s'agit de végétaux de petite taille (millimétrique à centimétrique) dont les "individus" ont tendance à former des colonies parfois étendues.

2) Ce sont des végétaux autotrophes qui se développent à la surface d'un substrat organique (écorce, bois des végétaux ligneux vivants ou morts, organes aériens d'autres cryptogames, humus brut...), minéral (rochers, sables, limons, argiles...) ou organo-minéral (humus); ces végétaux dépourvus de racines ne pénètrent guère au-delà de quelques millimètres en dessous de la surface de ce substrat.

3) Ils sont sensibles aux petites variations des conditions écologiques au niveau des microhabitats intraforestiers (cette troisième propriété est d'ailleurs une conséquence des deux premières).

4) La plupart des organismes végétaux représentés dans ces synusies muscinales restent végétativement actifs pendant toute l'année; leur phénologie est indépendante de celle des plantes vasculaires : nombreuses sont les espèces qui présentent leur optimum de développement végétatif et reproducteur en automne, en hiver ou au début du printemps.

Les groupes taxonomiques concernés par cette définition biologique des groupements "muscinaux" (que d'autres appelleront "bryophytiques", appellation qui nous semble plus restrictive, ou "bryo-lichéniques", ou encore "cryptogamiques") sont les différentes classes de l'embranchement des Bryophytes (Mousses et Hépatiques dans notre dition), mais aussi les Lichens, certaines Algues et Cyanobactéries, ainsi que les stades juvéniles de Cryptogames vasculaires (prothalles) et de Phanérogames (germinations).

Précisons d'emblée que nos investigations ont porté sélectivement sur les groupements pour lesquels la participation des groupes autres que les Bryophytes peut être négligée pour la définition floristique des syntaxons élémentaires. Nous tenons à préciser que ce choix, dicté uniquement par des contingences de compétences taxonomiques et de disponibilité en temps, ne se base sur aucune considération théorique fondamentale ! Une étude exhaustive des communautés "muscinales" (au sens commun où nous l'entendons ici, *i.e.* le sens contenu dans l'expression "strate muscinale", sans connotation taxonomique précise) devrait en toute rigueur d'une part contenir la description des nombreuses associations "lichéniques" (en particulier épiphytiques), et d'autre part inclure dans tous les relevés la totalité des taxons (y compris Lichens, Algues, germinations de Phanérogames, etc.), ce que nous n'avons, pour des raisons purement pragmatiques, pas pu faire dans ce modeste travail. Nous sommes toutefois convaincu que la prise en compte des informations complémentaires fournies par les groupes taxonomiques négligés (Lichens principalement) ne pourrait qu'affiner légèrement la définition des coenassociations forestières de notre dition, qui constitue l'objectif cognitif essentiel de notre contribution.

On ne trouvera pas non plus, dans ce chapitre, la description des groupements muscinaux intraforestiers d'origine anthropogène (végétation nitratophile des places à charbon, végétation spécialisée des ornières et endroits piétinés, des chemins empierrés, des murgers, etc.) qui, bien qu'ils soient inclus dans les phytocoenoses consi-

dérées, pourraient perturber la définition des coenassociations "primaires", le principal objet de cette étude étant la compréhension de la végétation forestière potentielle. Nous avons donc négligé provisoirement ces groupements.

Quoi qu'il en soit, et malgré toutes ces lacunes, nous pensons avoir réuni les principaux éléments pour l'élaboration des coenorelevés qui nous serviront ultérieurement (Chapitre 14) à décrire et classer les phytocoenoses forestières du Jura nord-occidental.

9.1. SYNSYSTEME GENERAL

LEUCODONTETALIA Von Hübschmann 52 *em.* Lecointe 75

FRULLANION DILATATAE (Peciar 65) Lecointe 75
* *Ulotetum crispae* Ochsner 28
  - *typicum subass. nov.*
  - *platygyrietosum* (Barkman 58) *emend.*
* *Pylaisietum polyanthae* Felföldy 41
* *Metzgerio furcatae - Zygodontetum borealis ass. nov.*
  - *typicum subass. nov.*
  - *neckeretosum subass. nov.*
* *Orthotricho straminei - Pterigynandretum filiformis* (Hilitzer 25) *emend.*

DICRANETALIA Barkman 58

ISOTHECION MYOSUROIDIS Barkman 58
* *Homalio trichomanoidis - Isothecietum myuri* Waldheim 44
  - *typicum subass. nov.*
  - *dicranetosum subass. nov.*
  - *tortelletosum subass. nov.*
* *Frullanio tamarisci - Neckeretum crispae* (Pilous 61) *emend.*
  - *typicum subass. nov.*
  - *antitrichietosum subass. nov.*

DICRANO - HYPNION FILIFORMIS Barkman 58
* *Orthodicrano montani - Hypnetum filiformis* Wiśniewski 30
  - *typicum subass. nov.*
  - *dolichothecetosum subass. nov.*
  - *dicranetosum viridis* (Philippi 72) *subass. nov.*

LOPHOCOLETALIA HETEROPHYLLAE Barkman 58 *em.* Lecointe 75

BLEPHAROSTOMION (Ştefureac 41) Barkman 58
* Groupement à *Orthodicranum flagellare prov.*
* *Lophocoleo - Dolichothecetum seligeri* Philippi 65
* *Riccardio - Nowellietum curvifoliae* (Koppe 55) Philippi 65
* *Lepidozio - Tetraphidetum pellucidae* (Barkman 58) Maurer 61

BRYO - BRACHYTHECION Lecointe 75
* Groupement à *Brachythecium rutabulum* et *Mnium punctatum prov.*
* Groupement à *Leucobryum glaucum prov.*

CTENIDIETALIA MOLLUSCI Hadač et Šmarda 44

CTENIDION MOLLUSCI Ştefureac 41
* *Tortello - Ctenidietum mollusci* (Gams 27) Stodiek 37
  - *scapanietosum asperae* Marstaller 79
  - *plagiopetosum oederi* (Gams 27) Vadam 83
* *Frullanio tamarisci - Ctenidietum mollusci* Neumayr 71 *nom. inv.*

PEDINOPHYLLION INTERRUPTI Vadam 83
* *Encalypto streptocarpae - Fissidentetum cristati* Neumayr 71
* *Encalypto streptocarpae - Weisietum crispatae* (Stodiek 37) *nom. corr. emend.*
  - *typicum subass. nov.*
  - *hymenostometosum tortilis subass. nov.*
* *Seligerietum pusillae* Demaret 44
* *Seligerietum tristichae* Herzog et Höfler 44
* *Plagiopo oederi - Orthothecietum rufescentis* Herzog et Höfler 44

NECKERETALIA COMPLANATAE Ježek et Vondráček 62

NECKERION COMPLANATAE Hadač et Šmarda 44
* *Neckero - Anomodontetum viticulosi* (Gams 27) Philippi 65
  - *typicum* Philippi 72
  - *homalietosum* Philippi 72
* *Porello laevigatae - Neckeretum crispae ass. nov.*
* *Cirriphylletum vaucheri* (Poelt 54) *emend.*
  - *typicum subass. nov.*
  - *camptothecietosum subass. nov.*
* *Thamnietum alopecuri* Gams 27
  - *neckeretosum crispae subass. nov.*
  - *brachythecietosum rivularis* (Herzog et Höfler 44) *subass. nov.*

RHYNCHOSTEGION MURALIS all. nov.
* *Taxiphyllo - Rhynchostegietum muralis* (Herzog et Höfler 44) Breuer 68
* *Homomallietum incurvati* (Winterhoff 60) Philippi 65

GRIMMIETALIA ANODONTIS Šmarda et Vaněk 47

SCHISTIDION APOCARPI Ježek et Vondráček 62
* *Tortulo montanae - Grimmietum orbicularis* (Vadam 83) *nom. corr. emend.*
* *Pseudoleskeelletum catenulatae* (Pilous 61) Ježek et Vondráček 62
* *Camptothecietum lutescentis* (Herzog et Höfler 44) Breuer 68

DIPLOPHYLLETALIA ALBICANTIS Philippi 56

DICRANELLION HETEROMALLAE Philippi 63
* *Pleuridio - Ditrichetum pallidi ass. nov.*
* *Diphyscietum foliosi* (Amann 28) Philippi 63
* *Diplophyllo albicantis - Scapanietum nemorosae* (Schade 23) Smarda 47
* *Calypogeietum fissae* (Schumacher 44) Philippi 56
* Groupement à *Hymenostomum microstomum prov.*
* Groupement à *Fissidens incurvus prov.*

HYLOCOMIETALIA ordo nov. prov.

HYLOCOMION SPLENDENTIS (Herzog 48) Vadam 83 ?
* *Dicranello heteromallae - Polytrichetum formosi ass. nov.*
  - *typicum subass. nov.*
  - *leucobryetosum subass. nov.*
* *Fissidento taxifolii - Eurhynchietum striati ass. nov.*
  - *typicum subass. nov.*
  - *atrichetosum subass. nov.*
* *Cirriphyllo piliferi - Eurhynchietum striati* (Herzog et Höfler 44) *ass. nov.*
  - *typicum subass. nov.*
  - *thamnietosum subass. nov.*
  - *loeskeobryetosum subass. nov.*
  - *atrichetosum subass. nov.*
* *Thuidio recogniti - Loeskeobryetum brevirostris ass. nov.*
* *Pseudoscleropodio - Hylocomietum ass. nov.*
* *Ptilio - Hylocomietum* (Herzog 43) Von Krusenstjerna 45

9.2. ASSOCIATIONS EPIPHYTIQUES ET SAPROLIGNICOLES

Nous avons reconnu ici 20 communautés épiphytiques et saprolignicoles dont la composition floristique est essentiellement constituée de Bryophytes (les espèces de Lichens pouvant entrer dans cette composition ont été, sauf exceptions, négligées), regroupées en 10 associations et 3 groupements.

Ces communautés bryophytiques sont liées à une grande variété de biotopes : écorce des troncs vivants ou morts, souches, troncs ou branches en décomposition... L'écologie des Bryophytes épiphytes a fait l'objet d'un grand nombre de travaux anciens et récents (on peut citer parmi eux : BARKMAN 1958, BILLING & DREW 1938, DOIGNON 1952 & 1954, AMANN 1928, HILLIER 1954, OCHSNER 1928, SJÖGREN 1961, WIŚNIEWSKI 1930, etc.).

Il n'est pas inutile de rappeler ici les principaux paramètres écologiques qui régissent la distribution des associations muscinales épiphytiques et saprolignicoles :

1) Les propriétés physiques de l'écorce : rugosité, desquamation, perméabilité, rétention en eau, etc.

2) Les propriétés chimiques de l'écorce : pH, richesse en cations, en azote...

3) La hauteur par rapport à la surface du sol; ce paramètre intervient par l'intermédiaire de deux facteurs, eux-mêmes complexes :
   - le diamètre du tronc ou des branches;
   - l'hygrométrie de l'air (rappelons que celle-ci diminue progressivement avec la hauteur), et la teneur en eau de l'écorce (maximale à la base des troncs).

   Depuis OCHSNER (1928), on reconnaît classiquement trois domaines en fonction de la hauteur :
   - la base du tronc (hauteur inférieure à 1 m en moyenne), où l'écorce est relativement humide et souvent enrichie en humus ou/et en particules minérales;
   - la partie moyenne du tronc, de hauteur variable;
   - la partie supérieure du tronc et les branches du houppier.

4) L'inclinaison du tronc et l'exposition. Bien qu'on insiste généralement beaucoup sur l'importance de

l'exposition (avec des conclusions d'ailleurs très variables selon les auteurs !), il nous a semblé que, au moins dans le cas des forêts que nous avons étudiées, ce facteur est négligeable : il n'y a très généralement que très peu de différences dans le peuplement muscinal des différentes faces d'un même tronc, si celui-ci est rigoureusement vertical. En revanche, l'effet d'une légère inclinaison du tronc (que l'on peut mesurer, comme une pente, par l'angle que la surface fait avec l'horizontale) nous est apparu beaucoup plus déterminant : d'une manière générale, on constate que les Bryophytes ont un développement optimal, quel que soit le groupement considéré, sur la partie du tronc où l'inclinaison est inférieure à 90°, la partie dont l'inclinaison est supérieure à 90° étant colonisée généralement par des communautés essentiellement lichéniques (différences d'alimentation en eau). Quand l'inclinaison devient très inférieure à 90°, les groupements qui caractérisent ordinairement la base des troncs peuvent "remonter" bien au-delà de la limite habituelle.

5) Le mésoclimat stationnel et les différents microclimats intraforestiers. Une ouverture excessive de la canopée modifie profondément les conditions climatiques (vents, hygrométrie, éclairement, température et l'amplitude de leurs variations nycthémérales) dans les différents compartiments écologiques peuplés par les communautés épiphytiques.

6) Pour les peuplements saprolignicoles, il convient d'ajouter à ces paramètres :
   - le degré d'évolution du pourrissement, en particulier la présence ou l'absence d'écorce;
   - les propriétés physico-chimiques du bois, liées en grande partie à la nature de l'essence.

Cette grande variété de facteurs explique l'extraordinaire complexité du déterminisme écologique des différents groupements épiphytiques et saprolignicoles. Ces facteurs interfèrent fortement entre eux dans un réseau compliqué d'interrelations.

Les propriétés physico-chimiques de l'écorce, par exemple, dépendent de l'espèce à laquelle appartient le phorophyte (déterminisme génétique) : on distingue des essences à écorce rugueuse plus ou moins eutrophe (*Quercus*, *Fraxinus*, *Acer campestre*...), rugueuse, imperméable et oligotrophe (Conifères, *Betula*), lisse et plus ou moins oligotrophe (*Fagus*...), etc.; elles dépendent également de l'âge de l'arbre ou plus précisément du diamètre du tronc et des branches : nous verrons (cf. §§ 9.2.1. et 9.2.3.) que ce paramètre est déterminant, ce qui avait d'ailleurs été clairement mis en évidence par OCHSNER (1928); elles sont largement dépendantes, enfin, et ceci s'avérera particulièrement intéressant pour l'interprétation écologique des coenassociations (cf. Chapitre 14), des conditions stationnelles, et en particulier des caractéristiques édaphiques de la station forestière : la végétation muscinale d'un tronc de hêtre, par exemple, est très différente dans le cas d'une station calcicole thermophile sur rendzine d'une part, et dans le cas d'une station sur sol lessivé oligotrophe d'autre part.

Malgré l'intérêt didactique de la distinction entre "épiphytes", se développant sur des végétaux ligneux vivants, et "saprolignicoles", croissant sur des végétaux ligneux en décomposition, il ne faudrait pas considérer cette différence comme fondamentale et absolue. Le principe même de la définition des associations végétales (basée, rappelons-le, uniquement sur les comparaisons floristiques) impose une vision plus nuancée : les troncs vivants de *Betula pendula*, par exemple, peuvent entretenir une végétation de type "saprolignicole"; le synsystème doit refléter avant tout les ressemblances floristiques : c'est pourquoi, en particulier, notre *Orthodicrano montani-Hypnetum filiformis* comporte une sous-association *typicum* épiphyte ou (plus rarement) saprolignicole, et une sous-association

dolichothecetosum saprolignicole ou (plus rarement) épiphyte.

De la même façon, des ressemblances frappantes relient certains groupements épiphytiques ou saprolignicoles aux communautés humicoles, terricoles ou même épilithiques. Ainsi, la sous-association *homalietosum* du *Neckero-Anomodontetum*, typiquement épiphytique, sera décrite dans le § 9.3.8., au sein des associations muscinales des rochers calcaires. Cet exemple montre bien que les catégories écologiques pouvant découler d'une approche *a priori* doivent être nuancées par une analyse plus objective et inductive, les facteurs écologiques les plus "évidents" pour l'observateur n'étant pas forcément les plus discriminants pour les végétaux eux-mêmes! C'est pour cette raison que nous pensons qu'il n'est pas légitime de considérer comme *fondamentale* la distinction entre végétation épiphytique, épigéique et épilithique, ce caractère fondamental permettant de justifier la séparation que nous jugeons arbitraire entre "association forestière" et "associations dépendantes".

9.2.1. *Ulotetum crispae* Ochsner 28
(Tab. I)

Lit. : ALLORGE 1922. BARKMAN 1958. DELZENNE, GEHU & WATTEZ 1975. DOIGNON 1954. DUVIGNEAUD 1942. HEINEMANN & VAN DEN BERGHEN 1946. VON HÜBSCHMANN 1976. LECOINTE 1975. MARSTALLER 1980 a. OCHSNER 1928. PECIAR 1965. PHILIPPI 1965a, 1972 & 1974. ŞTEFUREAC, POPESCU & LUNGU 1959.

Syn : *Orthotrichetum lyellii* (All.22)Lec.75
Frullania dilatata-Radula complanata-Soc. Lippmaa 35 (*in* PECIAR 1965)
? *Raduletum complanatae* Stormer 38
Tortuletum ruralis Subunion nach *Orthotrichum lyellii* Wilmanns 62
Normandino-Frullanietum dilatatae Delzenne *et al.* 75

Composition floristique - Physionomie

Espèces caractéristiques d'association : *Orthotrichum lyellii, Ulota crispa, Ulota crispula, Ulota bruchii, Ulota coarctata.*
Espèces constantes : *Orthotrichum lyellii, Ulota crispa, Ulota crispula, Frullania dilatata, Radula complanata, Hypnum cupressiforme* var. *filiforme.*
Espèces dominantes : *Frullania dilatata, Orthotrichum lyellii, Hypnum cupressiforme* var. *filiforme.*

L'*Ulotetum crispae* est constitué essentiellement de Mousses acrocarpes en coussinets et d'Hépatiques à feuilles appliquées au support (formes d'adaptation à la sécheresse). L'association, bien caractérisée, ne peut guère être confondue qu'avec les formes appauvries de l'*Orthotricho straminei-Pterigynandretum.*

Répartition - Ecologie

L'*Ulotetum crispae* est une association relativement ubiquiste, et répandue dans toute l'Europe moyenne et une grande partie de l'Europe occidentale (à l'exception des régions atlantiques et méditerranéennes).

Dans notre dition, elle est très répandue dans une grande diversité de stations forestières, et sans variations floristiques sensibles. L'*Ulotetum crispae* est progressivement remplacé par l' *Orthotricho straminei-Pterigynandretum filiformis* à partir de 750 m d'altitude.

L'*Ulotetum crispae typicum* se développe électivement sur les branches, la partie supérieure des troncs âgés ou la partie moyenne des jeunes troncs, d'un diamètre généralement compris entre 3 et 15 cm. C'est le diamètre du tronc et non sa hauteur qui détermine l'occurrence de l'association; en effet, l'*Ulotetum crispae typicum* se rencontre aussi bien sur les branches des houppiers, à plus de 15 m de hauteur, que sur les basses branches ou les jeunes troncs, à une hauteur parfois inférieure à 1 m. Sur les branches tombées à terre, il disparaît rapidement en raison de l'envahissement par les pleurocarpes et en particulier *Hypnum cupressiforme.* L'association semble avoir une légère

préférence pour les écorces lisses, mais elle s'accomode fort bien des écorces de chêne, surtout dans des stations calcicoles ensoleillées, où son développement est exubérant.

L'*Ulotetum crispae* voisine avec plusieurs associations de Lichens incrustants, avec lesquelles on aurait tort de le confondre. Dans la partie supérieure des houppiers, là où l'hygrométrie est réduite et l'éclairement plus important, l'association muscinale devient très fragmentaire et est remplacée par des associations lichéniques (Lichens foliacés essentiellement).

9.2.1.1. Sous-association *typicum* *subass. nov.* (Tab. I, rel.1-30)

Proche de la "variante géographique" *ulotosum ludwigii* Barkman 58, notre sous-association *typicum* se différencie de la sous-association *platygyrietosum* par la fréquence d' *Orthotrichum affine, Normandina pulchella* (Lichen "épibryophytique"), *Ulota coarctata* et *Homalothecium sericeum*. L'écologie de ce groupement a été abordée dans le § précédent.

9.2.1.2. Sous-association *platygyrietosum* (Barkman 58) *emend.* (Tab. I, rel.31-41)

Espèce différentielle : *Platygyrium repens*.

Cette sous-association apparaît à la fois plus acidophile (elle est particulièrement bien développée dans les stations sur limons à chailles) et plus hygrophile que la sous-association *typicum*. Elle se rencontre principalement sur les troncs lisses de *Fagus sylvatica* ou de *Carpinus betulus*, ainsi que sur ceux de *Fraxinus excelsior*. Le diamètre est variable et ne présente pas l'importance que nous soulignions à propos de la sous-association précédente (5 à 60 cm). L'*Ulotetum crispae platygyrietosum* ne se développe guère au-delà de 450 m d'altitude, son centre de gravité étant planitiaire ou collinéen. La répartition géographique de cette sous-association mal connue reste d'ailleurs à préciser.

Localisation des relevés - Espèces accidentelles (annexe du tableau I)

Rel.1 : Montferrand-le-Château, bois de Montferrand; jeune tronc de *Carpinus betulus*, diam. 10 cm, ht. 1-2 m. *Rel.2* : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; branches de *Corylus avellana* dans érablière. *Rel.3* : Guillon-les-Bains, le Fays; tronc de *Corylus avellana* dans érablière, diam. 5 cm. *Rel.4* : Besançon, forêt de Chailluz; tronc de *Carpinus betulus*, diam. 8 cm, ht. 0,5-2 m. *Rel.5* : Thoraise, sur le Mont; tronc de *Quercus petraea*, diam. 10 cm, ht. 1-2 m. *Rel.6* : Aveney, Rocher de Valmy; tronc de *Quercus petraea* dans chênaie-charmaie thermophile, diam. 15 cm, ht. 2-3 m. *Rel.7* : Aveney, Rocher de Valmy; branches d'*Acer opalus*, diam. 3 cm, ht. 1-2 m. *Rel.8* : Chassagne-Saint-Denis, bois de Curon; tronc de *Quercus pubescens*, diam. 10 cm, ht. 2-3 m. *Rel.9* : Rouhe, le Moulin Neuf; tronc et branches de *Carpinus betulus* sur éperon rocheux, diam. inf. à 10 cm, ht. 1-2 m. *Rel.10* : Villars-sous-Dampjoux, sous aux Porcs; tronc d'*Acer platanoides* dans hêtraie thermophile, diam. 25 cm, ht. 2 m. *Rel.11* : Laissey, Mont Souvance; tronc de *Quercus pubescens*, diam. 10 cm, ht. 1,5-2,5 m. *Rel.12* : Montferrand-le-Château, château; tronc de *Quercus pubescens* sur corniche boisée, diam. 15 cm, ht. 0,6-2 m. *Rel.13* : Fourg, Bois de la Côte; tronc de *Fraxinus excelsior*, diam. 10 cm, ht. 2-2,5 m. *Rel.14* : Chassagne-Saint-Denis, Bois de Curon; tronc de *Quercus pubescens*, diam. 10 cm, ht. 2-3 m. *Rel.15* : Flagey, Bois des Rappes; tronc d'*Acer opalus*, diam. 20 cm, ht. 2-3 m. *Rel.16* : Epeugney, Bois des Cordées; tronc de *Carpinus betulus*, diam. 10 cm, ht. 2-3 m. *Rel.17* : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; tronc d'*Acer opalus*, diam. 10 cm, ht. 1-2 m. *Rel.18* : Aveney, Rocher de Valmy; tronc de *Quercus petraea*, diam. 10 cm, ht. 2-3 m. *Rel.19* : Saules, Bois des Rappes; tronc de *Fagus sylvatica*, diam. 50 cm, ht. 2 m. *Rel.20* : Chassagne, Bois de Curon; tronc et branches de *Quercus petraea*, diam. inf. à 10 cm. *Rel.21* : Chassagne, Bois de Curon; tronc de *Quercus petraea*, diam. 15 cm, ht. 1-2 m. *Rel.22* : Soulce-Cernay, le Saussy; branche de *Quercus petraea* près corniche, diam. 10 cm. *Rel.23* : Besançon, forêt de Chailluz; tronc et branches de *Salix capraea*, diam. inf. à 10 cm. *Rel.24* : Glère, Bois de Racambert; branches de *Corylus avellana*, diam. inf. à 10 cm. *Rel.25* : Villars-sous-Dampjoux, sous aux Porcs; tronc d'Acer *pseudoplatanus* dans érablière, diam. inf. à 10 cm, ht. 10-15 m (houppier). *Rel.26* : Saône, Bois du Petit Frêne; jeune tronc de *Carpinus betulus*, diam. 15 cm, ht. 2-3 m. *Rel.27* : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; branches de *Corylus avellana* dans fond de vallon, diam. 5 cm. *Rel.28* : Mouillevillers, sous le Fondereau; tronc et branches de *Corylus avellana*, diam. inf. à 10 cm. *Rel.29* : Mouillevillers, sous le Fondereau; branches et jeune tronc de *Fraxinus excelsior*, diam. inf. à 10 cm. *Rel.30* : Soulce-Cernay, le Saussy; tronc de *Fagus sylvatica*, diam. 10 cm, ht. 3 m. *Rel.31* : Cléron, Moulin de l'Ecoutot; tronc de *Fraxinus excelsior*, diam. 15 cm, ht. 5 m. *Rel.32* : La Vèze, Bois d'Aglans; branches de *Fraxinus excelsior*, diam. 5 cm. *Rel.33* : La Vèze, Bois d'Aglans; tronc de *Fagus sylvatica*, diam. 35 cm, ht. 2 m. *Rel.34* : Liesle, Bois du Chânois; tronc de *Fagus sylvatica*, diam. 30 cm, ht. 1,5-2 m. *Rel.35* : Vellevans, le Petit Barbeau; tronc de *Fagus sylvatica*, diam. 40 cm, ht. 2 m. *Rel.36* : La Vèze, Bois d'Aglans; tronc de *Fagus sylvatica*, diam. 20 cm, ht. 2 m. *Rel.37* : Montferrand-le-Château, Bois de Montferrand; tronc de *Carpinus betulus*, diam. 40 cm, ht. 2-3 m. *Rel.38* : Saône, Bois du Petit Frêne; tronc de *Carpinus betulus*, diam. 25 cm, ht. 1,5 m. *Rel.39* : Bûthiers, vallée de la Bûthiers; tronc d'*Alnus glutinosa*, diam. 25 cm, ht. 2-3 m. *Rel.40* : Bûthiers, vallée de la Bûthiers; tronc de *Fraxinus excelsior*, diam. 25 cm, ht. 2 m. *Rel.41* : Montferrand-le-Château, Bois de Montferrand; tronc de *Quercus petraea*, diam. 60 cm, ht. 2-3 m.

Espèces accidentelles : *Rel.27* : *Frullania tamarisci* (+.2). *Rel.40* : *Brachythecium rutabulum* (1.2).

9.2.2. *Pylaisietum polyanthae* Felföldy 41 (Tab. II)

Lit. : FELFÖLDY 1941. MARSTALLER 1980a. PECIAR 1965. PHILIPPI 1965a, 1972 & 1974. SJÖGREN 1961. WALDHEIM 1944.

Composition floristique - Physionomie

Espèce caractéristique d'association : *Pylaisia polyantha*.
Espèces constantes et dominantes : *Pylaisia polyantha, Frullania dilatata, Radula complanata, Orthotrichum affine*.

Les Mousses pleurocarpes à tige rampante (*Pylaisia, Leucodon, Hypnum cupressiforme, Amblystegium serpens*) et les Hépatiques à feuilles et à thalle appliquées au support caractérisent la physionomie du groupement, qui se rapproche néanmoins de l'*Ulotetum crispae* par la présence des

acrocarpes pulvinées (surtout *Orthotrichum affine* et *O. lyellii*).

Répartition - Ecologie

Cette association s'observe principalement au niveau de certaines ripisylves, sur sol plus ou moins hydromorphe. En ce qui concerne les forêts qui nous intéressent ici (les véritables forêts alluviales étant exclues de notre sujet), le *Pylaisietum polyanthae* est une association assez rare, localisée dans certains types stationnels de fonds de vallons à hygrométrie élevée, à proximité de cours d'eau.

Ce groupement est surtout développé dans la partie moyenne des troncs (jeunes ou vieux) de *Fraxinus excelsior ou d'Acer pseudoplatanus*.

Localisation des relevés (annexe du tableau II)

Rel.1 : Bûthiers, vallée de la Bûthiers; tronc de *Populus nigra*, diam. 25 cm, ht. 1-2 m. *Rel.2* : Mandeure, bas de Champ-Vermol; tronc de *Fraxinus excelsior*, diam. 50 cm, ht. 1-2 m. *Rel.3* : Roches-les-Blamont, Fontaine; tronc d'*Acer pseudoplatanus*, diam. 15 cm. ht. 1-2 m. *Rel.4* : Ornans, vallée de Cornebouche; troncs de *Fraxinus excelsior*, diam. 10-20 cm, ht. 2 m. *Rel.5* : Bûthiers, vallée de la Bûthiers; tronc de *Populus nigra*, diam. 50 cm, ht. 1,5-2 m.

9.2.3. *Metzgerio furcatae - Zygodontetum borealis* *ass. nov.* (Tab. III)

Lit. : VON KRUSENSTJERNA 1945. LECOINTE 1975. OCHSNER 1928. PHILIPPI 1965a, 1979 & 1983. PHILLIPS 1959.

Syn. : *Drepanietum filiformis typicum* Ochsner 28 *p.p.*
Homalothecietum V.Krus.45 *p.p.*
Neckeretum (= *Neckera complanata*-Unionen) V.Krus.45 *p.p.*
? *Neckera complanata*-Union Phillips 59
Homalothecio-Leucodontetum sciuroidis (Stormer 38) Jez. & Vondr.62 *p.p.*

? *Homalothecio-Porelletum platyphyllae* Lecointe 75.
Zygodon viridissimus-Bestände Philippi 65 et Philippi 79 *p.p.*
? *Zygodon viridissimus*-Gesellschaft Philippi 83

Composition floristique - Physionomie

Espèces caractéristiques d'association : *Zygodon viridissimus fa. borealis* Correns, *Metzgeria furcata* (faible caractéristique).
Espèces constantes : *Zygodon viridissimus borealis, Metzgeria furcata, Leucodon sciuroides, Homalothecium sericeum, Radula complanata.*
Espèces dominantes : *Leucodon sciuroides, Homalothecium sericeum.*

Cette association, bien caractérisée dans notre dition, n'a pas à notre connaissance été décrite en tant que telle, malgré des analogies évidentes avec de nombreux groupements de la littérature. Les anciens auteurs (OCHSNER 1928, VON KRUSENSTJERNA 1945, et d'autres) ont décrit des associations basées sur une ou deux espèces dominantes (ici *Hypnum cupressiforme filiforme, Homalothecium sericeum, Neckera complanata* ou *Leucodon sciuroides*), donc s'appuyant sur des relevés et des tableaux hétérogènes qui rendent invalides les associations décrites, bien qu'elles se rapprochent parfois assez nettement de notre association, au moins partiellement. PHILLIPS (1959) décrit une *Neckera complanata*-Union dans le sud de l'Irlande qui présente beaucoup d'affinités avec notre *Metzgerio-Zygodontetum*; elle s'en distingue toutefois par un caractère atlantique beaucoup plus marqué (*Isothecium myosuroides, Microlejeunea ulicina, Cryphaea heteromalla*). Les groupements à *Zygodon viridissimus* de PHILIPPI (1965a, 1979, 1983), qu'il range dans l'*Anomodontion*, paraissent assez fragmentaires. L'*Homalothecio-Porelletum platyphyllae* défini en Brenne par LECOINTE (1975) est peut-être un vicariant de notre association, homologue par son écologie.

La principale caractéristique d'association, *Zygodon viridissimus*, est commune dans notre dition. Certains auteurs la considèrent comme caractéristique du *Tortulion laevipilae* (Ochsner 28) Barkman 58; elle semble également présenter des affinités pour des groupements de l'*Anomodontion* (proches du *Neckero-Anomodontetum homalietosum)*. Nos observations dans le Jura montrent clairement que cette espèce présente deux formes nettement distinctes, à la fois par l'anatomie et par l'écologie : la "forme" *borealis* (caractérisée par des propagules non cloisonnées longitudinalement), très répandue dans les forêts mésophiles, précisément dans le *Metzgerio-Zygodontetum*, et une "forme" *australis* (à propagules brunes dont les cellules sont munies d'une cloison transversale), plus rare, et limitée aux saulaies riveraines, dans le *Tortuletum latifoliae (cf.* GILLET 1981).

La position synsystématique de notre association n'est pas évidente : nous l'avons rangée dans le *Frullanion dilatatae*, bien que les caractéristiques de cette alliance soient faiblement représentées. Le rattachement à l'*Anomodontion* ne se justifie pas dans le cas présent, les caractéristiques des *Leucodontetalia* figurant parmi les constantes de l'association.

La physionomie est dominée par les Mousses pleurocarpes à tige rampante. Le recouvrement est assez important (de 60 à 90%).

Répartition - Ecologie

Le *Metzgerio-Zygodontetum borealis* est largement répandu dans notre dition, mais devient plus ponctuelle au-dessus de 600 m. Sa répartition en Europe sera à préciser.

Il colonise électivement la partie moyenne des fûts âgés d'essences à écorce rugueuse et eutrophe (*Quercus, Acer, Fraxinus...)*, dont le diamètre est supérieur à 20 cm. On notera ici le rôle discriminant fondamental du diamètre : sur les jeunes troncs des mêmes espèces d'arbres, de diamètre inférieur à 20 cm, le *Metzgerio-Zygodontetum* est remplacé par l'*Ulotetum crispae*. Ce fait d'observation est à mettre en parallèle avec les résultats d'OCHSNER

(1928) en Suisse : cet auteur a pu établir la "succession" de trois associations épiphytiques sur les troncs de *Fagus*, en fonction de la circonférence de ceux-ci : *Phlyctidetum argenae* (optimum entre 40 et 60 cm de circonférence, soit 12 à 20 cm de diamètre); *Ulotetum crispae* (optimum entre 50 et 70 cm de circonférence, soit 15 à 22 cm de diamètre); *Drepanietum filiformis* (optimum au-delà de 80 cm de circonférence, soit 25 cm de diamètre).

L'apparition du *Metzgerio-Zygodontetum* est conditionnée également par les facteurs stationnels, principalement édaphiques : l'association est remplacée par l'*Orthodicrano montani-Hypnetum filiformis* dans les stations sur sol lessivé acide profond.

Comme les autres associations bryophytiques épiphytiques, le *Metzgerio-Zygodontetum* se présente généralement en mosaïque avec des groupements lichéniques, avec lesquels il peut entrer en concurrence.

9.2.3.1. Sous-association *typicum subass. nov.* (Tab. III, rel.1-11)

Cette sous-association ne représente peut-être qu'une forme appauvrie de la deuxième. *Hypnum cupressiforme* (pour la plupart var. *filiforme*) y est plus fréquent, tandis que *Neckera complanata* et *N. crispa* jouent le rôle de différentielles négatives.

La sous-association *typicum* est surtout fréquente dans les stations légérement acidophiles, mais elle subsiste en mélange avec la suivante dans la plupart des forêts calcicoles.

9.2.3.2. Sous-association *neckeretosum subass. nov.* (Tab. III, rel.12-22)

Espèces différentielles : *Neckera complanata, N. crispa.*

Cette sous-association (qui n'a peut-être que la valeur d'une variante ?), à caractère nettement eutrophe, tend à remplacer la précédente dans les stations calcicoles, notamment dans des conditions mésoclimatiques fraîches.

Localisation des relevés - Espèces accidentelles (annexe du tableau III)

Rel.1 : Laissey, Mont Souvance; tronc de *Quercus pubescens*, diam. 30 cm, ht. 2 m. *Rel.2* : Chassagne, Bois de Curon; tronc de *Quercus petraea*, diam. 40 cm, ht. 2-3 m. *Rel.3* : Liesle, Bois du Chânois; tronc de *Quercus petraea*, diam. 50 cm, ht. 1-2 m. *Rel.4* : Montrond-le-Château, Combe Martin; tronc de *Sorbus torminalis*, diam. 40 cm, ht. 2-3 m. *Rel.5* : Montfaucon, Bois des Rattes; tronc de *Quercus petraea*, diam. 80 cm, ht. 1-2 m. *Rel.6* : Fourg, Bois de la Côte; tronc de *Quercus petraea*, diam. 20 cm, ht. 2 m. *Rel.7* : Chassagne, la Barode; tronc de *Quercus petraea*, diam. 50 cm, ht. 1-2 m. *Rel.8* : Pirey, Bois de la Chaille; tronc de *Quercus petraea*, diam. 50 cm, ht. 1,5-2 m. *Rel.9* : Besançon, les Tilleroyes; tronc de *Quercus petraea*, diam. 90 cm, ht. 2-3 m. *Rel.10* : Aveney, Rocher de Valmy; tronc d'*Acer opalus*, diam. 40 cm, ht. 2 m. *Rel.11* : Thoraise, sur le Mont; tronc de *Quercus petraea*, diam. 40 cm, ht. 1,5-2 m. *Rel.12* : Saône, Bois du Petit Frêne; tronc d'*Acer campestre*, diam. 35 cm, ht. 1-2 m. *Rel.13* : Aveney, Rocher de Valmy; tronc de *Quercus petraea*, diam. 35 cm, ht. 1-2 m. *Rel.14* : Montfaucon, Côte d'Arbois; tronc d'*Acer pseudoplatanus*, diam. 40 cm, ht. 2 m. *Rel.15* : Montfaucon, Côte d'Arbois; tronc d'*Acer pseudoplatanus*, diam. 50 cm, ht. 2-3 m. *Rel.16* : Villars-sous-Dampjoux, Côte de Varjoulot; tronc de *Quercus petraea*, diam. 45 cm, ht. 1,5-2 m. *Rel.17* : Thoraise, sur le Mont; tronc de *Quercus petraea*, diam. 60 cm, ht. 2-3 m. *Rel.18* : Noirefontaine, l'Oeil de Boeuf; tronc de *Quercus petraea*, diam. 20 cm, ht. 2-3 m. *Rel.19* : Mouthier, Gorges de Noailles; tronc d'*Acer opalus*, diam. 40 cm, ht. 1-2 m. *Rel.20* : Villars-sous-Dampjoux, sous aux Porcs; tronc d'*Acer pseudoplatanus*, diam. 30 cm, ht. 6-8 m. *Rel.21* : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; tronc de *Fraxinus excelsior*, diam. 30 cm, ht. 2-3 m. *Rel.22* : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; tronc d'*Acer opalus*, diam. 25 cm, ht. 1-3 m.

Espèces accidentelles : *Rel.1* : *Orthotrichum lyellii* (•). *Rel.14* : *Isothecium myurum* (1.2). *Rel.17* : *Porella platyphylla* (•). *Rel.20* : *Bryum capillare* (•). *Rel.21* : *Ulota bruchii* (•).

9.2.4. *Orthotricho straminei - Pterigynandretum filiformis* (Hilitzer 25) *emend.* (Tab. IV)

Lit. : BARKMAN 1958. HILITZER 1925. OCHSNER 1928. PECIAR 1965. PHILIPPI 1983. PILOUS 1961. WALDHEIM 1944. WILMANNS 1962 & 1966.

Syn. : Association à *Pterigynandrum filiforme* Hilitzer 25
Antitrichietum curtipendulae (Frey & Ochsner 26) Barkman 58 *p.p.*
Drepanietum filiformis Ochsner 28 *p.p.*
Neckeretum pumilae Waldheim 44 *p.p.*
Cupressiformetum Waldheim 44 *p.p.*
Leskeelletum nervosae V.Krus.45 *p.p.*
Leskeelletum nervosae Jezek & Vondr.62 *p.p.*
Leskeella nervosa-Gesellschaft Philippi 83 *p.p.*
Leskeo-Pterigynandretulum filiformis Pilous 61
? Frullanio-Leskeelletum nervosae (Gams 27) Peciar 65
? Anomodonetum rugelii Peciar 65

Composition floristique - Physionomie

Espèces caractéristiques d'association : *Pterigynandrum filiforme, Orthotrichum stramineum, Neckera pumila.*
Espèces différentielles d'association : *Antitrichia curtipendula, Frullania tamarisci.*
Espèces constantes : *Antitrichia curtipendula, Pterigynandrum filiforme, Orthotrichum stramineum, Frullania dilatata, Hypnum cupressiforme* (surtout var. *filiforme*).
Espèces dominantes : *Antitrichia curtipendula, Hypnum cupressiforme* var. *filiforme.*

Ce groupement apparaît fréquemment dans la littérature, malgré une certaine confusion (attestée par la profusion des termes nomenclaturaux!) liée à des conceptions variées de l'individu d'association. La plupart des auteurs (surtout anciens) restreignent l'individu d'association à la surface recouverte par une population de l'espèce dominante (*Pterigynandrum filiforme, Antitrichia curtipendula* ou *Leskeella nervosa*), selon une conception héritée de l'école de DU RIETZ. En particulier, HILITZER (1925), qui est le premier à avoir décrit cette "association à *Pterigynandrum filiforme*" a adopté ce principe. Nous pensons qu'une telle attitude n'est pas compatible avec les conceptions actuelles de la phytosociologie sigmatiste. Même l'*Antitrichietum curtipendulae* de BARKMAN (1958), repris par WILMANNS (1962, 1966) est fondé sur la dominance d'*Antitrichia curtipendula* et nous paraît hétérogène : il inclut des communautés que nous rangeons pour notre part dans l'*Isothecion* (*cf.* § 9.2.6.).

Pour cette raison, il nous a semblé plus sage de modifier légèrement le nom donné par HILITZER (1925), ce qui permet de mettre en évidence le rôle d'espèce caractéristique d'*Orthotrichum stramineum* (peut-être présent dans le tableau d'HILITZER sous le nom d'*Orthotrichum sp.* ?). Les espèces classiquement associées à *Pterigynandrum filiforme* sont plutôt faiblement représentées dans notre dition : *Neckera pumila* peut être considérée comme caractéristique; *Leskeella nervosa* et *Amblystegiella subtilis*, très rares et exceptionnelles dans les forêts que nous avons étudiées, différencient probablement une race des étages montagnard

supérieur et subalpin inférieur (d'après des observations personnelles inédites dans le Jura Gessien); *Antitrichia curtipendula* et *Frullania tamarisci*, pouvant se rencontrer dans des groupements très différents, sont à considérer comme des différentielles d'association (ou de variantes ?).

L'abondance des espèces caractéristiques du *Frullanion dilatatae* (et même de l'*Ulotetum crispae*) nous ont incité à ranger provisoirement l'*Orthotricho straminei-Pterigynandretum* (en attendant de disposer de données plus précises dans son aire optimale, *i.e.* au-dessus de 800 m) dans l'alliance du *Frullanion dilatatae* Lecointe 75, contrairement à la position de BARKMAN et de la plupart des auteurs modernes qui l'isolent dans une alliance autonome, l'*Antitrichion curtipendulae* (Ochsner 28) Barkman 58 dans les *Neckeretalia pumilae* Barkman 58.

Dans notre dition, le recouvrement de *Pterigynandrum filiforme* est plutôt faible, la dominance étant assurée par d'autres pleurocarpes à tige rampante (*Hypnum cupressiforme filiforme* surtout), alors que ce taxon devient largement dominant à partir de 1000 m d'altitude. Les Mousses acrocarpes pulvinées (*Ulota sp.*, *Orthotrichum sp.*) jouent encore ici un rôle physionomique non négligeable.

Répartition - Ecologie

Cette association est rare dans le territoire étudié car, dans le Jura, son développement optimal se situe dans l'étage montagnard supérieur et l'étage subalpin inférieur, entre 900 et 1300 m d'altitude. Toutefois, elle peut se rencontrer ponctuellement, et souvent sous une forme appauvrie, en dessous de 800 m; nous l'avons même relevée (rel.4) dans la reculée de Valbois, à 400 m d'altitude ! Exceptionnellement, nous avons inclu dans le tableau de cette association des relevés provenant du "domaine de la hêtraie-sapinière", en dehors de notre périmètre d'étude (région de Pontarlier : rel.5, 7, 8 et 9). L'*Orthotricho straminei-Pterigynandretum* semble être répandu dans toutes les régions montagneuses de l'Europe moyenne.

Il prospère dans les hêtraies (la plupart des auteurs

s'accordent pour considérer que son aire se superpose à celle du "*Fagion*"), généralement dans des stations d'ubac à mésoclimat frais et humide, le plus souvent à proximité de la limite du Deuxième Plateau (domaine de la hêtraie-sapinière). Il préfère la partie moyenne des troncs à écorce lisse ou peu rugueuse (*Fagus sylvatica*, *Acer pseudoplatanus*, *Corylus avellana*), de diamètre variable (entre 5 et 50 cm).

Localisation des relevés (annexe du tableau IV)

Rel.1 : Longeville, Bois des Bouges; tronc d'*Acer pseudoplatanus*, diam. 50 cm, ht. 2-4 m. *Rel.2* : Nods, le Dérochoir; tronc d'*Acer pseudoplatanus*, diam. 40 cm, ht. 0,5-2,5 m. *Rel.3* : Nods, le Dérochoir; branches de *Corylus avellana*, diam. 5 cm, ht. 1-3 m. *Rel.4* : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; tronc de *Corylus avellana* déraciné, diam. 10 cm, ht. 3-5 m. *Rel.5* : Granges-Ste-Marie, Forêt de la Grand Côte; tronc de *Fagus sylvatica*, diam. 20 cm, ht. 5-10 m. *Rel.6* : Germéfontaine, Bois de Volienne; tronc de *Carpinus betulus*, diam. 20 cm, ht. 1-2 m. *Rel.7* : Chapelle-d'Huin, la Côte; tronc de *Fagus sylvatica*, diam. 30 cm, ht. 1-3 m. *Rel.8* : Plénise, Forêt de la Joux; tronc de *Fagus sylvatica*, diam. 50 cm, ht. 1-3 m. *Rel.9* : Granges-Ste-Marie, Forêt de la Grand Côte; tronc de *Fagus sylvatica*, diam. 50 cm, ht. 1,5-3 m.

9.2.5. *Homalio trichomanoidis - Isothecietum myuri* Waldheim 44 (Tab. V)

Lit. : BARKMAN 1958. DUVIGNEAUD 1942. HILITZER 1925. JEŽEK & VONDRÁČEK 1962. VON KRUSENSTJERNA 1945. LECOINTE 1975. LIPPMAA 1935 . MARSTALLER 1980a. MICKIEWICZ 1965. WALDHEIM 1944. OCHSNER 1928. PHILIPPI 1965a, 1972, 1974 & 1979. SJÖGREN 1961. WILMANNS 1962.

Syn. :
Association à *Isothecium myurum* Hilitzer 25 *p.p.*
Drepanietum filiformis isotheciosum myurum Ochsner 28 *p.p.*
Association à *Anomodon longifolius* et *Isothecium myurum* Lippmaa 35 *p.p.*
Anomodonteto-Isothecietum (Lippmaa 35) Barkman 58 *p.p.*
Homalia trichomanoides-Isothecium myurum-unionen *(Myuretum)* Waldheim 44
Homalia trichomanoides-Isothecium myurum-unionen *(Homalietum)* V.Krus.45

Eurhynchio-Isothecietum myuri (Ochsner 28) Lecointe 75
Isothecietum myuri auct. p.p.

Composition floristique - Physionomie

Espèces caractéristiques d'association : *Isothecietum myurum, Homalia trichomanoides.*
Espèces constantes : *Isothecium myurum, Homalia trichomanoides, Hypnum cupressiforme.*
Espèces dominantes : *Isothecium myurum, Hypnum cupressiforme* var. *uncinatum.*

Cette association a été souvent décrite, bien que sa définition précise ait été interprétée diversement selon les auteurs. BARKMAN (1958) distingue clairement les groupements à affinités acidophiles (avec *Isothecium myosuroides)* qu'il range dans l'*Isothecion myosuroidis* Barkman 58 au sein des *Dicranetalia,* et les groupements plus neutrophiles (avec *Anomodon div. sp.* et *Homalia trichomanoides)* qu'il situe dans l'*Anomodontion europaeum* (sous-alliance *Homalion*), de l'ordre des *Leucodontetalia.* Cette distinction n'est pas sensible dans notre dition (voir sous-associations). Notre *Homalio-Isothecietum* correspond bien aux "unions" décrites par WALDHEIM (1944) et VON KRUSENSTJERNA (1945); c'est pourquoi nous avons conservé le nom donné par ces auteurs (dans sa forme la plus précise). Selon nous, le vocable "*Isothecietum myuri*", utilisé par de nombreux auteurs dans des sens assez différents (en se basant sur la dominance d'*Isothecium myurum*) doit être rejeté. Les caractéristiques du *Neckerion complanatae* sont faiblement représentées (*Anomodon viticulosus* est normalement exclu du groupement); nous avons préféré ranger provisoirement cette association dans les *Dicranetalia.*

La richesse floristique est faible (nombre spécifique moyen 5 environ). Les Mousses pleurocarpes à tige rampante ou dendroïde, dont certaines se retrouvent dans les groupements terricoles ou saxicoles, singularisent la physionomie de l'*Homalio-Isothecietum.* Le comportement très "social" de certaines espèces explique en partie son caractère souvent fragmentaire, malgré un recouvrement très important.

Il peut entrer en contact, voire en concurrence avec le *Neckero-Anomodontetum homalietosum* dans certains types de forêts.

Répartition - Ecologie

L'*Homalio-Isothecietum myuri* semble être répandu dans toute l'Europe continentale; il est partiellement remplacé par des associations à *Isothecium myosuroides* (ce taxon est complètement absent de notre dition) dans le domaine atlantique. Il est largement distribué dans notre dition, dans les forêts calcicoles à acidophiles.

C'est typiquement un groupement de la base des troncs vivants (hauteur généralement inférieure à 1,5 m), d'un diamètre minimal de 30 cm, à écorce lisse ou rugueuse. La présence de certaines espèces terricoles ou humicoles peut s'expliquer par une "contamination" de l'écorce à proximité du sol par des matériaux organiques et minéraux. Les réserves hydriques du substrat sont nettement plus importantes que dans les parties moyennes et supérieures des troncs, ce qui permet l'installation de grosses espèces exigeantes en eau.

9.2.5.1. Sous-association *typicum subass. nov.* (Tab. V, rel.8-16)

Cette sous-association paucispécifique est commune dans les forêts calcicoles et mésoneutrophiles. Elle représente l'optimum pour *Homalia trichomanoides.*

9.2.5.2. Sous-association *dicranetosum subass. nov.* (Tab. V, rel.1-7)

Espèces différentielles : *Dicranum scoparium, Plagiothecium sylvaticum.*

Il s'agit de l'aile acidophile de l'asso
quente dans les forêts installées sur limons de p
ou de fonds de dolines. Cette sous-association semble devenir plus fréquente et moins exigeante vis-à-vis des conditions édaphiques à partir de 700 m d'altitude (principale-

ment sur écorce de hêtre).

9.2.5.3. Sous-association *tortelletosum subass. nov.* (Tab. V, rel.17-29)

Espèces différentielles : *Neckera complanata, Tortella tortuosa, Ctenidium molluscum, Homalothecium sericeum, Anomodon attenuatus.*

Cette sous-association "calcicole" présente de nettes affinités avec le *Neckerion complanatae,* bien qu'elle ne côtoie que rarement le *Neckero-Anomodontetum homalietosum.* La présence d'espèces réputées saxicoles *(Tortella tortuosa, Ctenidium molluscum)* dans ce groupement épiphytique peut paraître surprenante; elle s'explique vraisemblablement par une concentration élevée dans l'écorce d'éléments minéraux en provenance du sol (ou du sous-sol ?) riche en calcaire.

L'*Homalio-Isothecietum tortelletosum* se rencontre principalement dans les hêtraies ou les chênaies-charmaies calcicoles thermophiles, de pente ou de plateau. Il peut s'observer assez fréquemment dans d'autres situations : il apparaît çà et là dans des stations mésoneutrophiles à acidoclines de plateau, où domine l'*Homalio-Isothecietum typicum,* pour peu que les horizons profonds du sol renferment du calcaire actif (même si la végétation herbacée, explorant uniquement les horizons superficiels, présente un caractère acidocline, voire mésoacidophile !).

Localisation des relevés - Espèces accidentelles (annexe du tableau V)

Rel.1 : Liesle, Bois du Chânois; tronc de *Quercus petraea*, diam. 50 cm, ht. 0,1,-0,6 m. *Rel.2* : Besançon, forêt de Chailluz; tronc de *Carpinus betulus* dans fond de doline, diam. 40 cm, ht. 0,1-0,5 m. *Rel.3* : Chassagne-Saint-Denis, la Barode; tronc de *Fagus sylvatica*, diam. 60 cm. ht. 0,1-0,3 m. *Rel.4* : Rioz, l'Ermite; tronc de *Quercus robur*, diam. 90 cm, ht. 0,2-1,5 m. *Rel.5* : Montferrand-le-Château, Bois de Montferrand; tronc de *Quercus petraea*, diam. 100 cm, ht. 0,5-1,5 m. *Rel.6* : La Vèze, Bois d'Aglans; tronc de *Quercus petraea*, diam. 70 cm, ht. 0-1,5 m. *Rel.7* : Pouilley-les-Vignes, Bois de la Chaille; tronc de *Quercus petraea*, diam. 100 cm, ht. 0,1-0,4 m. *Rel.8* : Montferrand-le-Château, Bois de Montferrand; tronc de *Quercus petraea*, diam. 80 cm, ht. 0,1-1,5 m. *Rel.9* : Montfaucon, Bois des Rattes; tronc de *Quercus petraea*, diam. 80 cm, ht. 0,1-0,6 m. *Rel.10* : Rosières-sur-Barbèche, sous Chapelle de la Roche; tronc de *Fagus sylvatica*, diam. 70 cm, ht. 0-1 m. *Rel.11* : Saône, Bois du Petit Frêne; tronc de *Fraxinus excelsior*, diam. 40 cm, ht. 0-0,4 m. *Rel.12* : Besançon, forêt de Chailluz; tronc de *Quercus robur*, diam. 60 cm, ht. 0-0,6 m. *Rel.13* : Besançon, les Tilleroyes; tronc de *Quercus petraea*, diam. 100 cm, ht. 0-0,5 m. *Rel.14* : Flagey, Bois des Rappes; tronc de *Quercus petraea*, diam. 50 cm, ht. 0-1 m. *Rel.15* : Noirefontaine, l'Oeil de Boeuf; racines de *Fagus sylvatica*, à la surface du sol. *Rel.16* : Chassagne-Saint-Denis, la Barode; tronc de *Quercus petraea*, diam. 60 cm, ht. 0,2-0,6 m. *Rel.17* : Thoraise, sur le Mont; tronc de *Quercus petraea*, diam. 80 cm, ht. 0-0,5 m. *Rel.18* : Aveney, Rocher de Valmy; tronc d'*Acer opalus*, diam. 80-cm, ht. 0-0,3 m. *Rel.19* : Besançon, forêt de Chailluz; tronc de *Quercus petraea*, diam. 60 cm, ht. 0,5-1,5 m. *Rel.20* : Fourg, Bois de la Côte; tronc de *Quercus petraea*, diam. 50 cm, ht. 0,1-1m. *Rel.21* : Pont-de-Roide, Crêt des Roches; tronc de *Quercus petraea*, diam. 30 cm, ht. 0-0,5 m. *Rel.22* : Chassagne-Saint-Denis, Bois de Curasson; base troncs de *Quercus petraea, Acer opalus, Carpinus betulus*, diam. 20-30 cm. *Rel.23* : Rosières-sur-Barbèche, sous Chapelle de la Roche; tronc de *Quercus petraea*, diam. 30 cm, ht. 0-0,9 m. *Rel.24* : Flagey, Bois des Rappes; tronc d'*Acer opalus*, diam. 60 cm, ht. 0,1-0,6 m. *Rel.25* : Sancey-le-Long, Forêt du Chânois et des Epesses; tronc de *Quercus petraea*, diam. 40 cm, ht. 0.1-0,4 m. *Rel.26* : Villars-sous-Dampjoux, Côte de Varjoulot; tronc de *Quercus petraea*, diam. 60 cm, ht. 0-0,4 m. *Rel.27* : Tarcenay, Bois l'Essart; tronc de *Quercus robur*, diam. 80 cm, ht.0,1-0,5 m. *Rel.28* : Tarcenay, Bois l'Essart; tronc de *Quercus petraea*, diam. 40 cm, ht. 0-0,4 m. *Rel.29* : Epeugney, Bois des Cordées; tronc de *Quercus petraea*, diam. 80 cm, ht. 0,2-0,6 m.

Espèces accidentelles : *Rel.4 : Mnium undulatum (+). Rel.8 : Metzgeria conjugata (1.1). Rel.10 : Bryum capillare (+). Rel.17 : Porella platyphylla (+). Rel.26 : Fissidens cristatus (+.2).*

9.2.6. *Frullanio tamarisci - Neckeretum crispae* (Pilous 61) *emend.* (Tab. VI)

Lit. : BARKMAN 1958. DUVIGNEAUD 1942. HERZOG & HÖFLER 1944. JEŽEK & VONDRAČEK 1962. MICKIEWICZ 1965. OCHSNER 1928. PHILIPPI 1965a, 1972 & 1983. PILOUS 1961. SMARDA 1947.

Syn. : *Drepanietum filiformis neckerosum crispae* et *antitrichosum curtipendulae* Ochsner 28 *p.p.*
Antitrichietum curtipendulae (Frey & Ochsner 26) Barkman 58 *p.p.*
Antitrichia curtipendula-unionen *(Antitrichietum)* V.Krus.45 *p.p.*
Neckeretum crispae Herzog & Höfler 44 *p.p.*
Neckeretum crispae Smarda 47 (*in* JEŽEK & VONDRAČEK 1962) *p.p.*
Frullanio-Neckeretulum crispae Pilous 61 *p.p.*
? Neckereto-Isothecietum myosuroidis isothecietosum vivipari (Barkman 49) Barkman 58 *p.p.*

Composition floristique - Physionomie

Espèces caractéristiques d'association : *Frullania tamarisci, Neckera crispa.*
Espèces différentielles d'association : *Neckera complanata, Loeskeobryum brevirostre.*
Espèces constantes : *Frullania tamarisci, Neckera crispa, Neckera complanata, Isothecium myurum, Hypnum cupressiforme.*
Espèces dominantes : *Frullania tamarisci, Neckera crispa,*

Hypnum cupressiforme var. *uncinatum*, *Antitrichia curtipendula*.

Les groupements dominés par *Neckera crispa* ont été souvent décrits dans la littérature et classés de façon très variable. Il est vrai que la sociologie de cette espèce, qui peut former des peuplements monospécifiques étendus, est assez problématique. Nos observations dans le Jura nord-occidental nous amènent à considérer qu'elle présente deux optimums phytosociologiques : le *Frullanio-Neckeretum crispae*, essentiellement épiphytique (bien que PILOUS 1961 le définisse comme saxicole !), et le *Porello laevigatae-Neckeretum crispae*, plus spécifiquement épilithique. Cette première association est floristiquement proche de l'*Homalio-Isothecietum*, et nous la rangeons pour cette raison dans l'*Isothecion myosuroidis* Barkman 58.
L'association, bien individualisée, est facilement reconnaissable par son exubérance : le recouvrement est toujours de 100%, la physionomie du groupement étant caractérisée par les "manchons" épais des *Neckera* sur lesquels s'appliquent les colonies "épibryophytiques" cuivrées de *Frullania tamarisci*.

Répartition - Ecologie.

Le *Frullanio-Neckeretum crispae* est assez rare dans la région étudiée. Il se localise dans deux catégories de stations qui paraissent bien différentes, voire opposées écologiquement : les chênaies pubescentes et autres forêts thermoxérophiles d'une part, et des hêtraies ou érablières fraîches et ombragées d'autre part (voir sous-associations).

L'association, à affinités montagnardes, se rencontre sur les faisceaux du Premier Plateau, ainsi qu'au niveau des reculées et vallées encaissées qui entament les plateaux; elle est en revanche très rare dans la basse vallée du Doubs et le faisceau de Quingey.

9.2.6.1. Sous-association ***typicum*** *subass. nov.* (Tab. VI, rel.1-13)

Très proche floristiquement de la suivante, cette

sous-association colonise la partie inférieure des troncs (surtout de *Quercus pubescens*, mais elle semble indifférente à la rugosité de l'écorce), de diamètre variable (entre 5 et 30 cm), à moins d'un mètre au-dessus de la surface du sol, dans des forêts thermoxérophiles (essentiellement chênaies pubescentes, parfois aussi tiliaies-érablières thermophiles), liées à des corniches calcaires ensoleillées.

9.2.6.2. Sous-association ***antitrichietosum*** *subass. nov.* (Tab. VI, rel.14-19)

Espèce différentielle : *Antitrichia curtipendula*.

Cette sous-association hygrosciaphile, à affinités nettement montagnardes, peut être relevée au fond de certaines reculées et vallées encaissées (reculée de Valbois, vallée du Dessoubre...), où elle est exubérante, ainsi que sur des versants d'ubac frais et ombragés. Contrairement à la sous-association précédente, celle-ci peut "remonter" depuis la base jusqu'à la partie moyenne des troncs et même sur les branches des arbres et des arbustes (diamètre 2-50 cm, hauteur jusqu'à plus de 5 m). Les "manchons", dans la constitution desquels *Antitrichia curtipendula* joue un rôle important, sont très envahissants dans les stations à hygrométrie élevée. Ils concurrencent fortement les associations du *Frullanion dilatatae*.

Localisation des relevés - Espèces accidentelles (annexe du tableau VI)

Rel.1 : Chassagne-Saint-Denis, Bois de Curon; tronc de *Quercus pubescens*, diam. 20 cm, ht. 0-0,3 m. *Rel.2* : Chassagne-Saint-Denis, Bois de Curon; basses branches de *Juniperus communis* dans chênaie pubescente. *Rel.3* : Soulce-Cernay, le Saussy; tronc de *Quercus pubescens*, diam. 20 cm, ht. 0,1-0,6 m. *Rel.4* : Flagey, Bois des Rappes; tronc de *Quercus pubescens*, diam. 15 cm, ht. 0,1-0,3 m. *Rel.5* : Chassagne-Saint-Denis, Bois de Curon; tronc de *Quercus petraea*, diam. 30 cm, ht. 0,1-0,4 m. *Rel.6* : Mouthier, Gorges de Noailles; tronc de *Fagus sylvatica*, diam. 30 cm, ht. 0-0,5 m. *Rel.7* : Soulce-Cernay, le Saussy; tronc de *Quercus pubescens*, diam. 15 cm, ht. 0,1-0,4 m. *Rel.8* : Rouhe, le Moulin Neuf; tronc de *Carpinus betulus*, diam. 15 cm, ht. 0,1-0,6 m. *Rel.9* : Laissey, Mont Souvance; tronc de *Quercus pubescens*, diam. 20 cm, ht. 0,1-0,3 m. *Rel.10* : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; tronc de *Tilia platyphyllos*, diam. 30 cm, ht. 0,1-1 m. *Rel.11* : Nans-sous-Sainte-Anne, Bois de Falouse; tronc de *Quercus petraea*, diam. 30 cm, ht. 0,1-0,6 m. *Rel.12* : Chassagne-Saint-Denis, Bois de Curon; tronc de *Quercus pubescens*, diam. 15 cm, ht. 0,1-0,3 m. *Rel.13* : Laissey, cascade du Rougnon; racines de *Tilia platyphyllos*, en contact du rocher. *Rel.14* : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; troncs de *Carpinus betulus* et *Fraxinus excelsior*, diam. 10-30 cm, ht. 1-3 m. *Rel.15* : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; troncs et branches de *Corylus avellana*, diam. inf. à 10 cm, ht. 0,2-1,5 m. *Rel.16* : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; branches de *Corylus avellana*, ht. 2-4 m. *Rel.17* : Noirefontaine, l'Oeil de Boeuf; branches mortes à la base d'un buisson de *Corylus avellana*. *Rel.18* : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; branches de *Taxus baccata*, ht. 1-3 m. *Rel.19* : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; tronc de *Fagus sylvatica*, diam. 50 cm, ht. 0,3-1,5 m.

Espèces accidentelles : *Rel.1* : *Thuidium recognitum* (+.2). *Rel.6* : *Ctenidium molluscum* (+.2). *Rel.7* : *Rhytidiadelphus triqueter* (+). *Rel.14* : *Brachythecium rutabulum* (+.2). *Rel.15* : *Brachythecium salebrosum* (+.2). *Rel.19* : *Mnium undulatum* (+).

9.2.7. *Orthodicrano montani - Hypnetum filiformis* Wisn.30 (Tab. VII)

Lit. : BARKMAN 1958. VON HÜBSCHMANN 1976. VON KRUSENSTJERNA 1945. PHILIPPI 1972, 1974 & 1979. ŞTEFUREAC 1941. VADAM 1981. WILMANNS 1962. WIŚNIEWSKI 1930.

Syn. : Association à *Drepanium cupressiforme* var. *filiforme* et *Orthodicranum montanum* Wisniewski 30
Asociaţia cu *Orthodicranum montanum* Ştefureac 41 *p.p.*
Ptilidietum V.Krus.45 *p.p.*
Scopario-Hypnetum filiformis Subunion nach *Cladonia digitata* Wilmanns 62
Dicrano-Hypnetum cupressiformis orthodicranetosum Philippi 72
Dicranum viride-Bestände Philippi 72
Dolichotheca seligeri-Gesellschaft Philippi 72
Dicranum viride-Gesellschaft Philippi 79

Composition floristique - Physionomie

Espèce caractéristique d'association : *Orthodicranum montanum.*
Espèces constantes : *Orthodicranum montanum, Dicranum scoparium, Hypnum cupressiforme* (var. *uncinatum*, var. *filiforme*, etc.).
Espèces dominantes : *Hypnum cupressiforme, Orthodicranum montanum.*

Cette association paucispécifique (nombre spécifique moyen voisin de 5) est essentiellement composée d'Hypnacées, de Dicranacées et de Lichens fruticuleux. Proche des associations muscinales saprolignicoles, elle se range logiquement dans le *Dicrano-Hypnion filiformis* Barkm.58.

Répartition - Ecologie

L'*Orthodicrano-Hypnetum* semble largement distribué dans toute l'Europe continentale. Dans notre dition, il est assez fréquent sur les plateaux, mais encore mieux développé dans la zone inférieure, particulièrement dans la vallée du Doubs (anciennes terrasses alluviales de l'Aar-Doubs). Il ne s'observe guère que dans les forêts acidophiles dont le sol est dépourvu de calcaire. Il préfère les écorces acides des troncs âgés (hêtre, bouleau, charme), bien que dans les forêts franchement acidophiles, il s'accomode très bien des écorces de *Quercus petraea*. En altitude (au-dessus de 1000 m environ), des groupements analogues, mais plus riches (avec *Ptilidium pulcherrimum, Paraleucobryum sauteri*, etc.) colonisent même l'écorce des troncs de résineux (observations personnelles inédites dans le Jura Gessien). Le diamètre des troncs est généralement supérieur à 40 cm; la hauteur excède rarement 1,5 m. Une sous-association (*dolichothecetosum*) est principalement saprolignicole.

9.2.7.1. Sous-association *typicum subass. nov.* (Tab. VII, rel.5-11)

Cette sous-association acidophile se développe sur les troncs vivants de *Fagus sylvatica, Betula pendula, Quercus petraea,* mais aussi parfois sur les souches pourrissantes (bois et écorce) relativement sèches.

9.2.7.2. Sous-association *dolichothecetosum subass. nov.* (Tab. VII, rel.1-4)

Espèces différentielles : *Dolichotheca seligeri, Tetraphis pellucida.*

Moins exigeantes quant aux conditions édaphiques stationnelles que les deux autres, cette sous-association est assez fréquente sur les troncs pourrissants (de chêne

ou de hêtre), dans les forêts acidoclines à acidophiles, ou même mésoneutrophiles, voire calcicoles ; cette tolérance vis-à-vis de l'acidité du sol est de plus en plus évidente à mesure que l'on s'élève en altitude (phénomène de compensation climatique ?).

L'*Orthodicrano-Hypnetum dolichothecetosum* peut, plus rarement, se rencontrer sur des troncs âgés de *Betula pendula* (voir rel.4).

Cette sous-association assure la transition avec les groupements du *Blepharostomion*; elle est assez proche floristiquement, en effet, du *Lophocoleo-Dolichothecetum seligeri*.

9.2.7.3. Sous-association *dicranetosum viridis* (Philippi 72) *subass. nov.* (Tab. VII, rel.12-22)

Espèce différentielle : *Dicranum viride*.

Cette troisième sous-association apparaît plus spécifiquement liée aux forêts mésoacidophiles à légèrement acidophiles. Elle se développe normalement sur les troncs âgés de *Fagus sylvatica* ou de *Carpinus betulus* (à écorce lisse), mais elle peut coloniser parfois l'écorce rugueuse de *Quercus petraea* dans les mêmes stations. Nous ne l'avons jamais observée ni sur les troncs de bouleau, ni sur le bois mort.

Son centre de gravité semble être situé dans l'étage collinéen (en dessous de 400 m d'altitude), mais nous l'avons observée ponctuellement jusqu'à 750 m (Domprel).

Localisation des relevés - Espèces accidentelles (annexe du tableau VII)

Rel.1 : Villars-sous-Dampjoux, Côte de Varjoulot; souche pourrissante de chêne. *Rel.2* : Montferrand-le-Château, Bois de Montferrand; souche pourrissante de chêne. *Rel.3* : Montfaucon, Bois des Rattes; souche pourrissante de chêne. *Rel.4* : Liesle, Bois du Chânois; tronc de *Betula pendula*, diam. 60 cm, ht. 0-0,3 m. *Rel.5* : Saône, Bois du Petit Frêne; tronc de *Betula pendula*, diam. 40 cm, ht. 0,3-1 m. *Rel.6* : Saône, Bois du Petit Frêne; tronc de *Betula pendula*, diam. 50 cm, ht. 0,2-1 m. *Rel.7* : Montferrand-le-Château, Bois de Montferrand; souche pourrissante de chêne. *Rel.8* : Pouilley-les-Vignes, Bois de la Chaille; tronc de *Quercus petraea*, diam. 35 cm, ht. 0,2-2 m. *Rel.9* : Pouilley-les-Vignes, Bois de la Chaille; tronc de *Fagus sylvatica*, diam. 60 cm, ht. 0-0,3 m. *Rel.10* : Besançon, les Tilleroyes; tronc de *Fagus sylvatica*, diam. 50 cm, ht. 0-0,2 m et base des racines. *Rel.11* : Valentigney, Bois de Belchamp; tronc de *Fagus sylvatica*, diam. 80 cm, ht.0,2-1,5 m. *Rel.12* : Valentigney, Bois de Belchamp; tronc de *Carpinus betulus*, diam. 40 cm, ht. 0,2-0,8 m. *Rel.13* : Besançon, les Tilleroyes; tronc de *Quercus petraea*, diam. 70 cm, ht. 0,2-0,8 m. *Rel.14* : Besançon, les Tilleroyes; tronc de *Quercus petraea*, diam. 80 cm, ht. 0,2-1 m. *Rel.15* : Besançon, les Tilleroyes; tronc de *Fagus sylvatica*, diam. 100 cm, ht. 0-0,5 m. *Rel.16* : La Vèze, Bois d'Aglans; tronc de *Fagus sylvatica*, diam. 60 cm, ht. 0,2-1,5 m. *Rel.17* : Besançon, les Tilleroyes; tronc de *Fagus sylvatica*, diam. 80 cm, ht. 0,1-0,6 m. *Rel.18* : Pirey, Bois de la Chaille; tronc de *Fagus sylvatica*, diam. 50 cm, ht. 0,2-1,5 m. *Rel.19* : La Vèze, Bois d'Aglans; tronc de *Fagus sylvatica*, diam. 90 cm, ht. 0,1-0,6 cm. *Rel.20* : La Vèze, Bois d'Aglans; tronc de *Fagus sylvatica*, diam. 100 cm, ht. 0,2-0,9 m. *Rel.21* : La Vèze, Bois d'Aglans; tronc de *Fagus sylvatica*, diam. 100 cm, ht. 0,3-1,8 m. *Rel.22* : Montferrand-le-Château, Bois de Montferrand; tronc de *Fagus sylvatica*, diam. 80 cm, ht. 0,1-0,5 m.

Espèces accidentelles : *Rel.3* : *Nowellia curvifolia* (+). *Rel.5* : *Polytrichum formosum* (+).

9.2.8. Groupements du *Blepharostomion* (Stef.41) Barkm.58 (Tab. VIII)

Lit. : BARKMAN 1958. VON HÜBSCHMANN 1976. JEŽEK & VONDRÁČEK 1962. KOPPE 1955. LECOINTE 1975. MARSTALLER 1980a & 1983b. NEUMAYR 1971. PHILIPPI 1965a, 1965b & 1972. ŞTEFUREAC 1941. ŞTEFUREAC, POPESCU & LUNGU 1959. VADAM 1981. WILMANNS 1966. WIŚNIEWSKI 1930.

Dans la frange altitudinale concernée par notre dition, les groupements muscinaux saprolignicoles sont rares et mal développés. Les associations du *Blepharostomion* décrites dans ce paragraphe sont beaucoup plus répandues, et mieux caractérisées, à partir de 800 m (sauf peut-être le groupement à *Orthodicranum flagellare*).

Elles sont liées à un mésoclimat (ou à un microclimat) relativement humide, ce qui explique leur localisation optimale dans l'étage montagnard (au-dessus de 500 m), ou plus bas dans des stations à hygrométrie importante (chênaies pédonculées, versants froids des reculées, etc.).

9.2.8.1. Groupement à *Orthodicranum flagellare* prov. (Tab. VIII, rel.1-2)

Caractérisé par *Orthodicranum flagellare*, ce groupement provisoire est rare dans la région étudiée. Il est assez proche floristiquement de l'*Orthodicrano montani-Hypnetum filiformis*. Il est d'ailleurs intéressant de noter qu'*Orthodicranum flagellare* entre dans la composition de l'"association à *Drepanium cupressiforme* var. *filiforme* et *Orthodicranum montanum*" de WIŚNIEWSKI (1930) ! Ce groupement est sans doute identique au *Scopario-Hypnetum filiformis orthodicranetosum flagellaris* décrit en Brenne par LECOINTE (1975).

Sa répartition dans notre dition semble limitée à l'étage collinéen (altitude inférieure à 450 m). Nous ne l'avons rencontré que dans des stations marnicoles de chênaies pédonculées (large dépression ou plateau), sur des souches pourrissantes de *Quercus robur*.

9.2.8.2. *Lophocoleo - Dolichothecetum seligeri* Philippi 65 (Tab. VIII, rel.3-6)

Espèce caractéristique d'association : *Dolichotheca seligeri.*

Cette association, sans doute distribuée dans toute l'Europe continentale, est toujours pauvre en espèces et souvent fragmentaire dans notre dition. Elle peut se rencontrer dans une gamme assez étendue de stations forestières, surtout au-dessus de 500 m d'altitude, sur des souches ou troncs pourrissants (écorcés) de différentes essences feuillues (surtout *Fagus sylvatica*).

9.2.8.3. *Riccardio - Nowellietum curvifoliae* (Koppe 55) Philippi 65 (Tab. VIII, rel.7-11)

Espèces caractéristiques d'association : *Nowellia curvifolia, Riccardia palmata.*
Espèces constantes : *Nowellia curvifolia, Lophocolea heterophylla, Hypnum cupressiforme* var. *uncinatum.*
Espèces dominantes : *Nowellia curvifolia, Lophocolea heterophylla.*

Cette association est beaucoup mieux développée au-dessus de 800 m d'altitude, sur le bois pourrissant de résineux. Néanmoins, on peut la rencontrer assez fréquemment, quoique souvent fragmentaire, beaucoup plus bas, à la faveur de mésoclimats stationnels favorables (hygrométrie élevée des stations d'ubac ou de fonds de vallons encaissés), et ceci même sur des bois morts décortiqués de feuillus (*Fagus sylvatica, Acer pseudoplatanus*).

Le "*Nowellia-Aneura palmata*-Sozion" décrit (hélas sans relevé publié) par KOPPE (1955) en Bavière (sur bois pourrissant de résineux), et repris par PHILIPPI (1965b), est plus riche que le groupement que nous décrivons (présence de *Cephalozia media, Riccardia latifrons, Ptilidium pulcherrimum*). Ce dernier représente donc une forme appauvrie de l'association.

Il faut signaler ici la présence exceptionnelle à la limite altitudinale supérieure de notre dition du *Lepidozio-Tetraphidetum pellucidae* (Barkm.58) Maurer 61, association du *Tetraphidion* V.Krus.45 (alliance dont l'individualisation par rapport au *Blepharostomion* nous paraît *par ailleurs* discutable !), caractérisée par *Tetraphis pellucida* et *Lepidozia reptans.*

Localisation des relevés (annexe du tableau VIII)

Rel.1 : Liesle, la Fassure-Bois; souche pourrissante de *Quercus robur*. *Rel.2* : Champlive, Bois de Vuillorbe; souche pourrissante de *Quercus robur*. *Rel.3* : Valentigney, Bois du Vernois; souche pourrissante de chêne. *Rel.4* : Chassagne-Saint-Denis, Bois Barmaud; souche pourrissante de hêtre. *Rel.5* : Nods, le Dérochoir; tronc pourrissant d'*Acer pseudoplatanus*. *Rel.6* : Pierrefontaine-lès-Blamont, le Lomont; souche pourrissante de hêtre. *Rel.7* : Montfaucon, Côte d'Arbais; souche pourrissante de hêtre. *Rel.8* : Villars-Sous-Dampjoux, sous Aux Porcs; tronc pourrissant d'*Acer pseudoplatanus*. *Rel.9* : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; tronc pourrissant de hêtre. *Rel.10* : Sancey-le-Long, reculée de la Baume; tronc pourrissant d'*Acer pseudoplatanus*. *Rel.11* : Cour-Saint-Maurice, Bois des Chenaux; tronc pourrissant d'*Abies alba*.

9.2.9. Groupements du *Bryo - Brachythecion* Lecointe 75

Il nous faut signaler, bien qu'ils aient peu retenu notre attention, certains groupements très fragmentaires, dont l'individualisation n'est pas certaine (fragments d'autres associations ?), qui peuvent se ranger dans l'alliance créée par LECOINTE (1975), le *Bryo-Brachythecion*, caractérisée, d'après cet auteur, par : *Bryum capillare, Brachythecium rutabulum, Amblystegium serpens, Aulacomnium androgynum.*

Le plus fréquent est le groupement à *Brachythecium rutabulum* et *Mnium punctatum prov.*, que l'on peut observer çà et là sur les troncs pourrissants (avec ou sans écorce) de feuillus. Certaines espèces de Champignons "coriaces" peuvent participer au groupement (*Cyathus hirsutus, Xylaria hypoxylon, X. polymorpha...*). Celui-ci se rapproche de l'*Hypno-Xylarietum* décrit par PHILIPPI (1965b) dans le sud de la Forêt Noire.

Nous donnons à titre d'exemple un relevé de ce groupement.
Localisation : Bois de Montferrand-le-Château; tronc pourrissant dans fond de vallon; mars 1983; altitude 240 m;

recouvrement 80%; *Brachythecium rutabulum 3.2, Mnium punctatum 2.2, Brachythecium populeum 1.2, Hypnum cupressiforme uncinatum 1.3, Lophocolea heterophylla +.2, Oxyrrhynchium praelongum +.2, Cyathus hirsutus +.*

Le groupement à *Leucobryum glaucum prov.*, proche du *Leucobryo-Cladonietum coniocraeae* Lecointe 75, se rencontre sur les souches pourrissantes (en état de décomposition avancée) dans les forêts acidophiles de l'étage collinéen.

Le relevé suivant montre les affinités de ce groupement avec l'*Orthodicrano montani-Hypnetum* et surtout avec le *Dicranello heteromallae-Polytrichetum leucobryetosum.*
Localisation : Besançon, les Tilleroyes; souche très décomposée (noire) de chêne; mars 1983; altitude 320 m; recouvrement 70%; *Leucobryum glaucum 3.3, Hypnum cupressiforme (uncinatum & ericetorum)1.2, Polytrichum formosum +.2, Dicranum scoparium +.2, Bryum capillare +.2.*

9.3. ASSOCIATIONS EPILITHIQUES

Les groupements muscinaux des rochers calcaires d'une partie de notre dition (Pays de Montbéliard) ont fait l'objet d'une très récente monographie de la part de notre ami J.C. VADAM (1983b). Dans cet important travail phytosociologique, l'auteur donne une description détaillée de la plupart des associations que nous avons pu reconnaître dans le Jura nord-occidental. Pour cette raison, nous insisterons surtout ici sur les groupements pour lesquels nous avons réuni des informations originales; nous ferons de fréquentes références à la publication de VADAM pour les autres associations, pour lesquelles une nouvelle étude détaillée était superflue.

Nous avons pu reconnaître 21 communautés muscinales (ou essentiellement muscinales, les espèces de Lichens étant généralement négligées ici) épilithiques intraforestières, que nous avons regroupées en 16 associations.

Cette grande variété de communautés, qui peut étonner les non-spécialistes, s'explique naturellement par l'extrême diversité des biotopes saxicoles. Toutes, pourtant, sont liées à un substrat rocheux calcaire, les rochers siliceux étant absents de notre dition. Les principaux facteurs écologiques sources de variations floristiques peuvent être sommairement analysés de la manière suivante :

1) Les caractères pétrographiques et physico-chimiques du calcaire (calcaires sublithographique, compact, oolithique, ferrugineux, marneux, tuf, etc.); bien que ces caractères puissent paraître importants *a priori*, ils ne jouent, sauf exceptions, qu'un rôle accessoire dans le déterminisme des associations muscinales épilithiques.

2) Les facteurs mésoclimatiques stationnels, et surtout l'humidité atmosphérique, se révèlent être en revanche très sélectifs; le mésoclimat stationnel est en relation directe avec la géomorphologie à l'échelle de la station forestière : situation topographique, exposition, etc. Bien que les stations fraîches et ombragées, à hygrométrie élevée, soient très favorables au développement - souvent exubérant - de certaines communautés bryophytiques, d'autres coloniseront électivement les rochers ensoleillés et très secs, formant parfois des peuplements tout aussi exubérants !

3) Les paramètres microclimatiques, à l'échelle de microhabitats particuliers, peuvent modifier considérablement les conditions induites par le mésoclimat stationnel; ils jouent donc un rôle sélectif déterminant. Parmi les facteurs "primaires" concernés, on peut citer, dans un ordre d'importance décroissante : l'éclairement (souvent facteur limitant en sous-bois !), l'hygrométrie, la température, et les variations nycthémérales de ceux-ci. Notons que l'exposition de la surface rocheuse colonisée, sans rapport avec l'exposition générale de la station, est celle que

nous avons fait figurer dans la localisation des relevés (annexes des tableaux).

4) La microtopographie joue un rôle encore plus fondamental :
   - L'inclinaison du support lithique, ou pente, est un paramètre intéressant à considérer; il convient de distinguer les surfaces concaves ou convexes, horizontales à légèrement inclinées (pente inférieure à 30°), inclinées (entre 30 et 70°) subverticales à verticales (entre 70 et 90°), surplombantes (pente supérieure à 90°). C'est cette pente (et non la pente générale du versant) que nous avons reportée dans les annexes des tableaux.
   - La hauteur par rapport à la surface du sol, même si ce paramètre est moins important que dans le cas des groupements épiphytiques, permet de distinguer différentes situations : pierres au ras du sol, parois rocheuses à la base d'une falaise ou de blocs éboulés, partie médiane (mi-hauteur) d'une falaise, partie culminale d'une falaise ou d'un bloc rocheux, etc.

5) La présence d'une mince couche d'humus ou d'argile à la surface du rocher est également un facteur important. On distingue classiquement les "types biologiques" de bryophytes saxicoles en fonction de ce critère :
   - Les *épilithes s. str.* colonisent la pierre "nue" (ou presque !), se comportant en véritables pionnières; elles supportent pour la plupart des conditions de sécheresse prolongées, grâce à des adaptations morphophysiologiques particulières (il s'agit principalement de Mousses acrocarpes pulvinées).
   - Les *exochomophytes* sont installées sur une mince couche d'humus ou/et d'argile recouvrant la surface du calcaire; on compte parmi elles de nombreuses Mousses pleurocarpes (souvent à rameaux aplatis) ou acrocarpes.
   - Les *chasmophytes* se développent sur l'argile (ou l'humus, souvent imprégné de calcaire pulvérulent) qui remplit les fissures des rochers.

6) Les conditions d'humidité locale (suintements, ruissellements) viennent modifier sensiblement le peuplement muscinal des rochers calcaires.

Les variations des conditions de milieu au niveau des différents microhabitats épilithiques sont plus ou moins "tamponnées" par la couverture arborescente. Cette action des facteurs "endogènes" à l'intérieur de la biogéocoenose explique que, contrairement à une idée reçue largement répandue, la quasi-totalité des groupements épilithiques intraforestiers décrits ici ne se retrouve pas en dehors du milieu forestier. Cette remarque importante montre une fois de plus le caractère arbitraire et artificiel du découpage de la végétation muscinale intraforestière en "strate muscinale de l'association forestière", groupements "dépendants" et "indépendants". Seules les phytocoenoses forestières à strate arborescente "ouverte" (chênaies pubescentes...) peuvent renfermer des associations héliophiles extraforestières. A l'inverse, il est concevable (bien que nous ne l'ayons personnellement pas observé dans notre dition) que certaines gorges très profondes et étroites, voire certaines grottes, bien que dépourvues de couvert arborescent, entretiennent l'existence de groupements analogues à certaines associations intraforestières, en raison de convergences mésoclimatiques; dans ce cas, rien n'empêcherait de rapprocher ces phytocoenoses "asylvatiques" de certaines coenassociations de type érablière psychrophile !

Les associations bryophytiques épilithiques calcicoles ont fait l'objet de nombreux travaux, notamment en Allemagne et dans les Pays de l'Est. Des synthèses partielles récentes ont été tentées (MARSTALLER 1979, 1890c...), qui se heurtent, comme c'est hélas souvent le cas en phytosociologie, d'une part à une connaissance très incomplète de la végéta-

tion de certaines régions (données absentes ou trop fragmentaires : beaucoup d'associations ont été à l'origine définies à partir d'un ou deux relevés !), et d'autre part à une certaine hétérogénéité du matériel disponible (technique des relevés, conception des syntaxons...). Néanmoins, le synsystème des associations muscinales épilithiques est aujourd'hui relativement bien établi. Les quelques innovations que nous apportons à celui-ci ne visent qu'à améliorer (provisoirement) la compréhension des groupements étudiés et ne constitue en aucun cas un essai de synthèse.

9.3.1. *Tortello - Ctenidietum mollusci* (Gams 27) Stodiek 37 (Tab. IX)

Lit. : BREUER 1968. DEMARET 1944. GAMS 1927. HÉBRARD 1973. HERTEL 1974. HERZOG & HÖFLER 1944. HÖFLER 1959. JEŽEK & VONDRÁČEK 1962. JOVET 1944. KOPPE 1955. MARSTALLER 1979 & 1980a. NEUMAYR 1971. PHILIPPI 1965a. PILOUS 1961. ȘTEFUREAC 1941. STODIEK 1937. VADAM 1983b.

Syn. : *Plagiopodietum oederi* Gams 27 (*in* NEUMAYR 1971)
Encalypta contorta-Tortella tortuosa-Ctenidium molluscum-Sozion Stodiek 37
Brachythecietum glareosi Demar.44 *p.p.*
Ctenidium molluscum-Lophozia barbata-Verband Herz. et Höfl. 44
Ctenidium molluscum-Scapania aspera-Verband Herz. et HÖfl.44
Scapanio-Ctenidietulum mollusci Pilous 61
Ctenidio-Plagiopetulum oederi Pilous 61
Ctenidietum mollusci (Smarda 47) Jež. et Vondr.62
Scapanietum asperae (Herz. et Höfl.44) Neumayr 71
Encalypto-Plagiopetum Hébrard 73

Composition floristique - Physionomie

Espèce différentielle d'association (?) : *Solorina saccata.*
Espèces constantes : *Ctenidium molluscum, Tortella tortuosa, Scapania aspera, Neckera crispa, Fissidens cristatus.*
Espèce dominante : *Ctenidium molluscum.*

Contrairement à l'avis de MARSTALLER (1979) entériné par VADAM(1983b), nous excluons de la définition du *Tortello-Ctenidietum mollusci* les éléments thermophotophiles que NEUMAYR distingue dans son *Ctenidio-Frullanietum tamarisci* (voir § 9.3.2.).

Ainsi défini, le *Tortello-Ctenidietum* ne possède aucune espèce caractéristique propre. Le Lichen *Solorina saccata* semble avoir son optimum dans cette association.

Répartition - Ecologie

En milieu forestier, le *Tortello-Ctenidietum* nous est apparu comme une association essentiellement montagnarde, et peu commune. Nous pensons que sa réputation de groupement "banal" tient surtout à une mauvaise définition : il ne faut pas confondre, en effet, le véritable *Tortello-Ctenidietum* avec les formes appauvries (groupements basaux dominés par *Ctenidium molluscum*) d'autres associations des *Ctenidietalia (Frullanio-Ctenidietum, Encalypto-Fissidentetum)* ou des *Neckeretalia (Cirriphylletum vaucheri , cf.* § 9.3.11.). Il est en outre beaucoup plus répandu dans la partie est de la dition (Lomont, etc.).

Les deux sous-associations du *Tortello-Ctenidietum*, d'après nos observations, représentent des peuplements d'exochomophytes et de chasmophytes sciaphiles, colonisant principalement les parois rocheuses ombragées, inclinées à verticales.

9.3.1.1. Sous-association *scapanietosum asperae* Marstal.79 (Tab. IX, rel.1-8)

Cette sous-association, rare à l'ouest du Lomont,

est apparemment la moins exigeante. *Scapania aspera* est constante dans nos relevés, mais elle est également fréquente dans la sous-association *plagiopetosum* ainsi que dans le *Frullanio-Ctenidietum*; cette espèce n'a donc pas, dans le Jura nord-occidental, valeur de différentielle de sous-association. La sous-association *typicum* décrite par VADAM (1983b) nous semble peu validable (forme appauvrie d'autres groupements). *Neckera crispa* est constante également, bien qu'exceptionnellement dominante.

9.3.1.2. Sous-association *plagiopetosum oederi* (Gams 27) Vadam 83 (Tab. IX, rel.9-18)

Espèces différentielles : *Plagiopus oederi, Thamnium alopecurum, Metzgeria conjugata, (Mnium undulatum).*

Le *Tortello-Ctenidietum plagiopetosum* est à la fois plus régulièrement distribué dans la dition (notamment dans la partie ouest de celle-ci) et plus localisé écologiquement que la précédente sous-association. Il montre une prédilection pour les stations d'érablières d'ubac, plus précisément la base des falaises exposées au nord, sur les parties inclinées à subverticales de celles-ci (pente 30 à 80°).

Localisation des relevés - Espèces accidentelles (annexe du tableau IX)

Rel.1 : Plaimbois-du-Miroir, la Roche du Miroir; rocher éboulé, expo. N, pente 60-90°. *Rel.2* : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; éboulis grossier substabilisé, expo. W, pente 30-80°. *Rel.3* : Saint-Hippolyte, Croix Bénéton; partie sup. falaise, expo. NE, pente 90°. *Rel.4* : Le Pissoux, le Châtelot; microfalaise, expo. SE, pente 90°. *Rel.5* : Rosières-sur-Barbèche, sous Chapelle de la Roche; pointement rocheux, expo W, pente 40-90°. *Rel.6* : Noirefontaine, l'Oeil de Boeuf; rocher calcaire en bas de pente, expo S, pente 90°. *Rel.7* : Lods, les Forges; microfalaise, expo. N, pente 50-90°. *Rel.8* : Plénise, Forêt de la Joux; lapiaz, parois verticales des blocs, pente 90°. *Rel.9* : Montfaucon, Combe de Maurivey; microfalaise, expo NE, pente 80-90°. *Rel.10* : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; racines et base tronc de *Tilia platyphyllos*, au fond du cirque, ht. 0-30 cm. *Rel.11* : Villars-sous-Dampjoux, sous Aux Porcs; sommet de la falaise, petits ressauts, expo. N, pente 30-80°. *Rel.12* : Mouthier, Gorges de Noailles; microfalaise irrégulière, expo. NNW, pente 40-80°. *Rel.13* : Bief, la Roche Fendue; petits replats base falaise, expo. N, pente 30-70°. *Rel.14* : Nods, le Dérochoir; replat base falaise, expo. N, pente 20-50°. *Rel.15* : Rurey, Bief de Vaux; base falaise, expo. N, pente 70-90°. *Rel.16* : Sancey-le-Long, reculée de la Baume; replats base falaise fond du cirque, expo. NW, pente 40-80°. *Rel.17* : Laissey, Cascade du Rougnon; base falaise, expo. N, pente 60-80°. *Rel.18* : Nods, le Dérochoir; replats base falaise, expo. N, pente 20-40°.

Espèces accidentelles : *Rel.1 : Hypnum cupressiforme (+). Rel.2 : Camptothecium lutescens (1.2). Rel.5 : Trichostomum brachydontium (+.2). Rel.9 : Oxyrrhynchium swartzii (+). Rel.11 : Plasteurhynchium striatulum (+). Rel.14 : Didymodon rubellus (1.2). Rel.16 : Pedinophyllum interruptum (+.2).*

9.3.2. *Frullanio tamarisci - Ctenidietum molluscum* Neumayr 71 *nom. inv.* (Tab. X)

Lit. : PILOUS 1961. NEUMAYR 1971. VADAM 1983b.

Syn. : *? Frullanio-Neckeretulum crispae* Pilous 61
Ctenidio-Frullanietum tamarisci Neumayr 71
Tortello-Ctenidietum sous-association à *Frullania tamarisci* Vadam 83

Composition floristique - Physionomie

Espèce caractéristique d'association : *Frullania tamarisci.*
Espèces différentielles d'association : *Hypnum cupressiforme (subsp. uncinatum, tectorum, elatum), Camptothecium lutescens, Dicranum scoparium, Rhytidium rugosum, Thuidium recognitum, Campylium chrysophyllum, Rhodobryum ontariense.*
Espèces constantes : *Ctenidium molluscum, Frullania tamarisci, Tortella tortuosa, Hypnum cupressiforme.*
Espèces dominantes : *Ctenidium molluscum, Hypnum cupressiforme.*

Le grand nombre d'espèces différentielles de ce syntaxon par rapport au *Tortello-Ctenidietum* est une raison suffisante pour justifier l'individualisation de ce groupement original au rang d'association. Cette distinction est d'ailleurs pleinement confirmée par des différences fondamentales dans le déterminisme écologique. Le nom donné par NEUMAYR (1971) a été inversé afin de répondre aux recommandations du Code de Nomenclature Phytosociologique (BARKMAN *et al.* 1976, recommandation 10C).

Le groupement de PILOUS (1961) est un syntaxon mal défini, intermédiaire entre le *Frullanio-Ctenidietum* et le *Frullanio-Neckeretum* que nous décrivons parmi les associations épiphytiques (*cf.* § 9.2.6.).

Répartition - Ecologie

Assez répandu, à toutes altitudes, mais surtout à

partir de 500 m, au niveau des stations de corniches ensoleillées, promontoires et éperons rocheux diversement exposés, avec toutefois une nette prédominance des expositions "chaudes" (S à SW), le *Frullanio-Ctenidietum* recouvre principalement la partie culminale des rochers, de faible inclinaison (optimum entre 10 et 40°).

Localisation des relevés - Espèces accidentelles (annexe du tableau X)

Rel.1 : Montferrand-le-Château, Château; petit rocher, expo. S, pente 10-50°. *Rel.2 :* Mouillevillers, sous le Fondereau; piton rocheux en surplomb, expo. SSW, pente 10-60°. *Rel.3 :* Mouthier, prox. Cascade du Syratu; rocher éboulé sous falaise, expo. S, pente 10-30°. *Rel.4 :* Baume-les-Dames, Fente de Babre; éperon rocheux en surplomb, expo. SW, pente 0-30°. *Rel.5 :* Bief, la Roche Fendue; rochers sur crête dans chênaie pubescente, expo. S, pente 0-40°. *Rel.6 :* Flagey, Bois des Rappes; petits rochers au sol dans chênaie pubescente de corniche, expo. S, pente 20-30°. *Rel.7 :* Scey-en-Varais, reculée de Valbois; rochers éboulés sous falaise, expo. SW, pente 20-70°. *Rel.8 :* Chassagne-Saint-Denis, Bois de Curon; petits rochers au sol dans chênaie pubescente, expo. S, pente 10-40°. *Rel.9 :* Villars-sous-Dampjoux, Côte de Varjoulot; éperon rocheux en bordure de corniche dans chênaie pubescente, expo. S, pente 10-70°. *Rel.10 :* Chassagne-Saint-Denis, Bois de Curon; éperon rocheux en chênaie pubescente, expo. SSW, pente 0-70°. *Rel.11 :* Chassagne-Saint-Denis, Bois de Curon; racine de *Quercus pubescens* en surplomb sur éperon rocheux, expo. W. *Rel.12 :* Cléron, reculée de Noirvaux; rochers éboulés sous falaise, expo. S, pente 0-60°. *Rel.13 :* Rosières-sur-Barbèche, sous Chapelle de la Roche; talus de groise, expo. SW, pente 30°. *Rel.14 :* Laval-le-Prieuré, Aux Perrins; rochers en surplomb, expo. SW, pente 40-80°. *Rel.15 :* Noirefontaine, l'Oeil de Boeuf; rocher en surplomb, plus ou moins recouvert d'un humus noir, expo. S, pente 60°. *Rel.16 :* Chassagne-Saint-Denis, Bois Barmaud; lapiaz en arrière de la corniche, expo. N, pente 10-60°. *Rel.17 :* Villars-sous-Dampjoux, sous Aux Porcs; rochers sous la crête, expo. S, pente 10-70°. *Rel.18 :* Laissey, Cascade du Rougnon; piton rocheux en surplomb, expo. N, pente 60-80°. *Rel.19 :* Chassagne-Saint-Denis, Fontaine de Léry; rochers surplombant le chemin, expo. WNW, pente 50-90°. *Rel.20 :* Laval-le-Prieuré, Aux Perrins; rocher en surplomb, expo. SW, pente 50-90°.

Espèces accidentelles : *Rel.5 : Barbilophozia barbata (+), Rhodobryum roseum (+). Rel.6 : Entodon orthocarpus (+.2). Rel.7 : Neckera complanata (+). Rel.13 : Homalothecium sericeum (+), Tortula subulata (+.2). Rel.16 : Porella laevigata (+.2), Brachythecium salebrosum (+.2).*

9.3.3. *Encalypto streptocarpae - Fissidentetum cristati* Neumayr 71 (Tab. XI)

Lit. : MARSTALLER 1979. NEUMAYR 1971. PHILIPPI 1972. VADAM 1983a & 1983b.

Syn. : *Encalypta streptocarpa*-Gesellschaft Philippi 72
? Trichostomo crispuli-Fissidentetum cristati Marstal.79

Composition floristique - Physionomie

Espèces différentielles d'association : *Encalypta streptocarpa, Fissidens cristatus.*
Espèces constantes : *Encalypta streptocarpa, Fissidens cristatus, Pedinophyllum interruptum, Ctenidium molluscum.*
Espèces dominantes : *Encalypta streptocarpa, Fissidens cristatus, Pedinophyllum interruptum.*

Nous n'avons pu confirmer ici la validité (surtout en ce qui concerne leur déterminisme écologique !) des deux sous-associations provisoires de VADAM (sous-associations à *Trichostomum crispulum* et à *Trichostomum brachydontium).* Nous partageons l'opinion de cet auteur qui propose de regrouper cette association avec les suivantes dans un *Pedinophyllion interrupti* Vadam 83.

Répartition - Ecologie

L'*Encalypto-Fissidentetum* est commun dans toute la dition. Il se localise dans les fissures des parois calcaires verticales ombragées, ou dans des abris sous roche (anfractuosités des falaises), en exposition N à E le plus souvent.

Localisation des relevés (annexe du tableau XI)

Rel.1 : Larnod, Rocher de Valmy; fissures base falaise, expo. E. *Rel.2 :* Thoraise, sous Notre-Dame du Mont; fissures dans falaise verticale, expo. NE. *Rel.3 :* Montfaucon, Côte d'Arbais; abri sous roche base falaise, expo N, pente 90-100°. *Rel.4 :* Scey-en-Varais, reculée de Valbois; fissures sur paroi verticale d'un gros bloc éboulé, expo. NE. *Rel.5 :* Montfaucon, Combe de Maurivey; abri sous roche base falaise, expo. NE, pente 80-100°. *Rel.6 :* Noirefontaine, l'Oeil de Boeuf; anfractuosités d'une microfalaise, expo. SE, pente 80-90°.

9.3.4. *Encalypto streptocarpae - Weisietum crispatae* (Stodiek 37) *nom. corr. emend.* (Tab. XII)

Lit. : NEUMAYR 1971. STODIEK 1937. VADAM 1980.

Syn. : *Weisia crispata*-bzw. *Hymenostomum tortile*-Ass. Stodiek 37 *nomen ambiguum*
Weisietum crispatae (Stodiek 37) Neumayr 71
Hymenostometum tortilis (Stodiek 37) Neumayr 71
Groupement à *Aloina* et *Encalypta streptocarpa* Vadam 80

Composition floristique - Physionomie

Espèce caractéristique d'association : *Weisia crispata.*
Espèce différentielle d'association (?) : *Tortula subulata.*
Espèces constantes : *Weisia crispata, Encalypta streptocarpa.*
Espèces dominantes : *Weisia crispata, Encalypta streptocarpa, (Hymenostomum tortile).*

Cet *Encalypto streptocarpae-Weisietum crispatae* doit être bien distingué des *Weisietum crispatae* Marst.80 et *Weisietum tortilis* Marst.80 décrits par MARSTALLER (1980c, 1984a) et repris par différents auteurs, qui sont des groupements floristiquement très différents, terricoles, qui se rangent dans le *Phascion mitriformis* Waldheim 47, et qui participent à des phytocoenoses de pelouses thermocalcicoles.

L'*Encalypto streptocarpae-Weisietum crispatae* est proche floristiquement de l'*Encalypto-Fissidentetum*; il s'en distingue surtout par son espèce caractéristique, constante et dominante, *Weisia crispata*, ainsi que par l'absence de *Pedinophyllum interruptum*. Il se range donc plutôt dans l'alliance du *Pedinophyllion interrupti* Vadam 85 que dans le *Phascion mitriformis*, malgré des affinités évidentes avec cette dernière alliance (surtout en ce qui concerne la sous-association *hymenostometosum*).

L'association est dominée par des Mousses acrocarpes adaptées aux dessications prolongées (feuilles fortement repliées et crispées à l'état sec, petite taille...).

Répartition - Ecologie

L'association est assez commune aux abords des stations forestières ensoleillées, dans les fissures (diaclases) remplies d'argile et les petits lits marneux des falaises calcaires subverticales bien exposées. Elle n'a certes pas son optimum en "milieu forestier" au sens strict, mais elle s'y observe néanmoins régulièrement à l'état ponctuel.

9.3.4.1. Sous-association *typicum subass. nov.* (Tab. XII, rel.1-4)

Cette sous-association est plus tolérante que la suivante vis-à-vis de l'éclairement; c'est elle que l'on peut observer au sein des phytocoenoses de chênaies pubescentes, d'érablières ou de hêtraies thermophiles.

9.3.4.2. Sous-association *hymenostometosum tortilis subass. nov.* (Tab. XII, rel.5-8)

Espèces différentielles : *Hymenostomum tortile, Aloina aloides, Aloina ambigua.*

Cette sous-association nettement héliophile et thermophile est exceptionnelle dans les phytocoenoses forestières. Elle colonise les fissures terreuses des falaises et des dalles calcaires directement exposées à la lumière du soleil, dans des stations de corniches exposées au sud. Nos relevés proviennent tous de la région inférieure (étage collinéen des environs de Besançon) et comportent *Aloina aloides* et *A. ambigua*; cette forme collinéenne est vraisemblablement assimilable au groupement à *Aloina* et *Encalypta streptocarpa* décrit par VADAM (1980). Il existe, au-dessus de 500 m d'altitude, une forme plus "montagnarde" du groupement, avec *Hymenostomum tortile*, mais sans les espèces d'*Aloina*.

Localisation des relevés (annexe du tableau XII)

Rel.1 : Chassagne-Saint-Denis, Fontaine de Léry; fissures dans microfalaise bord chemin, expo. WNW, pente 90°. *Rel.2 :* Roches-lès-Blamont, Combe de Vau; groises sur talus, expo. SSW, pente 70°. *Rel.3 :* Châteauvieux-les-Fossés, reculée de Raffenot; fissures dans falaise, expo. S, pente 80-90°. *Rel.4 :* Besançon, Fort de Planoise; fentes remplies d'argiles rouges dans calcaire à Polypiers en bord de route, expo. S, pente 70-90°. *Rel.5 :* Vorges-les-Pins, le Gros Bois; fissures dans falaise bord route, expo. SE, pente 70-80°. *Rel.6 :* Besançon, la Citadelle; fissures dans falaise, expo. S, pente 90°. *Rel.7 :* Besançon, la Citadelle; fissures argileuses dans falaise, expo. S, pente 80°. *Rel.8 :* Besançon, la Citadelle; fissures argileuses dans falaise bord de route, expo. S, pente 80°-90°.

9.3.5. *Seligerietum pusillae* Demaret 44

Lit. : ALLORGE 1922. DEMARET 1944. HERZOG & HÖFLER 1944.

MARSTALLER 1980a & 1983b. NEUMAYR 1971. PHILIPPI 1965a & 1979. POELT 1954. VADAM 1983b.

Espèce caractéristique d'association : *Seligera pusilla.*
Espèce différentielle d'association (?) : *Fissidens minutulus.*

Cette association est plutôt rare dans les stations que nous avons étudiées. Elle semble un peu plus répandue dans la partie est de notre dition (région du Lomont). Nous renvoyons le lecteur à la publication de VADAM (1983b) pour une description précise de cette association des surplombs relativement secs et ombragés. Nous ne publierons ici qu'un seul relevé, à titre d'illustration, de ce groupement paucispécifique.
Localisation : Saint-Hippolyte, Bief de Fovet; paroi rocheuse verticale dans érablière, expo. NNE, pente 90-100°; juillet 1984; altitude 530 m; recouvrement 80%; *Seligera pusilla 3.3, Fissidens minutulus 2.3, Pedinophyllum interruptum 1.2.*

9.3.6. *Seligerietum tristichae*
Herzog et Höfler 44 (Tab. XIII)

Lit. : HEBRARD 1973. HERZOG & HÖFLER 1944. KOPPE 1955. NEUMAYR 1971. PHILIPPI 1965a. PILOUS 1961. POELT 1954. VADAM 1983b.

Syn. : *Seligeria tristicha*-Cyanophyceen-Verband Herz. et Höfl.44
Orthothecio-Seligerietulum trifariae Pilous 61
? Cololejeuneetum calcareae Neumayr 71

Composition floristique - Physionomie

Espèce caractéristique d'association : *Seligera tristicha.*
Espèces différentielles d'association : *Solenostoma atrovirens, Cololejeunea calcarea.*
Espèces constantes : *Seligera tristicha, Solenostoma atrovirens, Pedinophyllum interruptum.*

Espèces dominantes : *Seligera tristicha, Solenostoma atrovirens, (Seligera pusilla).*

Le *Seligerietum tristichae* est constitué d'espèces d'Hépatiques à feuilles et de Mousses de très petite taille, formant des colonies souvent étendues mais discrètes. Certaines Cyanobactéries jouent un rôle important dans l'association, bien que nos compétences ne nous aient pas permis de les inclure dans nos relevés.

Répartition - Ecologie

Peu répandu dans notre dition, le *Seligerietum tristichae* présente un caractère montagnard affirmé, bien qu'il puisse "descendre" assez bas en altitude (450 m) au niveau des reculées de la vallée de la Loue.

Il recouvre presque complètement certaines parois verticales ou surplombantes (inclinaison 80-120°), exposées au nord, parfois suintantes mais toujours dans des stations à hygrométrie très élevée. Il peut tolérer un éclairement très faible. Les tiges raides de *Seligera tristicha* sont généralement imprégnées de calcaire pulvérulent (action faiblement "tuffigène" des Cyanobactéries ?).

Localisation des relevés (annexe du tableau XIII)

Rel.1 : Longeville, Bois des Bouges; paroi rocheuse verticale, expo. N, pente 90-100°. *Rel.2 :* Scey-en-Varais, reculée de Valbois; paroi rocheuse suintante au fond du cirque, expo. NE, pente 80-90°. *Rel.3 :* Scey-en-Varais, reculée de Valbois; paroi rocheuse en surplomb, expo. N, pente 90-120°. *Rel.4 :* Scey-en-Varais, reculée de Valbois; paroi d'un gros bloc éboulé au fond du cirque, expo. N, pente 100°. *Rel.5 :* Mouthier, Gorges de Noailles; abri sous roche, expo. NNW, pente 90-120°. *Rel.6 :* Nods, le Dérochoir; paroi surplombante dans abri sous roche base falaise, expo. N, pente 110°.

9.3.7. *Plagiopo oederi - Orthothecietum rufescentis*
Herzog et Höfler 44 (Tab. XIV)

Lit. : HERZOG & HÖFLER 1944. HÖFLER 1959. KOPPE 1955. POELT 1954.

Syn. : *Orthothecium rufescens-Plagiopus oederi*-Verband Herz. et Höfl.44

Composition floristique - Physionomie

Espèces caractéristiques d'association : *Orthothecium rufescens, Plagiopus oederi.*

Espèces caractéristiques d'association : *Orthothecium rufescens, Plagiopus oederi.*
Espèces constantes : *Orthothecium rufescens, Pedinophyllum interruptum, Fissidens cristatus, Plagiopus oederi.*
Espèces dominantes : *Orthothecium rufescens, Pedinophyllum interruptum.*

Contrairement aux autres associations du *Pedinophyllion interrupti* décrits précédemment, celle-ci est constituée par de grosses espèces de chasmophytes et d'exochomophytes; le nombre spécifique moyen est plus important (9 environ). La flore présente un caractère montagnard marqué.

Répartition - Ecologie

Le *Plagiopo-Orthothecietum* est assez rare dans la dition; il semble beaucoup plus répandu aux étages montagnards moyen et supérieur (au-dessus de 800 m d'altitude). Dans notre dition, on le rencontre uniquement au niveau de stations psychrophiles, notamment au fond des reculées où il tapisse les parois rocheuses verticales humides. Une forte hygrométrie ainsi qu'une alimentation quasi-permanente mais discrète en eaux de ruissellements semblent indispensables à l'installation et au maintien de ce groupement.

D'autres associations, que nous ne décrirons pas dans ce travail, duquel nous avons volontairement exclu les végétations fontinales, remplacent le *Plagiopo-Orthothecietum* sur les rochers suintants très mouillés et le tuf en formation (*Leiocoleo mülleri-Solenostometum tristis* Herz. et Höfl.44, *Eucladietum verticillati* (All.22) Braun 68, *Cratoneuretum commutati* (Poelt 54) V. Hübschm.67, etc.).

Localisation des relevés (annexe du tableau XIV)

Rel.1 : Nods, le Dérochoir; fissures dans falaise, expo. N, pente 80-100°. *Rel.2* : Laissey, Cascade du Rougnon; fissures d'un rocher dans érablière, expo. N, pente 90°. *Rel.3* : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; Base d'un gros bloc éboulé, abri sous roche, expo. N, pente 60-90°. *Rel.4* : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; paroi rocheuse suintante au bord du ruisseau, expo. E, pente 90°. *Rel.5* : Consolation-Maisonnettes, cirque de Consolation; rochers suintants, expo. E, pente 80-100°.

9.3.8. *Neckero - Anomodontetum viticulosi* (Gams 27) Philippi 65

(Tab. XV)

Lit. : BARKMAN 1958. BREUER 1968. DEMARET 1944. JEŽEK & VONDRÁČEK 1962. LIPPMAA 1935. MARSTALLER 1980a. NEUMAYR 1971. PHILIPPI 1956, 1965a, 1972, 1974 & 1979. SJÖGREN 1964. VADAM 1983b. WALDHEIM 1944. WILMANNS 1962. WIŚNIEWSKI 1930.

Syn. : *Neckero-Madotheco-Anomodontetum* Gams 27
Association à *Anomodon viticulosus* et *Leucodon sciuroides* Wiśn.30 *p.p.*
Anomodonto-Isothecietum Lippmaa 35 *p.p.*
Brachythecietum glareosi Demar.44 *p.p.*
Anomodontetum Waldheim 44
Tortulo-Homalietum Sjögren 64 *p.p.*
Anomodontetum viticulosi (Størmer 38) Jež. et Vondr.62 (*in* NEUMAYR 1971)
Homalothecio-Madothecetum platyphyllae (Størmer 38) Jež. et Vondr.62 (*in* NEUMAYR 1971)
Neckeretum complanatae Størmer 38 (*in* NEUMAYR 1971)
? *Homalothecio-Porelletum platyphyllae* Lecointe 75 *p.p.*

Composition floristique - Physionomie

Espèces caractéristiques d'association : *Anomodon viticulosus, Porella platyphylla, Anomodon attenuatus, A. longifolius.*
Espèces constantes : *Anomodon viticulosus, Neckera complanata.*
Espèces dominantes : *Anomodon viticulosus, A. attenuatus, Neckera complanata, Porella platyphylla, (Anomodon longifolius), (Homalia trichomanoides).*

Cette association de bryochamaephytes rampantes est assez polymorphe, mais finalement bien individualisée. Nous avons regroupé dans la même association les groupements

épiphytiques et épilithiques, qui ont été longtemps séparés dans des alliances différentes, malgré une composition floristique fort semblable.

Répartition - Ecologie

Répandu dans toute l'Europe, le *Neckero-Anomodontetum* l'est également dans l'ensemble de notre dition, avec une prédilection toutefois pour l'étage collinéen; en effet, il devient plus rare au-dessus de 500 m d'altitude.

Il colonise les parois calcaires verticales ombragées ainsi que les troncs à écorce rugueuse dans des conditions mésoclimatiques assez variées (stations calcicoles thermophiles à mésohygrophiles).

9.3.8.1. Sous-association *typicum* Philippi 72 (Tab. XV, rel.1-8)

Cette sous-association essentiellement épilithique se rencontre sur les parois calcaires verticales (l'inclinaison n'est jamais inférieure à 90°) ou très légèrement surplombantes, en exposition variable, mais toujours dans des endroits ombragés (ubacs, forêts à couverture phanérophytique dense, parois verticales des lapiaz...). Les exigences en eau (humidité du substrat et/ou (?) hygrométrie ambiante) semblent plus importantes que dans le cas du *Neckeretum crispae* (voir § 9.3.9.).

Cette sous-association *typicum* peut, beaucoup plus rarement, remplacer la sous-association *homalietosum* sur l'écorce rugueuse des troncs.

9.3.8.2. Sous-association *homalietosum* Philippi 72 (Tab. XV, rel.9-21)

Contrairement à la précédente, la sous-association *homalietosum* est presque exclusivement épiphytique : elle s'installe à la base (hauteur généralement inférieure à 2 m, sauf dans les stations à hygrométrie élevée où elle peut dépasser 5 m) des troncs âgés des essences à écorce rugueuse (*Quercus*, *Fraxinus*, *Acer*...). Habituellement, ce

groupement se localise sur la face la plus humide (inclinaison inférieure à 90°) de la base des troncs, mais l'exposition, très variable, est un facteur secondaire. Les types stationnels dans lesquels se localise le *Neckero-Anomodontetum homalietosum* sont assez variés : chênaies-charmaies neutrophiles ou calcicoles thermophiles, chênaies pédonculées calcicoles mésohygrophiles...

Localisation des relevés - Espèces accidentelles (annexe du tableau XV)

Rel.1 : Montfaucon, Côte d'Arbais; paroi rocheuse dans microfalaise, expo. NE, pente 90°. *Rel.2* : Valentigney, les Buis; microfalaise dans excavation, expo. SW, pente 90°. *Rel.3* : Besançon, Fort de Planoise; microfalaise de calcaire coquiller sous couvert dense de *Buxus sempervirens*, expo. SE, pente 90°. *Rel.4* : Roches-lès-Blamont, Fontaine de Roches; falaise, expo. ESE, pente 90°. *Rel.5* : Montferrand-le-Château, sous le Château; base falaise, expo. S, pente 90°. *Rel.6* : Tarcenay, Bois l'Essart; paroi verticale d'un lapiaz, expo. SW, pente 90°. *Rel.7* : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; tronc d'*Acer pseudoplatanus*, diam. 50 cm, ht. 0,3-3 m, expo. N. *Rel.8* : Larnod, Rocher de Valmy; tronc âgé de *Quercus petraea*, diam. 50 cm, ht. 0,2-1 m, expo. E. *Rel.9* : Larnod, Rocher de Valmy; base tronc âgé d'*Acer opalus*, diam. 40 cm, ht. 0,5-1 m, expo. E. *Rel.10* : Vellevans, le Fays de Vellevans; base tronc de *Fraxinus excelsior*, diam. 40 cm, ht. 0,2-0,6 m. *Rel.11* : Mouthier, Gorges de Noailles; base tronc d'*Acer pseudoplatanus*, diam. 100 cm, ht. 0,2-1,5 m. *Rel.12* : Montferrand-le-Château, Bois de Montferrand; tronc d'*Acer campestre*, diam. 30 cm, ht. 0,2-1 m. *Rel.13* : Bûthiers, vallée de la Bûthiers; tronc de *Quercus robur*, diam. 40 cm, ht. 1-2 m. *Rel.14* : Thoraise, Sur le Mont; base tronc de *Quercus petraea*, diam. 60 cm, ht. 0,2-1 m, expo. W. *Rel.15* : Mandeure, Bas de Champ-Vermol; base tronc *Fraxinus excelsior*, diam. 40 cm, ht. 0,2-1 m, expo. E. *Rel.16* : Valentigney, la Baume; tronc de *Fraxinus excelsior*, diam. 80 cm, ht. 0,2-0,5 m, expo. SW. *Rel.17* : Besançon, Forêt de Chailluz; tronc d'*Acer campestre*, diam. 30 cm, ht. 0,5-1,5 m, expo. W. *Rel.18* : Villars-sous-Dampjoux, Sous aux Porcs; tronc fraîchement déraciné d'*Acer pseudoplatanus* dans fond de vallon, diam. 40 cm, ht. 5-6 m. *Rel.19* : Montferrand-le-Château, Bois de Montferrand; tronc de *Quercus robur*, diam. 40 cm, ht. 0,3-2 m. *Rel.20* : Bûthiers, vallée de la Bûthiers; tronc de *Quercus robur*, diam. 60 cm, ht. 0,5-1 m, expo. S. *Rel.21* : Besançon, Forêt de Chailluz; tronc de *Quercus petraea*, diam. 100 cm, ht. 0,2-0,8 m.

Espèces accidentelles : *Rel.1 : Plasteurhynchium striatulum (1.1). Rel.3 : Camptothecium lutescens (+), Tortula ruralis (+). Rel.11 : Mnium affine (1.2). Rel.13 : Brachythecium salebrosum (+.2), Lejeunea cavifolia (1.2). Rel.15 : Amblystegium serpens (+.2). Rel.16 : Hypnum cupressiforme (+.2), Bryum capillare (+). Rel.17 : Eurhynchium striatum (+). Rel.18 : Metzgeria conjugata (+).*

9.3.9. *Porello laevigatae - Neckeretum crispae ass. nov.* (Tab. XVI)

Lit. : HERZOG & HÖFLER 1944. PHILIPPI 1965a. POELT 1954. ŞTEFUREAC, POPESCU & LUNGU 1959.

Syn. : *Neckera crispa*-Verband Herz. et Höfl.44 *p.p.*
Neckera crispa-Verein (Herz. et Höfl.44) Poelt 54 *p.p.*
Asociaţia cu *Madotheca levigata* Ştefu. *et al.*59 *p.p.*
? *Neckeretum crispae metzgerietosum pubescentis* Philippi 65 *p.p.*

Composition floristique - Physionomie

Espèce caractéristique d'association : *Porella laevigata.*
Espèces constantes : *Neckera crispa, Porella laevigata, Anomodon viticulosus, Ctenidium molluscum.*
Espèces dominantes : *Neckera crispa, Porella laevigata, (Neckera complanata), (Plasteurhynchium striatulum).*

Bien qu'assez polymorphe, cette association nous semble bien caractérisée floristiquement et écologiquement. Floristiquement, elle se situe à la charnière entre plusieurs groupements assez différents : *Neckero-Anomodontetum typicum (Anomodon viticulosus, A. attenuatus...), Cirriphylletum vaucherii camptothecietosum (Plasteurhynchium striatulum, Rhodobryum ontariense...), Frullanio-Ctenidietum (Ctenidium molluscum, Tortella tortuosa...), Frullanio-Neckeretum crispae (Neckera crispa, Hypnum cupressiforme, Isothecium myurum...).* Toutefois, le *Porello laevigatae-Neckeretum crispae* se distingue, à notre avis, des différents faciès à *Neckera crispa* des associations sus-mentionnées par une combinaison originale d'espèces, parmi lesquelles *Porella laevigata*, par sa fidélité, peut être considérée comme caractéristique d'association. Un tel groupement semble ne pas avoir été explicitement défini dans la littérature. Le vocable *Neckeretum crispae auct.* doit être rejeté car il correspond le plus souvent à une conception physionomique de l'association (en regroupant tous les relevés dominés par *Neckera crispa*).

Répartition - Ecologie

Le *Porello-Neckeretum crispae* est disséminé dans toute la dition, de préférence dans des stations d'érablières thermophiles ou de lapiaz. Du point de vue synécologique, il s'installe électivement sur les parois calcaires verticales (ou plus rarement subverticales) ombragées et relativement sèches (falaises et rochers exposés au sud mais sous couvert arborescent ou arbustif dense, partie supérieure des falaises exposées au nord, parois verticales des lapiaz des plateaux, etc.).

Ce caractère xérocline nous apparaît particulièrement

déterminant, et le distingue par exemple du *Thamnietum alopecuri neckeretosum crispae,* du *Neckero-Anomodontetum typicum* et du faciès à *Neckera crispa* du *Tortello-Ctenidietum,* plus exigeants vis-à-vis de l'humidité ambiante. La verticalité du substrat, ainsi que son caractère franchement sciaphile différencient écologiquement le *Porello laevigatae-Neckeretum crispae* des autres groupements épilithiques xéroclines de la dition (*Cirriphylletum vaucheri camptothecietosum, Frullanio-Ctenidietum*).

Localisation des relevés - Espèces accidentelles (annexe du tableau XVI)

Rel.1 : Cléron, Moulin de l'Ecoutot; falaise ombragée, expo. SE, pente 90°. *Rel.2 :* Baume-les-Dames, Fente de Babre; microfalaise, expo. SE, pente 70-80°. *Rel.3 :* Baume-les-Dames, Fente de Babre; rocher dans érablière thermophile, expo. SE, pente 50-70°. *Rel.4 :* Villars-sous-Dampjoux, Côte de Varjoulot; flanc vertical d'un petit banc calcaire, expo. SE, pente 90°. *Rel.5 :* Mouthier, Gorges de Noailles; paroi verticale d'un gros bloc éboulé, expo. E, pente 90°. *Rel.6 :* Tarcenay, Bois l'Essart; paroi verticale d'un lapiaz, pente 90°. *Rel.7 :* Scey-en-Varais, reculée de Valbois; paroi d'un gros bloc éboulé, expo. W, pente 90°. *Rel.8 :* Noirefontaine, l'Oeil de Boeuf; microfalaise, expo. SE, pente 80°. *Rel.9 :* Scey-en-Varais, le Souillet; gros bloc éboulé dans érablière thermophile, expo. E, pente 90°. *Rel.10 :* Thoraise, N.D. du Mont; haut de falaise, expo. NE, pente 90°. *Rel.11 :* Thoraise, N.D. du Mont; petite falaise au sommet, expo. NE, pente 80-90°. *Rel.12 :* Besançon, Fort de Planoise; rocher très ombragé (couvert dense de *Buxus sempervirens*) base falaise, expo. S, pente 90°. *Rel.13 :* Thoraise, N.D. du Mont; sommet falaise terreuse, expo. NE, pente 80°. *Rel.14 :* Montfaucon, Côte d'Arbais; haut de falaise, expo. N, pente 90°.

Espèces accidentelles : *Rel.1 : Porella platyphylla (1.2). Rel.4 : Bryum capillare (+), Homalia trichomanoides (+.2). Rel.11 : Cirriphyllum crassinervium (+.2). Rel.13 : Frullania tamarisci (1.2). Rel.14 : Thamnium alopecurum (1.1), Metzgeria conjugata (+.2).*

9.3.10. *Cirriphylletum vaucheri* (Poelt 54) *emend.* (Tab. XVII)

Lit. : KOPPE 1955. NEUMAYR 1971. PHILIPPI 1979. PILOUS 1961. POELT 1954. VADAM 1983b.

Syn. : *Cirriphyllum-Mnium rostratum*-Verein Poelt 54 *p.p.*
Cirriphyllum vaucheri-Pseudoleskeella catenulata-Sozion (Herz. et Höfl.44) Koppe 55
Cirriphylletum vaucherii (Poelt 54) Neumayr 71
Plasteurhynchium striatulum-Gesellschaft Neumayr 71
Cirriphyllum crassinervium-Gesellschaft Philippi 79

Composition floristique - Physionomie

Espèces caratéristiques d'association : *Cirriphyllum vaucheri, C. crassinervium.*
Espèces différentielles d'association : *Hypnum cupressiforme, Isothecium myurum.*
Espèces constantes : *Cirriphyllum vaucheri, Plasteurhynchium striatulum, Ctenidium molluscum, Cirriphyllum crassinervium.*
Espèces dominantes : *Ctenidium molluscum, Plasteurhynchium striatulum, Cirriphyllum vaucheri, (C. crassinervium).*

POELT (1954) ne peut être considéré comme l'auteur de l'association que nous décrivons ici, celui-ci ne donnant aucun relevé de son *Cirriphyllum-Mnium rostratum*-Verein, qui nous apparaît par ailleurs hétérogène. Par contre, les groupements décrits par NEUMAYR (1971) et VADAM (1983b) correspondent davantage à notre association, principalement à la sous-association *typicum*. La sous-association *camptothecietosum*, décrite ici pour la première fois, nous incite à modifier légèrement la définition, tant sociologique qu'écologique, de l'association.

Répartition - Ecologie

Le *Cirriphylletum vaucheri* est commun dans la plupart des forêts de la dition, pour peu que des blocs rocheux soient dispersés sur le sol forestier, dans des conditions stationnelles variées (plateaux, ubacs et adrets).

L'association prospère sur les replats et les surfaces inclinées (pente 0-40°) des falaises et surtout des blocs rocheux de hauteur suffisante (les petites pierres affleurant à la surface du sol étant peuplées par des groupements du *Rhynchostegion muralis, cf.* §§ 9.3.12. et 9.3.13) relativement secs et ombragés, recouverts d'une mince couche d'humus. Elle est particulièrement recouvrante au niveau des érablières (thermophiles ou psychrophiles) et des lapiaz.

9.3.10.1. Sous-association ***typicum*** *subass. nov.* (Tab. XVII, rel.1-8)

Cette sous-association correspond au *Cirriphylletum vaucherii* décrit par VADAM (1983b) dans le Pays de Montbéliard. Elle se rencontre fréquemment dans les stations rocailleuses en ubac (érablières psychrophiles), sur les replats des falaises et surtout à la surface des blocs éboulés. Elle est remplacée dans ces stations par le *Thamnietum alopecuri neckeretosum* ou le *Neckero-Anomodontetum* sur les parois subverticales à verticales, et par le *Cirriphyllo piliferi-Eurhynchietum loeskeobryetosum* sur les éboulis plus fins (ou les surfaces planes horizontales de certains gros blocs où peut s'accumuler une couche plus importante d'humus).

9.3.10.2. Sous-association ***camptothecietosum*** *subass. nov.* (Tab. XVII, rel.9-28)

Espèces différentielles : *Camptothecium lutescens, Anomodon attenuatus, Rhodobryum ontariense.*

Le *Cirriphylletum vaucheri camptothecietosum* est très répandu dans notre dition, à l'intérieur de forêts mésophiles à thermophiles. Le centre de gravité de cette sous-association se situe plutôt dans les érablières thermophiles (ou thermoclines), où il peut être très recouvrant, ainsi que dans les stations de lapiaz des plateaux; il est néanmoins très fréquent sur les rochers calcaires dispersés dans le sous-bois des chênaies-charmaies ou hêtraies, calcicoles ou neutrophiles.

Dans ces stations, ce groupement épilithique xérocline, sciaphile et légèrement humicole est souvent accompagné par le *Thuidio-Loeskeobryetum* (plus humicole), le *Porello-Neckeretum crispae* ou le *Neckero-Anomodontetum typicum* (sur les flancs très inclinés à verticaux des rochers). Il est remplacé par le *Frullanio-Ctenidietum,* plus héliophile, sur les rochers ensoleillés (corniches, crêtes rocheuses...).

Localisation des relevés - Espèces accidentelles (annexe du tableau XVII)

Rel.1 : Montfaucon, Côte d'Arbais; rochers surplombant la combe, expo. N, pente 40-60°. *Rel.2* : Thoraise, N.D. du Mont; falaise "en escalier", expo. NE, pente 40-60°. *Rel.3* : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; rochers dans érablière, expo. NW, pente 20-40°. *Rel.4* : Montfaucon, Côte d'Arbais; partie culminale d'un bloc éboulé dans érablière, expo. N, pente 0-40°. *Rel.5* : Baume-les-Dames, Bois de la Côte d'Envers; éboulis moyen, surface des rochers, expo. N, pente 10-40°. *Rel.6* : Longeville, Bois des Bouges; surface des blocs éboulés, expo. N, pente 0-30°. *Rel.7* : Laissey, cascade du Rougnon; surface des blocs éboulés dans érablière, expo. N, pente 0-40°. *Rel.8* : Montfaucon, Côte d'Arbais; surface plane des gros blocs éboulés, expo. N, pente 0-30°. *Rel.9* : Scey-en-Varais, les Pierrettes; petits rochers dans chênaie-charmaie thermophile, expo. S, pente 0-20°. *Rel.10* : Laissey, Mont Souvance; petits rochers de calcaire oolithique dans chênaie thermophile, expo. S, pente 10-40°. *Rel.11* : Cléron, Moulin de l'Ecoutot; petits replats dans falaise, expo. SE, pente 10-30°. *Rel.12* : Mouthier, Gorges de Noailles; surface plane des blocs éboulés dans érablière, expo. ESE, pente 10-30°. *Rel.13* : Larnod, Rocher de Valmy; base falaise, expo. W, pente 20-50°. *Rel.14* : Baume-les-Dames, Fente de Babre; rochers saillants base falaise, expo. S, pente 20-50°. *Rel.15* : Fourg, Bois de la Côte; petits rochers au sol, expo. SSE, pente 0-30°. *Rel.16* : Germéfontaine, Bois de Volienne; petits rochers de calcaire dur au sol, expo. S, pente 0-20°. *Rel.17* : Vellevans, le Fays de Vellevans; surface des gros blocs, expo. SSE, pente 0-40°. *Rel.18* : Scey-en-Varais, le Souillet; gros blocs éboulés dans érablière thermophile, expo. SE, pente 0-40°. *Rel.19* : Châteauvieux-les-Fossés, le Grand Chanêt; gros blocs éboulés, expo. SW, pente 0-40°. *Rel.20* : Nans-sous-Sainte-Anne, Bois de Falouse; éboulis grossier, surface des rochers, expo. S, pente 10-40°. *Rel.21* : Besançon, Côte de Chailluz; surface des petits rochers d'un pierrier dans chênaie-charmaie, expo. SE, pente 0-20°. *Rel.22* : Epeugney, Bois des Cordées; surfaces planes et arêtes des blocs dans lapiaz, pente 0-30°. *Rel.23* : Larnod, Rocher de Valmy; éboulis moyen, expo. W, pente 0-30°. *Rel.24* : Courtefontaine, Combe Malaux; surface plane des blocs éboulés, expo. S, pente 0-40°. *Rel.25* : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; éboulis fin, expo. ESE, pente 20-40°. *Rel.26* : Sancey-le-Long, reculée de la Baume; replat incliné d'un piton, expo. SW, pente 20°. *Rel.27* : Landresse, Bois de Latenson; petits rochers au sol dans hêtraie, expo. S, pente 0-30°. *Rel.28* : Malbrans, Combe Martin; rochers dans chênaie-charmaie, expo.SW, pente 0-20°.

Espèces accidentelles : *Rel.5* : *Mnium stellare (+.2). Rel.6* : *Brachythecium salebrosum (1.2). Rel.10* : *Bryum capillare (+.2), Amblystegiella confervoides (+). Rel.11* : *Mnium longirostre (1.2), Didymodon rubellus (+.2). Rel.12* : *Entodon orthocarpus (1.2), Entodon schleicheri (+.3), Mnium cuspidatum (+.2). Rel.28* : *Eurhynchium striatum (+).*

9.3.11. *Thamnietum alopecuri* Gams 27 (Tab. XVIII)

Lit. : DEMARET 1944. GAMS 1927. HERTEL 1974. HERZOG & HÖFLER 1944. KOPPE 1955. NEUMAYR 1971. NÖRR 1970. PHILIPPI 1965a. VADAM 1983b.

Syn. : *Brachythecietum glareosi neckeretosum crispae* Demar.44 *p.p.*
Metzgerietum conjugatae epibryetosum Neumayr 71
Neckeretum crispae auct. p.p.

Composition floristique - Physionomie

Espèce caractéristique d'association : *Thamnium alopecurum.*
Espèce différentielle d'association : *Cololejeunea rosettiana.*
Espèces constantes : *Thamnium alopecurum, Anomodon viticulosus, (Neckera crispa), (Metzgeria conjugata).*
Espèces dominantes : *Thamnium alopecurum, (Neckera crispa), (Brachythecium rivulare).*

En raison de l'hypersociabilité de *Thamnium alopecurum*, toujours largement dominant, l'association se présente souvent sous une forme fragmentaire (voir le tableau de VADAM 1983b). Nous avons volontairement éliminé de notre tableau les relevés de fragments, dont la seule caractéristique est d'être hyperdominés par *Thamnium*. Nous avons pu définir ainsi deux sous-associations, dont l'une (*neckeretosum crispae*) est nouvelle, bien que nous la considérions comme la plus largement répandue.

En outre, il ne suffit certes pas qu'un groupement soit dominé par *Thamnium alopecurum* pour qu'il appartienne au *Thamnietum alopecuri* ! Nous verrons plus loin (§ 9.4. 4.) que cette espèce peut jouer un rôle physionomique important dans certains groupements humicoles mésohygrophiles (*Cirriphyllo piliferi-Eurhynchietum*).

Ainsi défini, le *Thamnietum alopecuri* se range sans difficulté dans l'alliance du *Neckerion complanatae* Hadac et Smarda 44.

La composition floristique du *Thamnietum alopecuri* fait intervenir des Hépatiques "épibryophytiques" (*Cololejeunea rosettiana,* assez rare mais fidèle se comportant comme une bonne différentielle régionale, *Metzgeria conjugata, M. pubescens* et *Lophocolea bidentata*) qu'il n'y a pas lieu, à notre avis, de considérer comme formant une association distincte (contrairement à l'opinion de NEUMAYR 1971).

Repartition - Ecologie

Le *Thamnietum alopecuri* est une association mésohygrophile à hygrophile des parois calcaires ombragées verticales (très rarement subverticales ou surplombantes), fréquent dans notre dition dans les stations forestières à hygrométrie élevée (érablières psychrophiles des bas de versants d'ubac et des fonds de vallons encaissés). Il s'observe, sans variation floristique sensible, depuis la vallée du Doubs jusqu'aux confins de la hêtraie-sapinière.

9.3.11.1. Sous-association *neckeretosum crispae subass. nov.* (Tab. XVIII, rel.1-7)

Espèces différentielles : *Neckera crispa, Metzgeria conjugata, M. pubescens.*

Cette sous-association, relativement banale, peut être observée à la base des falaises verticales des érablières (y compris les flancs de dolines), en exposition N à NE généralement. Dans ces stations, *Neckera crispa* accompagne fréquemment *Thamnium alopecurum*, sans toutefois le concurrencer fortement; moins exigeante vis-à-vis de l'hygrométrie, *Neckera crispa* aura tendance à supplanter *Thamnium* quand l'hygrométrie descendra en-dessous d'un certain seuil (partie supérieure des falaises, etc.) : le *Porello laevigatae-Neckeretum crispae* à tendance xérocline remplacera à ce niveau le *Thamnietum alopecuri neckeretosum crispae* mésohygrophile (*cf.* § 9.3.9.).

De nombreux groupements décrits dans la littérature sous l'appellation de "*Neckeretum crispae*" ne sont souvent que des faciès à *Neckera crispa* d'individus plus ou moins fragmentaires de *Thamnietum alopecuri neckeretosum.*

9.3.11.2. Sous-association *brachythecietosum rivularis* (Herz. et Höfl.44) *subass. nov.* (Tab. XVIII, rel.8-9)

Espèces différentielles : *Brachythecium rivulare, Platyhypnidium rusciforme, (Conocephalum conicum).*

Il s'agit de la forme la plus couramment décrite depuis GAMS (1927); elle correspond à l'aile hygrophile de l'association. Elle se localise sur les rochers verticaux ou subverticaux aux abords des torrents ou des ruisseaux temporaires au fond des reculées et vallées encaissées, au sein de phytocoenoses d'érablières ou de frênaies-érablières.

Localisation des relevés - Espèces accidentelles (annexe du tableau XVIII)

Rel.1 : Sancey-le-Long, reculée de la Baume; paroi fond du cirque, expo. W, pente 90°. *Rel.2* : Tarcenay, Bois l'Essart; microfalaise de flanc de doline, expo. NE, pente 90°. *Rel.3* : Thoraise, Sur le Mont; microfalaise de flanc de doline, expo. N, pente 90°. *Rel.4* : Nods, le Dérochoir; base falaise, expo. NE, pente 90°. *Rel.5* : Epeugney, Bois des Cordées; microfalaise de flanc de doline, expo. NE, pente 90°. *Rel.6* : Longeville, Bois des Bouges; paroi verticale d'un gros bloc éboulé, expo. N, pente 90°. *Rel.7* : Montfaucon, Côte d'Arbais; base falaise, expo. N, pente 90°. *Rel.8* : Montfaucon, Côte d'Arbais; falaise à proximité ruisseau, expo. N, pente 90°. *Rel.9* : Sancey-le-Long, reculée de la Baume; parois des blocs éboulés au fond du cirque, expo. NW, pente 70-90°.

Espèces accidentelles : *Rel.1 : Porella platyphylla (1.2), Mnium marginatum (+), Mnium undulatum (1.2). Rel.2 : Porella laevigata (1.3). Rel.3 : Mnium longirostre (+.2), Ctenidium molluscum (1.3), Brachythecium salebrosum (+.2). Rel.7 : Anomodon longifolius (+), Cirriphyllum vaucheri (+.2). Rel.8 : Pedinophyllum interruptum (+.2).*

9.3.12. *Taxiphyllo - Rhynchostegietum muralis* (Herz. et Höfl.44) Breuer 68 (Tab.XIX)

Lit. : BREUER 1968. HERZOG & HÖFLER 1944. HÖFLER 1959. KOPPE 1955. LACHMANN 1958. MARSTALLER 1983b. NÖRR 1970. PHILIPPI 1972 & 1974. POELT 1954. WILMANNS 1966.

Syn. : *? Isopterygium depressum-Rhynchostegium murale*-Verband Herz. et Höfl.44
? Rhynchostegium murale-Verein Poelt 54
? Taxiphyllum depressum-Verein Poelt 54
Taxiphyllum depressum-Bestände Philippi 72 & 74.

Composition floristique - Physionomie

Espèce caractéristique d'association : *Isopterygium (= Taxiphyllum) depressum.*
Espèces différentielles d'association : *Fissidens taxifolius, F. minutulus.*
Espèces constantes : *Isopterygium depressum, Rhynchostegium murale.*
Espèces dominantes : *Rhynchostegium murale, Isopterygium depressum.*

Notre groupement correspond à la sous-association *typicum* Marstaller 83 du *Taxiphyllo-Rhynchostegietum,* alors que la plupart des relevés des auteurs se rapportent à la sous-association *brachythecietosum rivularis* Marstaller 83, plus hygrophile.

Cette association mal connue est habituellement classée dans l'alliance du *Neckerion complanatae* Hadac et Smarda 44, bien que les caractéristiques de cette alliance soient peu nombreuses et peu fréquentes (*Anomodon attenuatus, Thamnium alopecurum)*. Nous considérons quant à nous que cette association partage avec l'*Homomallietum incurvati* et certains groupemnts à *Brachythecium populeum* de la littérature un certain nombre d'espèces particulières (*Rhynchostegium murale, Amblystegiella confervoides, Homomallium incurvatum, Isopteygium depressum, Amblystegium serpens, Brachythecium populeum*), accidentelles dans les associations du *Neckerion complanatae,* qui justifient la création d'une nouvelle alliance dont elles constituent les espèces caractéristiques, que nous proposons de baptiser *Rhynchostegion muralis all. nov.*, appartenant à l'ordre des *Neckeretalia complanatae* Jez. et Vondr.62.

Le *Taxiphyllo-Rhynchostegietum* est essentiellement constitué de petites espèces de Mousses pleurocarpes (exochomophytes rampantes) à tiges appliquées contre le rocher et montrant souvent une tendance à l'aplatissement. L'association est souvent fragmentaire, en raison du caractère morcelé du biotope (d'où la nécessité d'inclure plusieurs individus d'association, souvent limités à une seule espèce, dans un même relevé).

Répartition - Ecologie

Probablement largement répandu dans une grande partie de l'Europe, le *Taxiphyllo-Rhynchostegietum* est commun dans les forêts du Jura, depuis la plaine jusqu'à l'étage montagnard supérieur.

La sous-association *typicum,* qui est la seule à nous intéresser ici, est fréquente sur les petites pierres plates dont la surface ne s'élève guère au-delà de quelques centimètres au-dessus du sol, laquelle surface, grossièrement parallèle à la pente, est généralement recouverte d'une mince pellicule argileuse. Contrairement à l'*Homomallietum incurvati* (*cf.* § 9.3.13.), ce groupement à caractère mésohygrophile et franchement sciaphile s'observe typiquement

dans les forêts calcicoles d'ubac (il est particulièrement abondant dans les hêtraies-tiliaies et certaines érablières psychrophiles) ou de bas de versants; il est plus disséminé dans les stations mésophiles de plateaux.

Localisation des relevés - Espèces accidentelles (annexe du tableau XIX)

Rel.1 : Salins, Mont Poupet; pierres plates au ras du sol dans éboulis terreux sous couvert de buis, expo. ESE. *Rel.2* : Sancey-le-Long, Forêt du Chanois et des Epesses; pierres plates au sol dans hêtraie de plateau. *Rel.3* : Roches-lès-Blamont, Combe de Vau; pierre plate dans érablière à corydale, expo. E. *Rel.4* : Roches-lès-Blamont, Combe de Vau; pierres plates au sol dans chênaie-charmaie, expo. SW. *Rel.5* : Baume-les-Dames, Bois de la Côte Envers; petites pierres plates de calcaire coquillier dans hêtraie-tiliaie, expo. N. *Rel.6* : Villars-sous-Dampjoux, Sous aux Porcs; rocher éboulé dans fond ravin, expo. NE, pente 40°, ht. 10-20 cm. *Rel.7* : Montmahoux, Creux Grillet; pierres plates au ras du sol dans hêtraie-tiliaie, expo. NNE. *Rel.8* : Montfaucon, Côte d'Arbais; rocher au sol, recouvert d'une pellicule terreuse dans frênaie-érablière, expo. NE. *Rel.9* : Laissey, Cascade du Rougnon; pierres plates au ras du sol dans érablière-charmaie, expo. N. *Rel.10* : Nods, le Dérochoir; rochers à ras de terre dans érablière, expo. N. *Rel.11* : Loray, Forêt de la Joux; pierres plates dans hêtraie. *Rel.12* : Montfaucon, Côte d'Arbais; pierre plate au niveau du sol dans érablière à corydale, expo. NW. *Rel.13* : Montfaucon, Côte d'Arbais; rocher au ras du sol dans érablière-tiliaie, expo. N. *Rel.14* : Montfaucon, Côte d'Arbais; cailloux épars dans hêtraie-tiliaie, expo. N.

Espèces accidentelles : *Rel.1 : Entodon schleicheri (2.3), Porella platyphylla (+). Rel.2 : Hygrohypnum luridum (1.2). Rel.4 : Brachythecium populeum (1.3). Rel.10 : Plasteurhynchium striatulum (1.2). Rel.13 : Homalia trichomanoides (1.2), Plagiochila asplenioides (+).*

9.3.13. *Homomallietum incurvati* (Winterhoff 60) Philippi 65 (Tab. XX)

Lit. : BREUER 1968. MARSTALLER 1983a, 1983b &1984a. PHILIPPI 1965a, 1972, 1974 & 1979.

Syn. : *Brachythecietum populei* (Hagel 66) *auct. p.p.*

Composition floristique - Physionomie

Espèce caractéristique d'association : *Homomallium incurvatum.*
Espèces différentielles d'association : *Brachythecium populeum, Grimmia apocarpa.*
Espèces constantes : *Amblystegiella confervoides, Homomallium incurvatum, Grimmia apocarpa, Brachythecium populeum, Rhynchostegium murale.*
Espèces dominantes : *Homomallium incurvatum, Brachythecium populeum, Amblystegiella confervoides, Rhynchostegium murale.*

Bien que souvent très fragmentaire (ou plutôt "fragmenté" !), ce groupement de petites Mousses pleurocarpes exochomopytes rampantes (la plupart très sociables) est

bien caractérisé floristiquement et écologiquement. Voisine du *Taxiphyllo-Rhynchostegietum*, cette association originale peut servir d'"holotype" de l'alliance du *Rhynchostegion muralis all. nov.* (voir § 9.3.11.).

Répartition - Ecologie

L'*Homomallietum incurvati* n'étant décrit jusqu'à présent, à notre connaissance, qu'en Allemagne, sa distribution en Europe reste à préciser. Dans notre dition, il est fréquent dans les chênaies-charmaies et hêtraies thermoclines à thermophiles des étages collinéen et montagnard inférieur (pentes en exposition à composante sud et plateaux). Comme le *Taxiphyllo-Rhynchostegietum*, il s'observe sur les petites pierres plates plus ou moins terreuses à la surface du sol forestier. Il présente un caractère sciaphile et xérocline.

L'association est parfois signalée à la base des troncs : nous ne l'avons pour notre part observé dans cette situation exceptionelle que dans le Jura Gessien, à l'étage subalpin inférieur.

Localisation des relevés - Espèces accidentelles (annexe du tableau XX)

Rel.1 : Scey-en-Varais, les Pierrettes; petites pierres au sol dans chênaie-charmaie, expo. S. *Rel.2* : Villars-sous-Dampjoux, Sous aux Porcs; petits cailloux au ras du sol, plus ou moins terreux dans hêtraie, expo. S. *Rel.3* : Villars-sous-Dampjoux, Sous aux Porcs; petits cailloux au sol dans hêtraie sur crête. *Rel.4* : Glère, Bois de Racambert; pierres plates au ras du sol dans hêtraie à if, expo. SSW. *Rel.5* : Belvoir, Charrière et Champ Renaud; petits cailloux plats au sol dans hêtraie, expo. SE. *Rel.6* : Montferrand-le-Château, sous le Château; pierres plates au ras du sol dans érablière-charmaie, expo. S. *Rel.7* : Ouvans, le Rucher; petits cailloux au sol dans hêtraie-charmaie, expo. S. *Rel.8* : Baume-les-Dames, Fente de Babre; pierres plates au ras du sol dans chênaie-charmaie, expo. SSW. *Rel.9* : Mouthier, Gorges de Noailles; petites pierres plates dans éboulis, expo. ESE. *Rel.10* : Besançon, Côte de Chailluz; pierres plates plus ou moins terreuses dans chênaie-charmaie, expo. SSE. *Rel.11* : Vellevans, Bois des Engoulots; petits cailloux au ras du sol dans hêtraie-charmaie, expo. WSW. *Rel.12* : Pont-de-Roide, Crêt des Roches; pierres plates au ras du sol dans hêtraie de crête, expo. N. *Rel.13* : Cour-Saint-Maurice, Bois des Chêneaux; petits cailloux à terre dans hêtraie, expo. S.

Espèces accidentelles : *Rel.2 : Metzgeria conjugata (+.2), Fissidens taxifolius (+). Rel.3 : Isothecium myurum (+). Rel.4 : Oxyrrhynchium swartzii (+.2). Rel.9 : Fissidens minutulus (+.2). Rel.11 : Porella platyphylla (+).*

9.3.14. *Tortulo montanae - Grimmietum orbicularis* (Vadam 83) *nom. corr. emend.* (Tab. XXI)

Lit. : ALLORGE 1922. DEMARET 1944. DOIGNON 1955. GIACOMINI

1951. HEBRARD 1973. HILLIER 1913. VON HÜBSCHMANN 1967. MARSTALLER 1979, 1980a, 1980b, 1980c, 1983a & 1984b. NEUMAYR 1971. NÖRR 1970. ŠMARDA 1947. ŞTEFUREAC & MIHAI 1972. VADAM 1983b.

Syn. : *Grimmietum orbicularis* (All.22) Demar.44 *p.p.*
Syntrichia montana-Syntrichia calcicola-Assoziation V. Hübschm.67
Grimmia pulvinata-Orthotrichum anomalum-Grimmia apocarpa-Assoziation Stodiek 37 (*in* NÖRR 1970)
? Schistidietum apocarpae (Ştefu.41) Ştefu. et Mihai 72
? Grimmietum orbicularis Hébrard 73
? Grimmietum orbicularis Syntrichia montana-Subass. Marstaller 80
Grimmio apocarpae-Tortuletum montanae Vadam 83

Composition floristique - Physionomie

Espèces caractéristiques d'association : *Tortula montana, Grimmia orbicularis, Tortella nitida.*
Espèces constantes : *Tortula montana, Grimmia apocarpa, Grimmia orbicularis, Tortella tortuosa.*
Espèces dominantes : *Grimmia apocarpa, Tortella tortuosa, Grimmia orbicularis.*

La plus grande confusion règne dans la littérature concernant les groupements du *Schistidion apocarpi.* Au risque d'ajouter encore à cette confusion, nous avons été amené à reconsidérer l'association définie par VADAM (1983b), grâce à de nouvelles observations dans la partie ouest de notre dition. En effet, la constance de *Grimmia orbicularis*, ainsi que la présence plus discrète mais très significative de *Tortella nitida* dans nos relevés nous ont incité à considérer le groupement de VADAM comme une forme appauvrie, propre au Pays de Montbéliard, d'une association caractérisée par ces deux espèces méditerranéo-atlantiques ainsi que par *Tortula montana*, partout très fréquente. Il nous a été impossible de trouver dans la littérature, malgré l'abondance des données sur ces groupements, un équivalent de l'associa-

tion décrite ici. Là encore, seule une étude synthétique (et critique !) de l'alliance du *Schistidion apocarpi* permettra à l'avenir de circonscrire précisément (sociologiquement, chorologiquement et écologiquement) les différentes associations décrites. Une telle synthèse débordant le cadre de notre travail monographique, nous renvoyons le lecteur aux analyses de VADAM (1983b) et à la synthèse provisoire de MARSTALLER (1980c), en attendant un synsystème plus satisfaisant...

Répartition - Ecologie

Contrairement à l'*Orthotricho-Grimmietum pulvinatae* Stodiek 37, qui est une association essentiellement anthropogène et que nous n'avons pas rencontré dans les phytocoenoses forestières prospectées, le *Tortulo montanae-Grimmietum orbicularis*, malgré son caractère photophile très marqué, est assez fréquent dans la dition au niveau des falaises et pitons rocheux en relation avec les chênaies pubescentes. Nous devons toutefois préciser que, afin d'en donner une description plus complète, la plupart des relevés du tableau XXI ont été effectués en dehors des phytocoenoses strictement forestières. Dans ces dernières, en effet, le groupement se présente généralement de façon ponctuelle et plus ou moins fragmentaire.

Il se comporte comme un groupement pionnier (mais "paraclimacique" !) des falaises calcaires verticales ensoleillées (plus rarement sur les parties inclinées de celles-ci) à exposition méridionale. On peut le rencontrer depuis la vallée du Doubs (Besançon) jusqu'aux plus hautes falaises de la vallée de la Loue (Hautepierre). A l'intérieur des biogéocoenoses forestières, il se localise à la base des falaises (sur des parois souvent recouvertes d'une poussière calcaire blanchâtre) ainsi que sur des éperons isolés dans les chênaies pubescentes de corniches.

Localisation des relevés - Espèces accidentelles (annexe du tableau XXI)

Rel.1 : Laissey, Mont Souvance; blocs dans éboulis grossier ensoleillé, expo. S. *Rel.2* : Bonnevaux-le-Prieuré, Rocher du Tourbillon; piton rocheux en corniche, expo. S, pente 20°. *Rel.3* : Villars-sous-Dampjoux, Côte de Varjoulot; sommet de falaise, expo. S, pente 40-90°. *Rel.4* : Cléron, Sur Plain Mont; éperon rocheux en sommet de corniche, expo. W, pente 20-60°. *Rel.5* : Rouhe, le Moulin Neuf; éperon rocheux dominant le Lison, expo. S, pente 40-90°. *Rel.6* : Besançon, Fort de Planoise; gros blocs dans éboulis mobile ensoleillé, expo. S. *Rel.7* : Besançon, la Porte Taillée; rochers au pied de l'escalier, expo. N, pente 90°. *Rel.8* : Besançon, Fort de Planoise; base falaise ensoleillée, expo. S, pente 80-100°. *Rel.9* : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; base falaise, plus ou moins recouverte de poussière calcaire, expo. SW, pente 90°. *Rel.10* : Cléron, corniche de Noirvaux; arête de la corniche, expo. S, pente 10-50°. *Rel.11* : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; base falaise, expo. SW, pente 90°. *Rel.12* : Besançon, la Citadelle; base voûte bathonienne, expo. S, pente 90°. *Rel.13* : Châteauvieux-les-Fossés, le Grand Chanêt; falaise de calcaire marneux, expo. SSW, pente 90°. *Rel.14* : Châteauvieux-les-Fossés, le Grand Chanêt; microfalaise éclairée, expo. SW, pente 90°. *Rel.15* : Chassagne-Saint-Denis, sous le Châtel Saint Denis; falaise ensoleillée, expo. SW, pente 80-90°. *Rel.16* : Vorges-les-Pins, le Gros Bois; microfalaise ensoleillée, expo. SE, pente 80°. *Rel.17* : Besançon, la Citadelle; sommet de la voûte bathonienne, expo. S, pente 70°. *Rel.18* : Besançon, la Citadelle; microfalaise, expo. S, pente 50-80°. *Rel.19* : Besançon, la Citadelle; base falaise ensoleillée, expo. S, pente 90°. *Rel.20* : Besançon, la Citadelle; microfalaise, expo. S, pente 80°. *Rel.21* : Courtefontaine, vers Trémeux; corniche en gradins, expo. S, pente 30-90°. *Rel.22* : Cléron, Sur Plain Mont; paroi rocheuse sous falaise, recouverte de poussière calcaire, expo. W, pente 50°.

Espèces accidentelles : *Rel.7 : Bryum capillare (+.2). Rel.15 : Tortella inclinata (1.2). Rel.20 : Leucodon sciuroides (2.3).*

9.3.15. *Pseudoleskeelletum catenulatae* (Pilous 61) Jež. et Vondr.62

Lit. : HERTEL 1974. JEŽEK & VONDRÁČEK 1962. MARSTALLER 1979 & 1980c. NEUMAYR 1971. NÖRR 1970. PILOUS 1961. VADAM 1983b.

Cette association, caractérisée par *Pseudoleskeella catenulata*, est rare dans notre dition; elle semble plus répandue dans la partie orientale de celle-ci, où VADAM (1983b) en donne une description détaillée.

Elle se développe principalement à la base des falaises ombragées et sèches en exposition méridionale. Certains arguments floristiques (fréquence et abondance d'*Homalothecium sericeum*) et écologiques (le groupement apparaissant surtout fréquent aux abords des reposoirs de certains Vertébrés) nous incitent à supposer un certain caractère nitrophile. Le relevé inédit suivant illustre les caractères de ce groupement.

Localisation : Vellevans, le Fays de Vellevans; base falaise, expo. S, pente 90°; juillet 1984; altitude 430 m; recouvrement 80%; *Pseudoleskeella catenulata 3.3. Grimmia apocarpa 1.2. Homalothecium sericeum 2.2. Tortella tortuosa 2.2. Anomodon viticulosus +.2.*

9.3.16. *Camptothecietum lutescentis* (Herz. et Höfl.44) Breuer 68 (Tab. XXII)

Lit. : BREUER 1968. HERZOG & HÖFLER 1944. KOPPE 1955. MARSTALLER 1980c. NÖRR 1970. PHILIPPI 1965a.

Syn. : *Camptothecium lutescens*-Verband Herz. et Höfl.44 ex. Breuer 68
? *Camptothecium lutescens*-Sozion (Herzog 44) Koppe 55
? *Camptothecium lutescens-Entodon cladorrhizans*-Gesellschaft Philippi 65
Orthotricho-Grimmietum pulvinatae Camptothecium lutescens-Var. Marstaller 80

Composition floristique - Physionomie

Espèce différentielle d'association : *Camptothecium lutescens.*
Espèces constantes : *Camptothecium lutescens, Grimmia apocarpa.*
Espèce dominante : *Camptothecium lutescens.*

Ce groupement, dont le statut taxonomique est incertain, est essentiellement fondé sur la dominance de *Camptothecium lutescens*, grande Mousse pleurocarpe recouvrante, qu'accompagnent quelques espèces du *Schistidion apocarpi*.

Répartition - Ecologie

L'association est assez répandue dans la dition dans des stations à exposition méridionale, où elle colonise les éboulis calcaires mobiles fins (centimétriques), surtout au niveau des lisières des clairières de chênaies pubescentes ou d'érablières-tiliaies thermophiles.

Localisation des relevés (annexe du tableau XXII)

Rel.1 : Besançon, la Citadelle; pierrier sous frutícée base falaise, expo. S, pente 40°. *Rel.2* : Baume-les-Dames, Fente de Babre; éboulis fin sous corylaie, expo. SW, pente 50°. *Rel.3* : Mouthier, près cascade du Syratu; éboulis très fin dans chênaie pubescente, expo. S, pente 40°. *Rel.4* : Chassagne-Saint-Denis, corniche de Valbois; éboulis fin dans chênaie pubescente de corniche, expo. SW, pente 30°. *Rel.5* : Mouthier, Gorges de Noailles; éboulis fin mobile dans clairière, expo. N, pente 50°.

9.4. ASSOCIATIONS EPIGEIQUES

Moins diversifiée que la végétation épilithique, le nombre d'espèces humicoles et terricoles forestières étant parallèlement relativement réduit, la végétation épigéique, *i. e.* qui colonise la surface du sol, n'en est pas moins assez complexe. Nous avons reconnu dans la dition 17 syntaxons élémentaires, regroupés en 10 associations et 2 groupements provisoires.

Contrairement aux communautés épiphytiques et épilithiques, les associations épigéiques incluent rarement des Lichens, tout au moins dans les forêts de notre dition. Essentiellement muscinales, elles peuvent par contre inclure assez fréquemment des germinations de Phanérogames. Bien que nous considérions que ces végétaux, à ce stade de leur développement, participent à la constitution de ces "associations muscinales", nous avons négligé de les incorporer dans nos tableaux. Nos observations nous incitent à croire qu'elles ne présentent qu'un très faible intérêt phytosociologique. Elles se comportent en effet le plus souvent comme des "thérophytes", au sens où elles ne se développent qu'exceptionnellement au-delà de l'épuisement des réserves des cotylédons; elles ne sont pourtant pas dépourvues d'un certain "pouvoir indicateur écologique", mais celui-ci n'est pas comparable à celui des bryophytes qui vivent en permanence dans le milieu : il reflète les conditions écologiques nécessaires à la germination des graines, alliées aux rythmes physiologiques de production de celles-ci.

Une autre différence avec les groupements muscinaux épiphytiques et épilithiques tient aux rôles respectifs des facteurs climatiques et édaphiques dans leur déterminisme. En effet, si les facteurs climatiques, à toutes échelles, pouvaient expliquer les grandes lignes de la répartition des communautés arboricoles et saxicoles calcicoles, il n'en va pas de même pour celles qui se développent à la surface du sol forestier, ce type de substrat étant extrêmement diversifié, alors que les variations climatiques

se situent davantage au niveau du mésoclimat (échelle de la station forestière) que des microclimats intraforestiers.

Le déterminisme à dominance édaphique des syntaxons épigéiques est donc sous la dépendance de plusieurs paramètres fondamentaux :

1) La teneur en matière organique (à différents degrés de dégradation et d'incorporation), qui peut varier de façon continue entre 0% et presque 100%, détermine la distinction classique entre substrats *terricoles* (quasiment dépourvus de matière organique, donc essentiellement minéraux, siliceux ou/et carbonatés) et *humicoles* (horizon organique superficiel du sol ou humus, à teneur plus ou moins élevée en M.O.). Bien que cette distinction soit commode, elle n'est évidemment pas absolue. Les groupements muscinaux intraforestiers se développent préférentiellement sur des substrats "mixtes", où la matière organique est diffuse et bien incorporée (particulièrement mulls eutrophes et carbonatés), et délaissent généralement les endroits où s'accumulent les feuilles mortes mal décomposées; ainsi, les plages de sol forestier recouvertes d'une couche permanente de litière sont généralement dépourvues de végétation muscinale (ce qui s'observe fréquemment dans certaines hêtraies, par exemple). L'installation même des groupements muscinaux terricoles entraîne l'accumulation de matière organique, ce qui explique le caractère éphémère de cette végétation pionnière (*cf.* § 9.4.1.), qui s'oppose au caractère permanent, "climacique", des communautés humicoles intraforestières.

2) L'acidité du substrat, corrélée avec la richesse en bases échangeables, est un facteur particulièrement discriminant. La grande sensibilité des Bryophytes épigées à ce facteur a encouragé les forestiers (et les phytosociologues "phanérogamistes" travaillant en forêt) à les utiliser comme "espèces indicatrices" vis-à-vis de la richesse nutritive (trophie) du sol. Il faut toutefois rappeler ici, bien que ce soit une évidence, que ces végétaux de petite taille et dépourvus de racines n'explorent que la partie la plus superficielle du sol forestier, et ne peuvent donc renseigner que sur les propriétés de la partie supérieure de l'humus ! Toutefois, les associations terricoles apparaissant de façon sporadique sur les talus et les taupinières sont susceptibles de renseigner le forestier observateur sur les caractères physico-chimiques des horizons inférieurs (sans parler de l'information pouvant être fournie par les autres synusies : voir chapitres 7, 14 et §§ 9.2., 10.3., 11.2.). On remarquera à ce propos que l'information donnée par les communautés de Bryophytes est plus précise que celle qui ne concerne que les espèces considérées isolément.

3) La texture (granulométrie) et la structure physique du matériau pédologique superficiel sont également des paramètres importants, sur lesquels les groupements bryophytiques peuvent donner des renseignements (qualitatifs et semi-quantitatifs) indirects précis. En ce qui concerne la granulométrie, les substrats argileux et limoneux sont fréquents, ainsi que les éboulis, dont les caractéristiques physiques sont variables : éboulis calibrés fins (centimétriques), moyens (décimétriques) ou grossiers, éboulis hétéroclastiques (mêlant souvent à des débris rocheux de toute taille une fraction argilo-limono-sableuse)...

4) Les disponibilités en eau dépendent à la fois des propriétés structurales de l'humus et des conditions locales d'alimentation par les eaux de ruissellement.

5) Les caractères mésoclimatiques stationnels jouent un rôle souvent déterminant dans la répartition des groupements muscinaux épigéiques. Il s'agit principalement de l'hygrométrie, mais aussi de l'éclairement (dont les variations peuvent être dues à une ouverture locale de la canopée) et la température. Ces facteurs sont corrélés entre eux et dépendent eux-mêmes pour une grande part de la géomorphologie à l'échelle sta-

tionnelle : les différentes situations topographiques (fonds de vallons, ubacs, adrets, plateaux...) entretiennent des combinaisons d'associations muscinales épigéiques originales et spécifiques.

Si la délimitation théorique du milieu de vie des associations épigéiques semble évidente, il n'en est pas de même dans la pratique. Presque tous les groupements humicoles peuvent, plus ou moins exceptionnellement, se comporter en épiphytes en colonisant la base des troncs vivants : dans certaines phytocoenoses forestières, notamment les hêtraies acidophiles, la partie basale des troncs et des racines constitue même le refuge privilégié des associations épigéiques (*cf.* § 9.4.2.) ! Les éléments de l'*Hylocomion* sont fréquents dans les associations de base des troncs (*cf.* § 9.2.5.).

Les rapports avec la végétation épilithique sont également à considérer : il n'y a, par exemple, qu'une différence de degré et non de nature entre le caractère "humicole" du *Cirriphylletum vaucheri* (*cf.* § 9.3.10.) et celui du *Thuidio recogniti-Loeskeobryetum* ou du *Cirriphyllo-Eurhynchietum loeskeobryetosum*; seule l'épaisseur d'humus recouvrant les éboulis calcaires détermine, par effet de seuil, l'occurence de l'association d'exochomophytes ou des associations de bryochamaephytes.

Ces remarques fondamentales nous ont incité à réfuter un quelconque statut particulier aux "sociétés" humicoles (voir § 7.2.2.).

Si les associations muscinales terricoles sont souvent décrites dans la littérature, et donc relativement bien connues (*cf.* § 9.4.1.), les communautés humicoles, par contre, sont quelque peu "boudées" par les phytosociologues. Il existe une raison fondamentale à cet état de fait : la phytosociologie sigmatiste "orthodoxe" a consacré l'usage d'incorporer ces communautés dans les relevés d'"associations forestières", dont elles constituent la "strate muscinale". De tels relevés incluent, selon les compétences taxonomiques et les choix personnels des auteurs, une proportion variable des espèces de Bryophytes observables à la surface du sol forestier, supposé homogène. Les spécialistes des communautés muscinales hésitent à décrire les groupements humicoles comme d'authentiques associations, et parlent volontiers à leur propos de "synusie à ...", en se limitant le plus souvent à une description sommaire, sans tableaux phytosociologiques. La tradition des Ecoles du nord de l'Europe (DU RIETZ, LIPPMAA..., voir § 7.2.1.) accorde une importance plus grande à la description de la "strate muscinale", qui est analysée séparément. Cependant, les concepts et les méthodes utilisées sont peu compatibles avec les conceptions modernes de la phytosociologie sigmatiste dont nous nous réclamons. C'est pourquoi les associations de l'*Hylocomion* que nous décrivons ici sont presque toutes nouvelles.

9.4.1. Groupements du *Dicranellion heteromallae* Philippi 63 (Tab. XXIII)

Lit. : AMANN 1928. COUFOLAVÁ 1956. DÜLL-HERMANNS 1972. VON HÜBSCHMANN 1975. VON KRUSENSTJERNA 1945. MARSTALLER 1980a, 1983b, 1984c & 1984d. NEUMAYR 1971. NÖRR 1969. PHILIPPI 1956, 1963, 1979 & 1982. RODI *et al.* 1975. ŠMARDA 1947. VADAM 1981. WILMANNS 1966.

Les stations favorables au développement des associations du *Dicranellion heteromallae* sont rares dans les forêts à dominante calcicole de notre dition. En effet, la plupart des groupements connus ont été décrits dans des régions siliceuses, sur des limons ou des sables acides. De plus, un grand nombre d'entre eux sont héliophiles et ne participent pas aux phytocoenoses forestières. Bien que nos données soient peu abondantes, il nous est possible de reconnaître quatre associations principales et deux groupements provisoires dans les forêts de notre dition, principalement sur les limons de plateaux.

Le *Dicranellion heteromallae* Philippi 63 regroupe des associations typiquement terricoles. Cependant, en milieu forestier, on rencontre surtout des formes appauvries, souvent fragmentaires, introgressées d'éléments constants de l'*Hylocomion*, qui indiquent une tendance humicole plus ou moins affirmée.

9.4.1.1. *Pleuridio - Ditrichetum pallidi* ass. nov. (Tab.XXIII, rel.1-3)

Espèces caractéristiques d'association : *Ditrichum pallidum*, *Pleuridium acuminatum*.

Le *Pleuridio-Ditrichetum* est l'association la plus tolérante vis-à-vis de l'humidité du substrat parmi les groupements acidophiles de la dition. Elle se rencontre çà et là dans les forêts acidophiles, sur le limon acide des surfaces érodées du sol forestier, des anciennes taupinières et des talus secs et plus ou moins ensoleillés. Elle est particulièrement commune dans le Bois d'Aglans (La Vèze), mais elle est assez répandue dans la plupart des forêts acidophiles (ou mésoacidophiles) de la vallée du Doubs.

Un tel groupement n'a pas, à notre connaissance, encore été décrit, bien que certains relevés de PHILIPPI (1963 & 1979) et de MARSTALLER (1983b) puissent s'y rattacher.

9.4.1.2. *Diphyscietum foliosi* (Amann 28) Philippi 63 (Tab. XXIII, rel.4-6)

Espèce caractéristique d'association : *Diphyscium foliosum*.
Espèce différentielle d'association : *Leucobryum glaucum*.

Franchement acidophile et plutôt mésophile, le *Diphyscietum foliosi* est rare dans le Jura nord-occidental où nous ne le connaissons que des environs de Besançon (Bois de la Chaille, Forêt de Chailluz). Dans ces stations, on rencontre cette association sporadique et éphémère sur les talus ombragés de limons à chailles, relativement secs.

9.4.1.3. *Diplophyllo albicantis - Scapanietum nemorosae* (Schade 23) Šmarda 47 (Tab. XXIII, rel.7-9)

Espèces caractéristiques d'association : *Scapania nemorosa*, *Diplophyllum albicans*.

Reconnu au Bois d'Aglans et dans certains massifs du Pays de Montbéliard, le *Diplophyllo-Scapanietum* du Jura nord-occidental est très appauvri par rapport à l'association décrite par de nombreux auteurs dans des régions siliceuses. Il présente ici un caractère acidophile très marqué et il semble rechercher les talus ombragés modérément humides.

9.4.1.4. *Calypogeietum fissae* (Schum.44) Philippi 56 (Tab. XXIII, rel.10-12)

Espèce caractéristique d'association : *Calypogeia fissa*.
Espèce différentielle d'association : *Plagiochila asplenioides*.

Assez répandu dans notre dition, bien que le plus souvent sous une forme fragmentaire appauvrie, le *Calypogeietum fissae* présente un caractère acidocline (ou acidophile peu marqué) et hygrocline : il se rencontre principalement au niveau des talus relativement humides des ornières dans les forêts mésoacidophiles (plus rarement acidophiles), sur des matériaux limoneux ou argilo-limoneux. Les surfaces érodées du sol forestier et les vieilles taupinières peuvent être colonisées par des fragments très paucispécifiques de cette association.

Au même titre que les autres syntaxons de l'alliance, le *Calypogeietum fissae* se comporte comme un groupement "de cicatrisation", pionnier et éphémère, l'évolution vers le *Dicranello-Polytrichetum* "climacique" étant assez rapide dans les conditions normales (quelques années).

9.4.1.5. Autres groupements

Souvent définis à partir d'une seule espèce constante (et dominante), les associations du *Dicranellion heteromallae* sont presque aussi nombreuses que les espèces qui les constituent ! Exceptionnellement, nous avons rencontré dans notre dition des communautés paucispécifiques originales, dominées par des espèces rares, que nous n'avons pas pu rattacher à des associations connues. C'est le cas des

deux groupements provisoires ci-après, pour lesquels nous nous limiterons à la présentation des deux seuls relevés dont nous disposons.

Groupement à *Hymenostomum microstomum prov.* :
Localisation : Ornans, reculée de Leugney; talus de marnes argoviennes dans hêtraie acidocline de pente, expo. N, pente 40°; mai 1984; altitude 500 m; recouvrement 80%; *Hymenostomum microstomum 4.4, Pleuridium subulatum 1.2, Fissidens taxifolius 1.2, Atrichum undulatum +.*

Groupement à *Fissidens incurvus prov.* :
Localisation : Voujeaucourt (relevé reconstitué d'après prélèvement M. MANGE); sol argileux (marnes ?) sous frutícée; mai 1984; recouvrement 80%; *Fissidens taxifolius 3.3, Fissidens incurvus 2.2, Amblystegium varium 1.2.*

Ces deux groupements neutrophiles évoquent quelque peu, surtout le deuxième, le *Fissidentetum bryoidis* (Philippi 65) Marstaller 83. Des recherches ultérieures sur ces groupements rares et fugaces dans notre région permettront de lever les nombreuses incertitudes qui subsistent !

Localisation des relevés (annexe du tableau XXIII)

Rel.1 : La Vèze, Bois d'Aglans; surface limoneuse sèche d'une vieille taupinière. *Rel.2* : La Vèze, Bois d'Aglans; zones érodées du sol forestier dans hêtraie acidophile sommitale. *Rel.3* : La Vèze, Bois d'Aglans; talus limoneux sec dans clairière. *Rel.4* : Pouilley-les-Vignes, Bois de la Chaille; talus en forêt, expo. SW, pente 20°. *Rel.5* : Pouilley-les-Vignes, Bois de la Chaille; talus ombragé en forêt, expo. N, pente 5°. *Rel.6* : Pouilley-les-Vignes, Bois de la Chaille; talus limoneux, expo. NW, pente 30°. *Rel.7* : La Vèze, Bois d'Aglans; talus limoneux, expo. N, pente 40°. *Rel.8* : La Vèze, Bois d'Aglans; talus ombragé, expo. N, pente 50°. *Rel.9* : Valentigney, Bois du Vernois; talus assez sec en forêt, pente 30°. *Rel.10* : Valentigney, Bois du Vernois; talus bord chemin. *Rel.11* : Valentigney, Bois du Vernois; talus un peu humide, expo. N, pente 50°. *Rel.12* : Valentigney, Bois du Vernois; vieille taupinière en hêtraie-charmaie mésoacidophile.

9.4.2. *Dicranello heteromallae - Polytrichetum formosi* *ass. nov.* (Tab. XXIV)

Lit. : NÖRR 1969. PHILIPPI 1982.

Syn. : *? Dicranelletum heteromallae* Nörr 69
Atrichum undulatum-Dicranella heteromalla-Gesellschaft Philippi 82 *p.p.*

Composition floristique - Physionomie

Espèces caractéristiques d'association et constantes : *Polytrichum formosum, Dicranella heteromalla, Hypnum cupressiforme* var. *ericetorum.*
Espèces dominantes : *Polytrichum formosum, Dicranella heteromalla, (Atrichum undulatum).*

Les constantes de cette association, que l'on peut considérer comme de bonnes caractéristiques régionales, sont des espèces communes qui peuvent transgresser dans les associations acidophiles du *Dicranellion heteromallae.* Les groupements voisins de NÖRR (1969) et PHILIPPI (1982) sont d'ailleurs rangés dans cette alliance par ces auteurs, avec le statut de groupements basaux (ou fragmentaires ?). L'association que nous décrivons ici est bien caractérisée floristiquement, physionomiquement et écologiquement et ne peut pas être considérée comme une forme fragmentaire d'associations du *Dicranellion heteromallae.* Les affinités avec les autres syntaxons de l'alliance de l'*Hylocomion* sont évidentes, notamment avec l'aile acidophile de celle-ci. Il faut préciser que nous avons regroupé provisoirement dans une même alliance (*Hylocomion* Herzog 43 *emend.)* les groupements humicoles neutrophiles (*Eurhynchion* Waldheim 44) et acidophiles (*Pleurozion* V. Krus.45).

La physionomie du *Dicranello-Polytrichetum* se marque par la dominance des bryochamaephytes acrocarpes, les pleurocarpes jouant un rôle accessoire.

Répartition - Ecologie

La répartition du *Dicranello-Polytrichetum* se superpose à celle des forêts mésoacidophiles et acidophiles (terrasses alluviales de l'Aar-Doubs, placages de limons sur les plateaux...). Dans ces stations, l'association recouvre une partie, souvent modeste, de la surface de l'humus forestier. Elle se réfugie préférentiellement sur la terre à la base des troncs d'arbres (entre les racines, et même parfois sur la partie basale de celles-ci et des troncs). Elle présente un caractère acidophile plus ou moins marqué,

ainsi que des exigences édaphiques "mixtes", à la fois humicoles et terricoles. Elle est remplacée en effet par les différents groupements acidophiles du *Dicranellion* sur les plages érodées, plus minérales, du sol forestier, et son développement est inhibé par une couche trop épaisse de litière (phénomène fréquent dans les hêtraies acidophiles qui nous intéressent).

Comme la plupart des communautés de l'*Hylocomion*, le *Dicranello-Polytrichetum* est généralement morcelé en fragments à l'intérieur de la phytocoenose forestière, l'aire minimale pouvant être du même ordre de grandeur que celle des "synusies" herbacées ou arbustives (jusqu'à 100 m environ, *cf* § 5.1.).

9.4.2.1. Sous-association *typicum* *subass. nov.* (Tab. XXIV, rel.1-5)

Cette sous-association est répandue dans les hêtraies-chênaies (ou hêtraies-chênaies-charmaies) mésoacidophiles, sur l'humus de type mull acide (ou mull-moder) de sols limoneux plus ou moins lessivés.

9.4.2.2. Sous-association *leucobryetosum* *subass. nov.* (Tab. XXIV, rel.6-12)

Espèces différentielles : *Dicranum scoparium, Leucobryum glaucum, Pleurozium schreberi.*

Le *Dicranello-Polytrichetum leucobryetosum* représente le pôle acidophile extrême de l'association. Il se localise essentiellement dans la région basse (vallée du Doubs et de l'Ognon), sur l'humus limoneux ou limono-sableux très acide (moder ou mor) des chênaies ou chênaies-hêtraies acidophiles.

Localisation des relevés - Espèces accidentelles (annexe du tableau XXIV)

Rel.1 : Montfaucon, Bois des Rattes; humus forestier sur limons à chailles. *Rel.2* : Germéfontaine, Sous les Chevannes; sol limoneux, expo. NNW, pente 15°. *Rel.3* : Plénise, Forêt de la Joux; sol limoneux en hêtraie-sapinière. *Rel.4* : Montferrand-le-Château, Bois de Montferrand; sol forestier dans hêtraie-chênaie sommitale. *Rel.5* : Geneuille, terrasse de l'Ognon; sol forestier sur limons sableux siliceux. *Rel.6* : Pouilley-les-Vignes, Bois de la Chaille; humus sur sol acide et sec dans chênaie acidophile. *Rel.7* : Loulans-les-Forges, terrasse de l'Ognon; sol limoneux dans chênaie acidophile, expo. S, pente 10°. *Rel.8* : Pouilley-les-Vignes, Bois de la Chaille; sol limoneux acide dans chênaie acidophile, expo. W, pente 10°. *Rel.9* : Sauvagney, terrasse ancienne de l'Ognon; sol forestier dans hêtraie-chênaie sommitale. *Rel.10* : Pouilley-les-Vignes, Bois de la Chaille; sol limoneux à chailles dans chênaie-hêtraie acidophile. *Rel.11* : Pouilley-les-Vignes, Bois de la Chaille; sol forestier dans chênaie acidophile sèche, expo. W, pente 10°. *Rel.12* : Pouilley-les-Vignes, Bois de la Chaille; sol forestier dans chênaie bétulaie acidophile.

Espèces accidentelles : *Rel.1 : Rhytidiadelphus loreus (+). Rel.5 : Ditrichum pallidum (+). Rel.6 : Dicranum rugosum (+). Rel.8 : Calypogeia fissa (+). Rel.10 : Scapania nemorosa (+).*

9.4.3. *Fissidento taxifolii - Eurhynchietum striati* *ass. nov.* (Tab. XXV)

Lit. : HEINEMANN & VAN DEN BERGHEN 1946. MARSTALLER 1980a & 1983b. PHILIPPI 1979. SJÖGREN 1964. WALDHEIM 1944. WILMANNS 1966.

Syn. : *Fissidentetum taxifolii* Heinem. et V. d. Bergh.43 (*in* HEINEMANN et VAN DEN BERGHEN 1946) *p.p.*
Fissidentetum taxifolii Waldheim 44 (*in* MARSTALLER 1980a) *p.p.*
Eurhynchio-Triquetretum Waldheim 44 *p.p.*
? Swartzietum (Waldheim 44) Sjögren 64
Eurhynchietum swartzii Waldheim ex Wilmanns 66 (*in* MARSTALLER 1983b) *p.p.*

Composition floristique - Physionomie

Espèce caractéristique d'association : *Fissidens taxifolius.*
Espèces constantes : *Eurhynchium striatum, Fissidens taxifolius.*
Espèces dominantes : *Eurhynchium striatum, Fissidens taxifolius, (Atrichum undulatum).*

Cette association n'a jamais été décrite, malgré qu'elle apparaisse, d'après les tableaux d'"associations forestières" de la littérature, largement répandue en Europe. Floristiquement, elle se caractérise par la combinaison d'une espèce souvent considérée comme caractéristique de l'aile neutrophile du *Dicranellion heteromallae* (*Fissidens taxifolius*), et d'espèces humicoles neutroclines banales (*Eurhynchium striatum, Rhytidiadelphus triqueter...*). Le fait que cette association se présente généralement sous une forme diluée, et que les fragments soient souvent cons-

titués d'une seule espèce dominante explique que ce groupement n'apparaisse pas explicitement dans les travaux traitant des "bryoassociations". On trouve par contre souvent mention dans cette littérature d'associations à *Fissidens taxifolius* et *Oxyrrhynchium swartzii*; cette combinaison ne correspond pas au groupement que nous décrivons ici, mais à une communauté plus hygrophile et à caractère pionnier (du *Dicranellion heteromallae* ?) que nous n'avons pas relevée dans notre terrain d'étude.

Jamais très recouvrante, cette association est dominée par des bryochamaephytes pleurocarpes rampantes.

Répartition - Ecologie

Le *Fissidento-Eurhynchietum* est très répandu sur les plateaux, dans les chênaies-charmaies et les hêtraies calcicoles à acidoclines, sur les versants d'adret, etc.

Dans ces stations très variées, il colonise l'humus argileux (ou argilo-limoneux), eutrophe à mésotrophe (argiles de décarbonatation, terra fusca, marnes, etc.), neutre ou modérément acide et relativement sec. Ce groupement peu exigeant peut coloniser directement les talus et les taupinières, se comportant alors comme un groupement terricole. Il évite par contre les portions du sol forestier où s'accumule la litière.

9.4.3.1. Sous-association *typicum subass. nov.* (Tab. XXV, rel.1-12)

Le *Fissidento-Eurhynchietum typicum* caractérise les chênaies-charmaies et hêtraies calcicoles à neutrophiles, mésophiles à xéroclines. Il se développe principalement sur l'humus carbonaté ou eutrophe des sols bruns sur terra fusca, à texture argileuse ou argilo-limoneuse, relativement sec en surface, dans des stations à faible hygrométrie.

9.4.3.2. Sous-association *atrichetosum subass. nov.* (Tab. XXV, rel.13-23)

Espèces différentielles : *Atrichum undulatum*, *Polytrichum formosum*, *Ctenidium molluscum* var. *condensatum*.

Cette sous-association est également très commune, surtout dans les stations de chênaies-charmaies et hêtraies de plateaux, à la surface de l'humus de type mull mésotrophe, argilo-limoneux ou limono-argileux, sur terra fusca (ou marne) partiellement décalcifiée et enrichie en limons. Le substrat reste relativement sec et l'hygrométrie peu importante.

Le *Fissidento-Eurhynchietum atrichetosum* acidocline assure la transition, au moins du point de vue floristique et écologique, entre le *Fissidento-Eurhynchietum typicum* neutrophile et le *Dicranello-Polytrichetum typicum* mésoacidophile, dans le contexte des phytocoenoses forestières des plateaux.

Localisation des relevés - Espèces accidentelles (annexe du tableau XXV)

Rel.1 : Thoraise, Sur le Mont; sol sur terra fusca dans chênaie-charmaie, expo. S, pente 10°. *Rel.2* : Scey-en-Varais, les Combes; sol sur terra fusca dans chênaie-charmaie, expo. S, pente 5°. *Rel.3* : Besançon, Forêt de Chailluz; terra fusca dans chênaie-charmaie, expo. SSE, pente 10°. *Rel.4* : Malbrans, Combe Martin; surface argileuse du sol dans chênaie-charmaie, expo. SW, pente 5°. *Rel.5* : Quingey, le Grand Bois; sol argileux dans chênaie-charmaie, expo. ESE, pente 20°. *Rel.6* : Scey-en-Varais, le Souillet; sol sur terra fusca dans chênaie-charmaie, expo. SE, pente 5°. *Rel.7* : Amancey, le Grand Bois; sol de chênaie-charmaie, expo. W, pente 5°. *Rel.8* : Chassagne-Saint-Denis, Bois Barmaud; plages argileuses entre les blocs d'un lapiaz ouvert en hêtraie, expo. N, pente 5°. *Rel.9* : Myon, Bois Monniot; sol argileux dans chênaie-charmaie, expo. W, pente 20°. *Rel.10* : Vellevans, Puits des Alloz; sol limono-argileux dans hêtraie, expo. N, pente 20°. *Rel.11* : Pugey, les Ordons; sol sur terra fusca dans chênaie-charmaie de plateau. *Rel.12* : Glamondans, le Grand Bois; sol limono-argileux dans chênaie-charmaie calcicole de plateau. *Rel.13* : Durnes, la Forêt; sol limoneux dans hêtraie de plateau. *Rel.14* : Vellevans, Bois des Grandes Planches; sol limoneux dans hêtraie de plateau. *Rel.15* : Charbonnière-les-Sapins, Combe Madame; sol sur terra fusca dans chênaie-charmaie de plateau. *Rel.16* : Pouilley-les-Vignes, Bois de la Chaille; sol limoneux dans chênaie-charmaie de bas de pente. *Rel.17* : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; sol limoneux dans chênaie-charmaie, expo. ENE, pente 5°. *Rel.18* : Tarcenay, Bois l'Essart; sol sur terra fusca dans chênaie-charmaie de plateau. *Rel.19* : Dammartin-les-Templiers, Bois Ramé; sol sur marnes oxfordiennes dans chênaie pédonculée de plateau. *Rel.20* : Flagey, Lavoutre; sol limoneux dans hêtraie de plateau. *Rel.21* : Berche, Bois des Chevalières; sol limoneux dans chênaie-charmaie de plateau. *Rel.22* : Thoraise, Sur le Mont; sol limoneux dans chênaie-charmaie de fond de doline. *Rel.23* : Besançon, Forêt de Chailluz; sol limoneux dans chênaie-charmaie de plateau.

Espèces accidentelles : *Rel.3* : *Brachythecium velutinum (1.2)*. *Rel.4* : *Ctenidium molluscum (+)*. *Rel.20* : *Calypogeia fissa (+)*. *Rel.21* : *Fissidens exilis (+)*. *Rel.23* : *Plagiothecium sylvaticum (+.2)*, *Plagiochila asplenioides (+.2)*.

9.4.4. *Cirriphyllo piliferi - Eurhynchietum striati* (Herz. et Höfl.44) *ass. nov.* (Tab. XXVI)

Lit. : HERZOG & HÖFLER 1944. KOPPE 1955. LIPPMAA 1935 & 1939. NEUMAYR 1971. PILOUS 1961. VADAM 1983b. WALDHEIM 1944. WILMANNS 1966. WIŚNIEWSKI 1930.

Syn. : Association à *Eurhynchium striatum* Wiśn.30 *p.p.* *Eurhynchietum striati* (Wiśn.30) Wilmanns 66

Association à *Eurhynchium striatum* Lippmaa 35 *p.p.*
Association à *Rhytidiadelphus triquetrus* Lippmaa 35 *p.p.*
Association à *Mnium undulatum* et *Plagiochila asplenioides* Lippmaa 35
Rhytidiadelphus triquetrus-Eurhynchium striatum-community Lippmaa 39 *p.p.*
Eurhynchietum striati Waldheim 44 *p.p.*
Eurhynchium striatum-Mnium undulatum-Verband Herz. et Höfl. 44 *p.p.*
Rhytidiadelpho (triquetri)-Mnietulum undulati Pilous 61
? Groupements (*sic*) à *Loeskeobryum brevirostre* Vadam 83

Composition floristique - Physionomie

Espèce caractéristique d'association : *Cirriphyllum piliferum.*
Espèce différentielle d'association : *Plagiochila asplenioides.*
Espèces constantes : *Eurhynchium striatum, Mnium undulatum, Cirriphyllum piliferum, Thuidium tamariscinum, Rhytidiadelphus triqueter.*
Espèces dominantes : *Eurhynchium striatum, Mnium undulatum, Thuidium tamariscinum, (Loeskeobryum brevirostre), (Thamnium alopecurum).*

Cette association apparaît fréquemment dans la littérature, sans qu'une définition floristique précise n'en ait jamais été donnée, semble-t'il. En effet, les descriptions les plus détaillées s'appuient sur une conception ancienne de l'association basée sur les espèces dominantes, et les syntaxons élémentaires ainsi définis sont à la fois fragmentaires et hétérogènes. Ces groupements n'ont pas été étudiés par les "bryosociologues" sigmatistes modernes, en raison du postulat de l'intégration des communautés humicoles dans les "associations forestières". Il faut remarquer à ce propos que les travaux phytosociologiques intégrant de cette façon les bryophytes aux relevés "phanérogamiques"

ne permettent pas de reconstituer valablement les communautés correspondantes (problèmes de différences d'échelle de perception, échantillonnage fragmentaire souvent limité par les compétences floristiques, etc., voir §§ 5.1. et 7.2.2.). On peut donc considérer l'association décrite ici, bien délimitée floristiquement, comme nouvelle.

Beaucoup plus recouvrante et exubérante que les deux précédentes, elle est essentiellement constituée de grandes Mousses bryochamaephytes pleurocarpes (les acrocarpes et les Hépatiques jouant un rôle physionomique secondaire). Parmi les espèces dominantes (et constantes), *Mnium undulatum* et *Thuidium tamariscinum* présentent leur optimum de développement dans le *Cirriphyllo-Eurhynchietum* mais sont, dans notre dition, présentes également dans presque toutes les autres associations de l'*Hylocomion.*

Répartition - Ecologie

Le caractère synécologique commun à toutes les sous-associations du *Cirriphyllo piliferi-Eurhynchietum* est en rapport avec les exigences édaphiques et hygrométriques vis-à-vis de la disponibilité en eau du milieu. Ces groupements recherchent effectivement les stations fraîches et humides (fonds de vallons, fonds de dolines, bas de versants, pentes d'ubac...), sur des substrats colluviaux ou alluviaux aux caractéristiques granulométriques et trophiques variables.

Ils sont répandus dans toute la dition, depuis la plaine jusqu'aux limites du domaine de la hêtraie-sapinière (vers 800 m) où ils se raréfient.

La différenciation écologique des sous-associations fait intervenir en premier lieu la granulométrie de l'horizon superficiel du sol, ainsi que la teneur en calcaire actif.

9.4.4.1. Sous-association *typicum subass. nov.* (Tab. XXVI, rel.28-37)

Les stations de prédilection de cette sous-association sont les forêts de fonds de vallons et de bas de versants

sur sol argileux où elle est fréquente à toutes altitudes.

Elle peut également remplacer la sous-association *loeokeobryetosum* dans ses stations caractéristiques (éboulis calcaires moyens à grossiers en érablière psychrophile) dans la partie montagnarde de notre dition (surtout à partir de 700 m), dans des conditions climatiques défavorables à *Loeskeobryum brevirostre* (hygrométrie très élevée).

Les relevés 36 et 37 correspondent à une variante à *Trichocolea tomentella* et *Rhodobryum roseum*, plutôt rare, et localisée dans des stations très humides de bords de ruisseaux au fond de certaines reculées.

9.4.4.2. Sous-association *thamnietosum* *subass. nov.* (Tab. XXVI, rel.18-27)

Espèce différentielle : *Thamnium alopecurum.*

Le *Cirriphyllo-Eurhynchietum thamnietosum* (à ne pas confondre avec le *Thamnietum alopecuri* !, *cf.* § 9.3.11.) est lié aux colluvions (ou alluvions) fines filtrantes (éboulis centimétriques, groises, matériaux limono-sableux calcaires...) de bas de versants et surtout de fonds de combes ombragées et fraîches (hygrométrie très élevée). On peut le rencontrer à toutes les altitudes dans notre dition.

9.4.4.3. Sous-association *loeskeobryetosum* *subass. nov.* (Tab. XXVI, rel.1-17)

Espèces différentielles : *Loeskeobryum brevirostre, Ctenidium molluscum, (Thamnium alopecurum).*

Le *Cirriphyllo-Eurhynchietum loeskeobryetosum* est fréquent sur les éboulis calcaires moyens à grossiers, les blocs rocheux isolés, dans des stations fraîches et ombragées (érablières-tiliaies des versants d'ubac, érablières-charmaies des flancs de dolines, frênaies-érablières du fond des reculées...). A partir de 600-700 m d'altitude, on assiste à un déplacement de l'optimum stationnel de la sous-association, en rapport avec les modifications du climat général : alors qu'elle se localise dans les

stations les plus fraîches de l'étage collinéen, elle aura tendance à être remplacée par la sous-association *typicum* dans les stations analogues de l'étage montagnard où elle sera présente par ailleurs dans une plus grande gamme de types stationnels (lapiaz...). Ces observations sont à mettre en rapport avec le comportement autécologique de *Loeskeobryum brevirostre* (rôle de l'hygrométrie, de la température ?), dont la répartition semble essentiellement collinéenne et ne s'élève qu'exceptionnellement au dessus de l'étage montagnard inférieur dans le Jura nord-occidental.

Une variante à *Trichocolea tomentella* (rel.16-17) se rencontre, peu fréquemment, à la base des blocs éboulés humides au fond des gorges très encaissées, le plus souvent à proximité d'un ruisseau.

9.4.4.4. Sous-association *atrichetosum* *subass. nov.* (Tab. XXVI, rel.38-46)

Espèces différentielles : *Atrichum undulatum, Eurhynchium stockesii, Polytrichum formosum.*

Cette sous-association représente l'aile acidocline du *Cirriphyllo-Eurhynchietum*. En effet, elle se développe sur l'humus limoneux, argilo-limoneux ou argileux (terra fusca, marnes décarbonatées en surface, limons de remplissage karstique...) des chênaies pédonculées-charmaies de fonds de dolines ou des chênaies pédonculées-frênaies de fonds de vallons larges. Elle est répandue sur les plateaux (dolines, dépressions) et dans les grandes vallées, sur substrat modérément acide et relativement frais en surface.

Localisation des relevés - Espèces accidentelles (annexe du tableau XXVI)

Rel.1 : Montfaucon, Côte d'Arbais; éboulis moyen décimétrique dans érablière, expo. N, pente 35°. *Rel.2 :* Laissey, Cascade du Rougnon; rochers dans érablière, expo. N. *Rel.3 :* Thoraise, sous le Mont; éboulis décimétrique flanc de doline, expo. N, pente 20°. *Rel.4 :* Villars-sous-Dampjoux, Sous aux Porcs; éboulis décimétrique dans érablière fond de ravin, expo. E, pente 20°. *Rel.5 :* Baume-les-Dames, Bois de la Côte Envers; éboulis décimétrique dans érablière, expo. N, pente 40°. *Rel.6 :* Aveney, Rocher de Valmy; éboulis moyen à grossier dans érablière-tiliaie, expo. WNW, pente 30°. *Rel.7 :* Osselle, près des Grottes; éboulis grossier base flanc de doline, expo. NE, pente 20°. *Rel.8 :* Baume-les-Dames, la Grange Villotey; éboulis centimétrique dans hêtraie-tiliaie, expo. NE, pente 30°. *Rel.9 :* Tarcenay, Bois l'Essart; éboulis fin à moyen base flanc de doline, expo. E, pente 30°. *Rel.10 :* Tarcenay, Bois l'Essart; surface des gros blocs et bancs rocheux de flanc de doline, expo. NE, pente 0-20°. *Rel.11 :* Epeugney, Bois des Cordées; éboulis grossier flanc de doline, expo. NE, pente 10-30°. *Rel.12 :* Laissey, Cascade du Rougnon; éboulis moyen à grossier dans érablière-charmaie de bas de pente, expo. N, pente 0-10°. *Rel.13 :* Longeville, Bois des Bouges; éboulis moyen à grossier dans érablière, expo. N, pente 0-30°. *Rel.14 :* Saint-Hippolyte, Bief de Fovet; éboulis moyen à grossier dans érablière, expo. NNE, pente 30-40°. *Rel.15 :* Plénise, Forêt de la Joux; surface du lapiaz dans hêtraie. *Rel.16 :* Scey-en-Varais, reculée de Valbois; base rocher éboulé prox. ruisseau, expo. E, pente 50°. *Rel.17 :* Scey-en-Varais, reculée de Valbois; éboulis décimétrique prox. ruisseau,

expo. W, pente 20°. *Rel.18* : Besançon, Forêt de Chailluz; éboulis fin terreux en bas de pente, expo. E, pente 20°. *Rel.19* : Nans-sous-sainte-Anne, Creux Billard; éboulis fin à moyen, expo. E, pente 30°. *Rel.20* : Sancey-le-Long, reculée de la Baume; éboulis moyen dans érablière-tiliaie, expo. NE, pente 30°. *Rel.21* : Boussières, Combe de l'Ours; colluvions de fond de vallon. *Rel.22* : Solemont, vallée de la Barbêche; colluvions argilo-sableuses de fond de combe, expo. N. *Rel.23* : Saules, reculée de Cornebouche; colluvions-alluvions fines de fond de vallon. *Rel.24* : Valentigney, Bois de Belchamp; colluvions argilo-limoneuses dans fond de combe, expo. N. *Rel.25* : Saint-Hippolyte, Bief de Fovet; colluvions argilo-caillouteuses dans fond de combe, expo. NW. *Rel.26* : Baume-les-Dames, Bois de la Côte Envers; éboulis très fins stabilisés (groise) dans hêtraie-tiliaie, expo. N, pente 40°. *Rel.27* : Glamondans, vallée de l'Audeux; colluvions-alluvions fines de fond de vallon. *Rel.28* : Nods, le Dérochoir; éboulis moyen dans érablière, expo. N, pente 30°. *Rel.29* : Bûthiers, vallée de la Bûthiers; sol argileux dans chênaie pédonculée de fond de vallon large. *Rel.30* : Vellevans, Prés du Moulin; sol sur marnes oxfordiennes bas de versant, expo. N, pente 5°. *Rel.31* : Baume-les-Dames, les Châtières; sol argilo-caillouteux en flanc de doline, expo. N, pente 40°. *Rel.32* : Villers-sous-Chalamont, Belvédère de la Roche; éboulis moyen, expo. NW, pente 30°. *Rel.33* : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; colluvions-alluvions de fond de vallon. *Rel.34* : Boujailles, la Roche Pourrie; sol argilo-caillouteux dans hêtraie, expo. E, pente 40°. *Rel.35* : Sancey-le-Long, reculée de la Baume; alluvions-colluvions de fond de vallée. *Rel.36* : Levier, le Baronet; sol alluvial de fond de vallon. *Rel.37* : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; alluvions-colluvions sableuses fond de vallon dans frênaie-érablière. *Rel.38* : Montferrand-le-Château, Bois de Monferrand; alluvions sur cailloutis pliocènes dans fond de vallée large. *Rel.39* : Besançon, Forêt de Chailluz, sol limoneux de fond de doline. *Rel.40* : Tarcenay, Bois l'Essart; sol limoneux de fond de doline. *Rel.41* : Saône, Bois du Petit Frêne; sol argileux dans chênaie pédonculée-frênaie de fond de vallon large. *Rel.42* : Epeugney, Bois des Cordées; sol limoneux de fond de doline. *Rel.43* : Epeugney, Bois des Cordées; sol limoneux de fond de doline. *Rel.44* : Montferrand-le-Château, Bois de Montferrand; alluvions dans chênaie pédonculée-frênaie de fond de vallon large. *Rel.45* : Liesle, Bois du Chânois; sol limoneux humide dans aulnaie-frênaie de fond de vallon large. *Rel.46* : La Vèze, Bois d'Aglans; sol argileux dans chênaie pédonculée-frênaie de fond de vallon.

Espèces accidentelles : *Rel.1* : *Cirriphyllum crassinervium (1.2)*. *Rel.16* : *Scapania aspera (1.3)*, *Tortella tortuosa (+)*. *Rel.17* : *Mnium punctatum (+.2)*. *Rel.36* : *Conocephalum conicum (3.3)*. *Rel.37* : *Calliergonella cuspidata (1.2)*. *Rel.46* : *Mnium hornum (+.2)*.

9.4.5. *Thuidio recogniti - Loeskeobryetum brevirostris ass. nov.* (Tab. XXVII)

Composition floristique - Physionomie

Espèces caractéristiques d'association : *Loeskeobryum brevirostre*, *Thuidium recognitum*.
Espèces différentielles d'association : *Ctenidium molluscum*, *Camptothecium lutescens*.
Espèces constantes : *Loeskeobryum brevirostre*, *Thuidium recognitum*, *Ctenidium molluscum*, *Camptothecium lutescens*, *Rhytidiadelphus triqueter*.
Espèce dominante : *Loeskeobryum brevirostre*.

Physionomiquement, par la dominance de *Loeskeobryum*, le *Thuidio recogniti-Loeskeobryetum* ressemble beaucoup au *Cirriphyllo-Eurhynchietum loeskeobryetosum*; mais cette ressemblance ne doit pas masquer les différences floristiques qui séparent nettement ces deux groupements : les espèces hygrophiles (*Cirriphyllum piliferum*, *Plagiochila asplenioides*, *Thamnium alopecurum*) manquent complètement dans le *Thuidio-Loeskeobryetum*, où elles sont remplacées par des espèces xéroclines (*Thuidium recognitum*, *Camptothecium lutescens*); les Mousses neutroclines légèrement hygroclines de l'*Hylocomion* sont à la fois moins fréquentes et beaucoup moins abondantes, surtout *Eurhynchium striatum* que l'on peut considérer comme une bonne espèce différentielle négative.

Curieusement, les communautés à *Loeskeobryum brevirostre* sont très rarement décrites dans la littérature : CAIN et SHARP (1938) ont décrit, dans certaines forêts d'Amérique du Nord (!), sur les rochers siliceux, une *Hylocomium brevirostre*-union (avec *Thuidium delicatulum*); beaucoup plus récemment, VADAM (1983b) a publié un tableau de "groupements à *Loeskeobryum brevirostre*" à partir de relevés fragmentaires et sans doute hétérogènes (dont la plupart doivent se rattacher au *Cirriphyllo-Eurhynchietum loeskeobryetosum*). *Entodon schleicheri*, qui différencie une "variante" chez cet auteur, est une espèce rare dans le Jura nord-occidental et qui peut se rencontrer dans plusieurs groupements saxicoles xéroclines (nous situons son optimum dans l'*Homomallietum incurvati*).

Bien caractérisé floristiquement et écologiquement, le *Thuidio recogniti-Loeskeobryetum* est donc une association nouvelle de l'*Hylocomion*.

Répartition - Ecologie

L'association est assez répandue (elle devient plus rare au-dessus de 700 m d'altitude) dans les stations mésophiles à xérophiles riches en blocs et éboulis calcaires grossiers : lapiaz des plateaux, érablières-tiliaies thermophiles sur éboulis en adret, certaines hêtraies ou chênaies-charmaies calcicoles xéroclines à sol caillouteux (de type rendzine). Le *Thuidio-Loeskeobryetum* remplace le *Cirriphylletum vaucheri camptothecietosum*, qui l'accompagne presque toujours dans ces stations, sur les surfaces subhorizontales des blocs rocheux ou sur les éboulis fins sur lesquels peut s'accumuler un peu d'humus. Dans une perspective structuraliste, on peut donc considérer le *Thuidio-Loeskeobryetum* xérocline comme l'homologue (du point de vue synécologique) du *Cirriphyllo-Eurhynchietum loeskeobryetosum* hygrocline.

Localisation des relevés - Espèces accidentelles (annexe du tableau XXVII)

Rel.1 : Mouthier, Gorges de Noailles; surface des gros blocs dans éboulis grossier, expo. ESE, pente 0-20°. *Rel.2* : Epeugney, Bois des Cordées; surface des blocs dans lapiaz sur plateau. *Rel.3* : Tarcenay, Bois l'Essart; surface horizontale des blocs rocheux dans lapiaz sur plateau. *Rel.4* : Epeugney, Bois des Cordées; surface horizontale des blocs dans lapiaz bord de doline. *Rel.5* : Chassagne-Saint-Denis, Bois de Curon; sol caillouteux (rendzine) dans hêtraie thermophile de plateau. *Rel.6* : Vellevans, le Fays de Vellevans; éboulis grossier, expo. SSE, pente 10-30°. *Rel.7* : Bonnevaux-le-Prieuré, vallée de la Brême; éboulis fin, expo. S, pente 30°. *Rel.8* : Glère, Bois de Racambert; éboulis moyen dans érablière-tiliaie, expo. S, pente 0-20°. *Rel.9* : Noirefontaine, L'Oeil de Boeuf; éboulis moyen dans tiliaie-érablière, expo. S, pente 10-30°. *Rel.10* : Noirefontaine, l'Oeil de Boeuf; éboulis moyen dans clairière, expo. SE, pente 40°. *Rel.11* : Chassagne-Saint-Denis, Bois du Curasson; sol caillouteux (rendzine) dans hêtraie-chênaie thermophile de plateau. *Rel.12* : Chassagne-Saint-Denis, Bois de Curon; surface horizontale de blocs rocheux dans hêtraie thermophile de plateau. *Rel.13* : Nans-sous-Sainte-Anne, Bois de Falouse; éboulis fin à moyen dans érablière-tiliaie, expo. S, pente 10-20°. *Rel.14* : Thoraise, Sur le Mont; crête au sommet de falaise.

Espèces accidentelles : *Rel.1* : *Entodon orthocarpus (2.2), Thamnium alopecurum (+). Rel.4 : Plagiochila asplenioides (+.2), Cirriphyllum crassinervium (+), Isothecium myurum (+). Rel.8 : Bryum capillare (+). Rel.11 : Tortella tortuosa (+.2), Dicranum scoparium (+). Rel.12 : Frullania tamarisci (1.2), Rhytidium rugosum (1.1).*

9.4.6. *Pseudoscleropodio - Hylocomietum ass. nov.* (Tab. XXVIII)

Lit. : MARSTALLER 1980a. PILOUS 1961. SJÖGREN 1964.

Syn. : ? *Pseudoscleropodio-Pleurozietulum schreberi* Pilous 61
? *Triquetretum* (Waldheim 44) Sjögren 64 *p.p.*
? *Ptilio-Hylocomietum* V. Krus.45 (*in* MARSTALLER 1980a)
Hylocomietum auct.

Composition floristique - Physionomie

Espèce caractéristique d'association : *Pseudoscleropodium purum.*
Espèce différentielle d'association : *Dicranum scoparium.*
Espèces constantes : *Rhytidiadelphus triqueter, Hylocomium splendens, Pseudoscleropodium purum.*
Espèces dominantes : *Hylocomium splendens, Rhytidiadelphus triqueter, (Pseudoscleropodium purum), (Loeskeobryum brevirostre).*

L'"*Hylocomietum*", la plus célèbre des associations muscinales, s'avère paradoxalement fort méconnue ! Dans notre dition, nous l'avons démembrée en deux associations distinctes, le *Ptilio-Hylocomietum* (§ 9.4.7.) et le *Pseudo-*

scleropodio-Hylocomietum. Cette dernière association est beaucoup plus répandue dans notre dition que la première, bien qu'elle ne participe aux phytocoenoses forestières que de manière facultative.

Elle est très recouvrante et forme des peuplements imposants constitués de grandes bryochamaephytes pleurocarpes.

Répartition - Ecologie

Le *Pseudoscleropodio-Hylocomietum* est peu répandu dans les phytocoenoses forestières du Jura nord-occidental. Il possède une grande plasticité écologique : nous l'avons relevé à l'intérieur d'une pelouse du *Mesobromion* aux environs de Bonnevaux (900 m). Dans notre dition, il se rencontre au niveau des ourlets des forêts calcicoles montueuses, généralement en exposition nord. Il est particulièrement abondant dans les hêtraies à seslérie des crêtes exposées au nord (Lomont...). Centré sur l'étage montagnard, il peut néanmoins "redescendre" jusqu'au niveau de la vallée du Doubs vers Besançon. Il présente un caractère humicole très marqué, acidocline (lié à l'abondance de la matière organique *dans l'humus*), héliocline (optimum sous les manteaux et dans les ourlets externes) et hygrocline (importance de l'hygrométrie).

Localisation des relevés - Espèces accidentelles (annexe du tableau XXVIII)

Rel.1 : Besançon, la Citadelle; sommet de la voûte bathonienne, sous fruticée thermophile. *Rel.2* : Rosières-sur-Barbèche, sous Chapelle de la Roche; talus de groise dans hêtraie thermophile, expo. W. *Rel.3* : Rosureux, vallée du Dessoubre; talus en ourlet de hêtraie, expo. N, pente 20°. *Rel.4* : Baume-les-Dames, Fente de Babre; éboulis fixé sous fruticée thermophile. *Rel.5* : Mouthier, près cascade du Syratu; éboulis fixé près corniche. *Rel.6* : Rosières-sur-Barbèche, sous Chapelle de la Roche; talus de groise dans hêtraie thermophile. *Rel.7* : Mouthier, Gorges de Noailles; éboulis moyen fixé dans clairière, expo. N, pente 30°. *Rel.8* : Châtillon, Côte du Ban; talus dans hêtraie à seslérie, expo. N. *Rel.9* : Aveney, Bois Martelin; ourlet sur rochers bord Doubs, expo. N. *Rel.10* : Beure, la Côte d'Arguel; talus dans chênaie-charmaie sur crête, expo. N. *Rel.11* : Aveney, Bois Martelin; éboulis moyen dans corylaie, expo. N, pente 30°.

Espèces accidentelles : *Rel.2* : *Mnium undulatum (+). Rel.6 : Pleurozium schreberi (2.2), Eurhynchium striatum (+). Rel.7 : Ptilium crista-castrensis (2.2).*

9.4.7. *Ptilio - Hylocomietum* (Herzog 43) V. Krus.45

Lit. : CAIN & SHARP 1938. DÜLL-HERMANNS 1972. HERZOG 1943. HILLIER 1954. KOBENDZA 1939. KOPPE 1955. VON KRUSENSTJERNA 1945. MARSTALLER 1980a. NEUMAYR 1971. NÖRR 1969. PILOUS 1961. WIŚNIEWSKI 1930.

Syn. : ? Association à *Pleurozium schreberi* Wiśn.30
Muscinetum-Hylocomiosum Kobendza 39
? Hylocomium splendens-union Cain et Sharp 38
Hylocomien-Verband Herzog 43 *p.p.*
Ptilium crista-castrensis-Hylocomium splendens-unionen V. Krus.45
Dicrano-Hylocomietulum splendentis Pilous 61
Hylocomietum auct. p.p.

Il s'agit du véritable *"Hylocomietum" sensu stricto,* décrit à l'origine par HERZOG (1943) en Forêt Noire, et signalé depuis dans de très nombreux travaux. La composition floristique de cette association fait intervenir plusieurs espèces acidophiles montagnardes de l'"humus brut" : *Ptilium crista-castrensis, Rhytidiadelphus loreus, Dicranum majus...*

Dans notre dition, cette association est exceptionnelle et fragmentaire ("hybridation" avec le *Cirriphyllo-Eurhynchietum loeskeobryetosum*). Elle caractérise en fait l'étage montagnard supérieur du Jura central (domaine de la hêtraie-sapinière). Notre dition se situe donc en dehors de son aire. Toutefois, nous la signalons ici car elle peut se rencontrer ponctuellement à l'étage montagnard inférieur, dans des stations de lapiaz à hygrométrie et pluviosité élevées. Elle se développe sur la surface horizontale des blocs recouverts d'une épaisse couche d'humus noir très organique (sol lithocalcique humifère). Le groupement présente donc un caractère acidophile, sciaphile, hygrocline et montagnard marqué qui le différencie du *Pseudoscleropodio-Hylocomietum.*

Le relevé qui nous servira d'exemple provient d'une localité limitrophe de notre dition :

Localisation : Boujailles, Forêt de la Joux; surface des blocs dans lapiaz; altitude 810 m; juillet 1981; recouvrement 100%; *Rhytidiadelphus loreus 4.3, Hylocomium splendens 2.3, Ptilium crista-castrensis 2.2, Dicranum scoparium 1.2, Pleurozium schreberi 1.2, Rhytidiadelphus triqueter 1.2, Polytrichum formosum 1.2, Plagiochila asplenioides +.2.*

* *
*

Chapitre Dixième

LES ASSOCIATIONS HERBACÉES

RÉSUMÉ

Après une caractérisation biologique succincte des synusies herbacées intraforestières, nous décrirons, à l'aide de 22 tableaux phytosociologiques, quelques 42 syntaxons élémentaires, regroupés en 26 associations (dont 17 sont nouvelles). En plus de leur caractérisation floristique, nous avons tenté d'exposer sommairement les traits les plus significatifs de leur déterminisme écologique, dynamique et chorologique. Nous les avons répartis en trois catégories écologiques : les groupements saxicoles de rochers et d'éboulis, les groupements humicoles du sous-bois (de loin les plus nombreux), et les groupements d'ourlets internes, toutes ces communautés constituant l'essentiel de la "strate herbacée" des phytocoenoses forestières de notre dition.

Comme pour les groupements muscinaux, nous commencerons par une définition *biologique* de ce que nous avons convenu de distinguer sous l'appellation de *végétation herbacée*. Les végétaux constitutifs des synusies herbacées réunissent les caractères fondamentaux suivants :

1) Il s'agit de végétaux vasculaires autotrophes, ou, exceptionnellement, partiellement (et secondairement) hétérotrophes (hémisaprophytes ou hémiparasites).

2) Ces organismes de taille décimétrique (hauteur généralement comprise entre 1 et 10 dm) occupent un *espace vital* d'échelle intermédiaire entre celle des organismes "muscinaux" et celle des arbustes.

3) Ils sont *enracinés* dans la partie superficielle du sol forestier, essentiellement au niveau de l'horizon organo-minéral humifère; les rares travaux consacrés à la stratification racinaire (par exemple ŠALYT 1960) montrent que, dans la plupart des types de sols, plus des trois quarts de la biomasse racinaire des plantes herbacées est concentrée entre la surface et une vingtaine de centimètres de profondeur; chaque espèce se caractérise par un profil d'enracinement spécifique, cette stratification souterraine permettant de réduire les phénomènes de compétition interspécifique dans un écosystème équilibré; sauf exceptions, on constate que le système racinaire des végétaux de la strate herbacée n'atteint pratiquement jamais la roche-mère.

4) La végétation herbacée du sous-bois est fondamentalement conditionnée par l'existence du "milieu intérieur" (microclimat intraforestier et humus) et se montre sensible à certaines variations des paramètres géomorphologiques à une échelle infrastationnelle (microtopographie), cependant moins "finement" que la végétation muscinale (différence d'échelle de sensibilité liée à l'espace vital et non de degré !).

Insistons sur le fait que c'est l'ensemble de ces caractères biologiques (*i.e.* dans le mode d'exploitation de l'habitat) qui permet de définir et de délimiter la végétation herbacée intraforestière et non la considération d'un seul critère absolu, qu'il soit d'ordre structural - stratification verticale aérienne -, taxonomique ou physiologique - appartenance à un "type biologique" donné - .

Du point de vue taxonomique, on compte parmi la végétation herbacée intraforestière essentiellement des Spermaphytes, mais également une proportion non négligeable de Ptéridophytes. Les Bryophytes, même les plus grandes, en sont exclues en raison de leur caractère épigé (sauf exceptions, notamment en milieu tourbeux).

Une assez grande variété de "types biologiques" (RAUNKIAER 1934, BRAUN-BLANQUET 1964) participe à la constitution des communautés herbacées intraforestières. Les mieux représentés sont les hémicryptophytes et les géophytes, parfois les chamaephytes (herbacées ou ligneuses). Les phanérophytes ne sont représentées que par les stades juvéniles des arbres et des arbustes. Les thérophytes sont rares.

Certains taxons suffrutescents de grande taille soulèvent le problème essentiellement pratique de la délimitation des synusies herbacées. L'application stricte de la définition proposée ci-dessus s'avère parfois délicate. C'est le cas pour *Ruscus aculeatus*, les ronces (*Rubus fruticosus coll.*), ou les lianes (*Hedera helix*, *Clematis vitalba*, *Lonicera periclymenum*, *Tamus communis*), qui peuvent tout aussi bien, selon l'état de leur développement, être considérés comme appartenant à des synusies herbacées ou arbustives. Nous n'avons pas cru bon d'adopter une attitude rigide, qui pourrait être jugée arbitraire, face à ce problème : c'est ainsi que de tels taxons pourront apparaître à la fois dans nos relevés de communautés herbacées et arbustives.

Une particularité intéressante de la végétation herbacée des sous-bois des forêts caducifoliées tempérées concerne la phénologie. La succession des phénophases vernales et estivales (*cf.* § 10.3.), qui constituent dans certains cas des associations autonomes, est corrélée avec la feuillaison des strates supérieures (et surtout arborescente). L'importance des rythmes climatiques annuels est beaucoup plus déterminante au niveau des communautés herbacées qu'au niveau de la végétation muscinale, beaucoup moins fluctuante.

On peut distinguer selon le biotope trois grandes catégories de communautés herbacées : les syntaxons humicoles sciaphiles du sous-bois (§ 10.3.), les syntaxons saxicoles (liés à un substrat rocheux, § 10.2.) et les syntaxons humicoles hélioclines des ourlets internes et des clairières

(§ 10.4.). Si le statut d'association autonome de ces deux dernières catégories de synusies est aujourd'hui admis de façon unanime par les phytosociologues sigmatistes, il n'en va pas de même pour la première, que l'on a l'habitude de considérer comme la "strate herbacée" de l'association forestière pluristrate. Cependant, la séparation de ces trois catégories de biotopes et de communautés, comme nous le verrons, ne présente aucun caractère fondamental justifiant une telle différence conceptuelle : toutes les communautés herbacées intraforestières sont, à des degrés divers, conditionnées par le mésoclimat forestier et elles présentent toutes un caractère humicole; en outre, elles sont reliées entre elles par des liens génétiques et s'inscrivent dans la dynamique interne (primaire ou secondaire) de la phytocoenose forestière.

Nous avons choisi ici d'attribuer le statut d'individu d'association à toutes les synusies participant à la phytocoenose forestière; c'est pourquoi nous décrirons dans les paragraphes qui suivent un certain nombre d'associations nouvelles, sans équivalent dans la littérature phytosociologique sigmatiste traditionnelle. Les associations intra- ou péri-forestières des rochers, éboulis, ourlets et coupes ont, par contre, fait l'objet d'une abondante littérature, surtout grâce à l'influence décisive de l'Ecole de R. TÜXEN. En ce qui concerne les synusies humicoles du sous-bois, nous avons préféré, dans un premier temps, ne pas tenter une comparaison synsystématique des syntaxons élémentaires que nous avons définis à partir de concepts originaux, avec les très nombreuses descriptions d'associations forestières (dont le caractère résolument "globalisant" efface les discontinuités structurales et la compartimentation à des échelles inférieures à celle de la phytocoenose), ainsi qu'avec les "sociétés" herbacées décrites par les disciples des Ecoles nordiques, ces derniers travaux accordant un rôle fondamental à la physionomie (espèces dominantes, types biologiques...).

10.1. SYNSYSTÈME GÉNÉRAL

ASPLENIETEA TRICHOMANIS Braun-Blanquet 34 corr. Oberdorfer 77

POTENTILLETALIA CAULESCENTIS Braun-Blanquet 26

POTENTILLION CAULESCENTIS Braun-Blanquet 26
- * *Potentillo - Hieracietum* (Braun-Blanquet 33) J.L. Richard 72
- * *Asplenio fontani - Ceterachetum officinarum ass. nov.*

CYSTOPTERIDION J.L. Richard 72
- * *Asplenio - Cystopteridetum fragilis* Oberdorfer 36
  - *oxalidetosum subass. nov.*
  - *polypodietosum subass. nov.*
- * *Moehringio trinerviae - Geranietum robertiani ass. nov.*
- * *Carici brachystachyos - Asplenietum* J.L. Richard 72

THLASPIETEA ROTUNDIFOLII Braun-Blanquet *et al.* 47

THLASPIETALIA ROTUNDIFOLII Braun-Blanquet 26

STIPION CALAMAGROSTIS Jenny-Lips 30 ?
- * *Gymnocarpietum robertiani* Kuhn 37
- * *Scrophulario - Rumicetum scutati* (Breton 56) Royer 72
- * Groupement à *Stipa calamagrostis* J.L. Richard 72
- * *Iberidetum intermediae* J.L. Richard 71

ANEMONO - CARICETEA SYLVATICAE cl. nov. prov.

MERCURIALIETALIA ord. nov. prov.

SCILLION BIFOLIAE all. nov. prov.
- * *Scillo bifoliae - Ornithogaletum pyrenaici ass. nov.*
  - *typicum subass. nov.*
  - *melittietosum subass. nov.*
  - *primuletosum elatioris subass. nov.*
- * *Rusco aculeati - Ornithogaletum pyrenaici ass. nov.*
  - *typicum subass. nov.*
  - *melittietosum subass. nov.*
  - *phyllitidetosum subass. nov.*
- * *Polygonato verticillati - Ornithogaletum pyrenaici ass. nov.*
  - *typicum subass. nov.*
  - *melittietosum subass. nov.*
- * *Leucojo verni - Scilletum bifoliae ass. nov.*
  - *corydalidetosum solidae subass. nov.*
  - *corydalidetosum cavae subass. nov.*

ACTAEO - MERCURIALION all. nov. prov.
- * *Dentario - Mercurialietum ass. nov.*
- * *Phyllitido - Mercurialietum ass. nov.*
  - *typicum subass. nov.*
  - *lunarietosum subass. nov.*
  - *actaeetosum subass. nov.*
  - *polystichetosum setiferi subass. nov.*

SESLERIO - MERCURIALION all. nov. prov.
- * *Cephalanthero - Caricetum albae ass. nov.*
- * *Convallario - Mercurialietum ass. nov.*
  - *typicum subass. nov.*
  - *gymnocarpietosum subass. nov.*
  - *polygonatetosum odorati subass. nov.*
- * *Thlaspio montani - Seslerietum variae ass. nov.*
- * *Lathyro nigri - Caricetum montanae ass. nov.*

LUZULETALIA ord. nov. prov.

LUZULION PILOSAE all. nov. prov.
- * *Carici brizoidis - Milietum effusi ass. nov.*
  - *typicum subass. nov.*
  - *primuletosum elatioris subass. nov.*
  - *pteridietosum subass. nov.*
- * *Carici montanae - Galietum odorati ass. nov.*
  - *typicum subass. nov.*
  - *primuletosum elatioris subass. nov.*
  - *pteridietosum subass. nov.*
- * *Ficario vernae - Anemonetum nemorosae ass. nov.*

TEUCRION SCORODONIAE (Jouanne 29) De Foucault *et al.* 83
- * *Carici piluliferae - Pteridietum aquilini ass. nov.*

FRAGARIETALIA VESCAE ord. nov. prov.

?
- * *Calamintho - Brachypodietum sylvatici* Royer et Rameau 83

?
- * *Festuco giganteae - Brachypodietum sylvatici* De Foucault et Frileux 83 *nom. inv.*

?
- * *Laserpitio latifolii - Teucrietum scorodoniae ass. nov.*

10.2. ASSOCIATIONS SAXICOLES DE ROCHERS ET D'ÉBOULIS

Nous avons pu reconnaître dans les phytocoenoses forestières du Jura nord-occidental 6 syntaxons élémentaires (5 associations) sur les rochers et falaises calcaires et 4 associations sur éboulis plus ou moins mobiles, appartenant à la végétation herbacée. Cette relativement faible diversité contraste avec la richesse en groupements muscinaux épilithiques (21 syntaxons élémentaires recensés) qui accompagnent ces communautés herbacées. D'autre part, une bonne proportion de ces dernières peut participer à des phytocoenoses non forestières.

Les groupements herbacés rupicoles se développent à partir des fissures et des légers replats du rocher, au niveau desquels une quantité minimum d'humus s'est accumulée. Elles sont dépendantes de cet humus tant pour leur nutrition minérale que pour leur fixation au substrat. A la différence des communautés muscinales épilithiques, elles ne recouvrent donc en général qu'une portion limitée de la surface rocheuse et la sociabilité est faible.

Les principaux paramètres écologiques pouvant régler le déterminisme des syntaxons herbacés rupicoles sont l'inclinaison du support (généralement subvertical, plus rarement incliné ou horizontal), l'éclairement (lié à l'exposition mais aussi à la densité du couvert arborescent et arbustif, ainsi qu'à la situation topographique - corniche, base de falaise... -), l'hygrométrie (rôle du mésoclimat stationnel et des microclimats infrastationnels), les conditions moyennes et extrêmes de sécheresse du substrat (rôle du microclimat et des suintements ponctuels).

Dans le contexte forestier qui nous intéresse, les groupements rupicoles s'observent principalement au niveau des bases de falaises (stations d'érablières), des corniches (stations de chênaies pubescentes), des microfalaises sur les versants ou les flancs de dolines (stations de hêtraies, érablières-charmaies, etc.), des lapiaz (parois verticales et surfaces horizontales des blocs) et de certains éboulis grossiers (gros blocs éboulés, pierriers stabilisés).

Les groupements d'éboulis mobiles se développent rarement sous un couvert arborescent dense, mais plus fréquemment au niveau de petites clairières naturelles sur les versants pentus des vallées encaissées (stations d'érablières-tiliaies). Les clairières les plus grandes sont structurées en phytocoenoses (extraforestières) autonomes, mais celles-ci sont exceptionnelles dans notre dition. Les facteurs discriminants les plus évidents sont la granulométrie et les caractères mésoclimatiques stationnels (hygrométrie, température). Les contraintes importantes de ce milieu (effets mécaniques de la mobilité des cailloux en surface, faibles réserves en eau...) opèrent une sélection draconienne sur la flore herbacée et nécessitent des adaptations particulières (enracinement profond et solide, rhizomes...).

Une littérature abondante a eté consacrée à la végétation des rochers et éboulis calcaires, qu'il n'est pas dans notre propos de recenser ici. Parmi les travaux concernant de près ou de loin notre dition, il faut citer BARBE (1974), BEGUIN (1970), GEHU, RICHARD J.L. & TÜXEN (1972), IMCHENETZKY (1926), KUHN (1937), MOOR *et al.* (1957), OBERDORFER (1957), QUANTIN (1935), RICHARD J.L. (1971, 1972 & 1975), ROYER (1972), ROYER & RAMEAU (1971). La quasi-totalité des associations présentées ici ont déjà été décrites plusieurs fois (à l'exception du rare *Asplenio fontani-Ceterachetum* et du *Moehringio-Geranietum* des lapiaz).

10.2.1. *Potentillo - Hieracietum* (Br.-Bl.33) Richard 72 (Tab. XXIX)

Lit. : BARBE 1974. IMCHENETZKY 1926. RICHARD J.L. 1972 & 1975. ROYER 1972.

Composition floristique - Physionomie

Espèces caractéristiques d'association : *Draba aizoides, Hieracium humile, Daphne alpina, Potentilla caulescens, Hieracium bupleuroides, Primula auricula (?).*

Espèces constantes : *Sesleria varia, Athamantha cretensis, Asplenium ruta-muraria, Draba aizoides, Hieracium humile, Campanula rotundifolia.*

Espèces dominantes : *Draba aizoides, Hieracium humile, Athamantha cretensis, Sesleria varia.*

Très proche du *Drabo-Daphnetum alpinae* (Chouard 26) Royer 72 décrit en Bourgogne, le *Potentillo-Hieracietum* se caractérise par l'importance des espèces montagnardes et méditerranéo-montagnardes (*Daphne alpina, Iberis saxatilis*). Le recouvrement n'est jamais très important dans ce groupement d'hémicryptophytes à rosettes et de chamaephytes.

Le relevé 7, que nous avons annexé à cette association se distingue par l'absence des principales caractéristiques et la présence de *Primula auricula*; son statut exact reste à préciser.

Répartition - Ecologie

Décrite dans le Jura Suisse et le Jura Central, cette association semble disséminée sur une grande partie de la Chaîne jurassienne. Dans notre dition, elle est assez fréquente, quoique bien souvent fragmentaire, sur les falaises ensoleillées surplombant les reculées et les vallées encaissées.

Le *Potentillo-Hieracietum* présente un caractère héliophile assez marqué, mais il peut se rencontrer à la base des falaises ombragées par le couvert arborescent d'érablières thermophiles, parfois aussi au sommet des corniches boisées (chênaies pubescentes).

L'inclinaison du rocher est toujours très importante (subverticale). L'exposition est typiquement méridionale, sauf pour le groupement (?) à *Primula auricula*, qui peut se développer sur les falaises en exposition nord. (Roches de Châtard à Baume-les-Dames, Roche Fendue à Bief, Croix Béneton à Saint-Hippolyte).

Localisation des relevés (annexe du tableau XXIX)

Rel.1 : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; partie inférieure de la falaise, expo. SW, pente 80-90°. *Rel.2* : Pont-de-Roide, Crêt des Roches; éperon rocheux en corniche contact chênaie pubescente, expo. S, pente 50-90°. *Rel.3* : Pont-de-Roide, Crêt des Roches; falaise, expo. SW, pente 70-90°. *Rel.4* : Pont-de-Roide, Crêt des Roches; sommet falaise, expo. S, pente 70-90°. *Rel.5* : Baume-les-Dames, Fente de Babre; falaise expo. E, pente 90°. *Rel.6* : Mouthier, près cascade du Syratu; base falaise ombragée, expo. S à SE, pente 80-90°. *Rel.7* : Saint-Hippolyte, Croix Bénéton; haut de falaise ombragée, expo. E, pente 80-90°.

10.2.2. *Asplenio fontani - Ceterachetum officinarum ass. nov.* (Tab. XXX)

Composition floristique - Physionomie

Espèces caractéristiques d'association : *Asplenium fontanum, Ceterach officinarum.*

Espèces différentielles d'association : *Polypodium vulgare, Potentilla micrantha.*
Espèces constantes : *Asplenium trichomanes, Cardaminopsis arenosa, Asplenium fontanum, Ceterach officinarum, Polypodium vulgare.*
Espèces dominantes : *Asplenium trichomanes, Asplenium fontanum, Ceterach officinarum.*

Cette association originale, non encore décrite à notre connaissance, se laisse ranger dans le *Potentillion caulescentis* malgré la très faible représentation des caractéristiques de cette alliance. Il s'agit d'un groupement primaire, à ne pas confondre avec les groupements anthropogènes nitrophiles des vieux murs où *Ceterach* se réfugie parfois (*Cymbalarietum muralis* Görs 66, *Asplenietum trichomano-rutae-murariae* Tx.37).
Cette association est essentiellement composée de petites espèces de Fougères, peu recouvrantes.

Répartition - Ecologie

L'*Asplenio-Ceterachetum* est rare et strictement localisé dans la région du Vignoble (Quingey, Besançon, jusqu'à Baume-les-Dames à l'est). Dans cette région naturelle, il remplace en partie le *Potentillo-Hieracietum* à répartition plus montagnarde : il colonise surtout la base des falaises bien exposées (mais souvent très ombragées par le buis !), ainsi que les sommets de falaises exposées au nord. Moins héliophile que le *Potentillo-Hieracietum*, il évite les parties ensoleillées découvertes des grandes falaises. Son optimum écologique semble correspondre aux parois rocheuses subverticales à l'intérieur de certaines phytocoenoses forestières thermophiles (chênaies-érablières-charmaies).

Localisation des relevés (annexe du tableau XXX)

Rel.1 : Fourg, Bois de la Côte; microfalaise dans érablière-charmaie, expo. SSE, pente 70-90°. *Rel.2* : Aveney, Rocher de Valmy; base falaise, expo. W, pente 70-90°. *Rel.3* : Thoraise, Sur le Mont; haut de falaise, expo. NE, pente 90°. *Rel.4* : Thoraise, Sur le Mont; haut de falaise, expo. NE, pente 80-90°. *Rel.5* : Besançon, Fort de Planoise; microfalaise dans chênaie-charmaie à buis, expo. S, pente 80-90°. *Rel.6* : Thoraise, Sur le Mont; falaise, expo. E, pente 80-90°.

10.2.3. *Asplenio - Cystopteridetum fragilis* Oberd.36 (Tab. XXXI)

Lit. : GEHU, RICHARD J.L. & TÜXEN 1972. GILLET 1979. GILLET & MICHALET 1984. IMCHENETZKY 1926. LHOTE *et al* 1982. MOOR *et al* 1957. RICHARD J.L. 1972 & 1975.

Composition floristique - Physionomie

Espèce caractéristique d'association : *Cystopteris fragilis.*
Espèces constantes : *Asplenium trichomanes, Geranium robertianum, Phyllitis scolopendrium, Hedera helix.*
Espèces dominantes : *Asplenium trichomanes, Phyllitis scolopendrium, (Asplenium viride), (Polypodium vulgare).*

Cette association bien connue est souvent confondue avec les communautés muscinales (nombreuses et souvent très intriquées !) qu'elle côtoie généralement : celles-ci doivent être clairement distinguées et relevées séparément, leur biologie, et donc leur structure et leur déterminisme écologique s'avérant fort différents.

L'association est dominée par des Fougères. La composition floristique fait intervenir plusieurs espèces souvent reléguées au rang de compagnes, mais que nous considérons quant à nous comme des caractéristiques (ou tout au moins de bonnes différentielles régionales) du *Cystopteridion* et des *Potentilletalia (Mycelis muralis, Moehringia trinervia, Cardamine impatiens, Cardaminopsis arenosa* (*), *Arabis turrita).* Elle est très proche de celle du *Moehringio-Geranietum* (§ 10.2.4.).

Répartition - Ecologie

L'*Asplenio-Cystopteridetum* est répandu dans toute la dition. Il s'agit d'un syntaxon propre aux phytocoenoses d'érablières-tiliaies, érablières-frênaies, érablières-

---

(*) cette espèce n'est représentée dans les forêts de notre dition que par la sous-espèce *borbasii.*

charmaies et hêtraies-tiliaies à mésoclimat frais et ombragé. Son caractère sciaphile affirmé et ses exigences vis-à-vis de l'hygrométrie en font une association typiquement intraforestière. Elle se développe au niveau des fissures et des légers replats garnis d'humus des microfalaises et de la base ombragée des hautes falaises verticales ou subverticales en exposition septentrionale. Elle s'observe aussi fréquemment sur les parois verticales des gros blocs rocheux éboulés et des lapiaz à diaclases profondes.

10.2.3.1. Sous-association *oxalidetosum subass. nov.* (Tab. XXXI, rel.1-12)

Espèces différentielles : *Oxalis acetosella, Asplenium viride, Sesleria varia, Campanula cochleariifolia.*

Cette sous-association correspond à l'aile montagnarde de l'*Asplenio-Cystopteridetum,* décrite en particulier par RICHARD (1972). Elle est répandue dans tout l'étage montagnard du Jura, depuis le fond des reculées de la Vallée de la Loue jusqu'aux "pessières à doradille" de la Haute-Chaîne. Dans notre dition, elle s'observe dans les érablières d'ubac au-dessus de 500 m d'altitude, et plus bas, dans des stations "abyssales" au fond des reculées profondes à mésoclimat froid et humide (gros blocs éboulés).

10.2.3.2. Sous-association *polypodietosum subass. nov.* (Tab. XXXI, rel.13-25)

Espèces différentielles : *Polypodium vulgare, Moehringia trinervia.*

Il s'agit de l'aile collinéenne, légèrement appauvrie (*Asplenium viride* est absent, *Cystopteris fragilis* moins constant), de l'association. Elle est répandue dans notre dition en-dessous de 450 m d'altitude dans les érablières-tiliaies des versants d'ubac, ainsi que dans les érablières-charmaies de flanc de doline et les parois verticales des lapiaz. Les grandes Fougères (*Phyllitis, Polypodium*) jouent

un rôle physionomique important; malgré nos efforts, nous n'avons pas pu établir la présence certaine de *Polypodium interjectum* dans les biotopes rupicoles intraforestiers de notre dition.

Localisation des relevés - Espèces accidentelles (annexe du tableau XXXI)

Rel.1 : Le Pissoux, Grand Bois du Châtelard; microfalaise dans hêtraie, expo. E, pente 70-90°. *Rel.2* : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; microfalaise fond du cirque, expo. E, pente 80-90°. *Rel.3* : Sancey-le-Long, reculée de la Baume; base falaise fond du cirque, expo. W, pente 90°. *Rel.4* : Nods, le Dérochoir; base falaise, expo. NE, pente 90°. *Rel.5* : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; paroi d'un gros bloc éboulé au fond du cirque, expo. N, pente 90°. *Rel.6* : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; paroi gros bloc calcaire éboulé au fond du cirque, expo. E, pente 90°. *Rel.7* : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; gros bloc éboulé près ruisseau, expo. SE, pente 70-90°. *Rel.8* : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; paroi gros bloc éboulé fond du cirque, expo. W, pente 80-90°. *Rel.9* : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; base falaise sous érablière, expo. ENE, pente 90°. *Rel.10* : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; rochers escarpés base falaise en érablière, expo. ENE, pente 50-90°. *Rel.11* : Mouthier, Gorges de Noailles; microfalaise dans hêtraie-tiliaie, expo. NNW, pente 70-90°. *Rel.12* : Silley-Bléfond, Cuves de Bléfond; rochers base falaise en érablière-tiliaie, expo. N, pente 40-90°. *Rel.13* : Rurey, Bief de Vaux; base falaise, expo. N, pente 90°. *Rel.14* : Châtillon-sur-Lison, Bois des Routes; gros blocs éboulés, expo. E, pente 50-90°. *Rel.15* : Montfaucon, Côte d'Arbais; base falaise morcelée, expo. N, pente 70-90°. *Rel.16* : Epeugney, Bois des Cordées; microfalaise en flanc de doline, expo. N, pente 90°. *Rel.17* : Thoraise, Sur le Mont; flanc rocheux de doline, expo. NW, pente 70-90°. *Rel.18* : Silley-Bléfond, Cuves de Bléfond; microfalaise dans gorges encaissées, expo. SW, pente 80-90°. *Rel.19* : Aveney, Bois Chamblon; microfalaise, expo. NNW, pente 70-90°. *Rel.20* : Montfaucon, La Malate; microfalaise bas de versant, expo. N, pente 80-90°. *Rel.21* : Epeugney, Bois des Cordées; microfalaise flanc de doline, expo. NE, pente 90°. *Rel.22* : Osselle, près des Grottes; microfalaise flanc de doline, expo. NE, pente 90°. *Rel.23* : Aveney, Bois Martelin; rochers bas de versant bord du Doubs, expo. N, pente 70-90°. *Rel.24* : Busy, Moulin de Moulinot; microfalaise dans chênaie-charmaie, expo. N, pente 80-90°. *Rel.25* : Besançon, Forêt de Chailluz; microfalaise flanc de doline, expo. N, pente 90°.

Espèces accidentelles : *Rel.4* : *Festuca altissima (+.2)*. *Rel.15* : *Alliaria petiolata (1.2)*. *Rel.19* : *Chelidonium majus (+)*. *Rel.23* : *Arabis alpina (2.3)*.

10.2.4. *Moehringio trinerviae - Geranietum robertiani* ass. nov. (Tab. XXXII)

Composition floristique - Physionomie

Espèces différentielles d'association : *Geranium robertianum, Moehringia trinervia, Cardamine impatiens.*
Espèces constantes : *Geranium robertianum, Moehringia trinervia, Hedera helix.*
Espèces dominantes : *Geranium robertianum, Hedera helix.*

Cette association inédite est assez proche de la précédente; elle s'en distingue entre autres par une fréquence et une abondance beaucoup plus faible des Fougères du *Cystopteridion* et par l'importance des thérophytes (*Moehringia trinervia, Cardamine impatiens* et les germinations d'*Acer pseudoplatanus* !). On note également la présence parmi les compagnes d'un certain nombre d'espèces humicoles des

Anemono-Caricetea sylvaticae . Le recouvrement est généralement important (jusqu'à 80%), autre différence avec l'*Asplenio-Cystopteridetum*.

Répartition - Ecologie

Le *Moehringio-Geranietum*, exclusivement intraforestier, est assez répandu dans toute la dition, surtout au niveau des lapiaz des plateaux. Il colonise les surfaces horizontales planes des gros blocs calcaires, recouvertes d'une très mince couche d'humus noir, dans des conditions mésoclimatiques variées (stations mésophiles à xéroclines de chênaies-charmaies-tiliaies de lapiaz sur plateaux, gros blocs éboulés dans stations de hêtraies-tiliaies ou érablières-charmaies de bas de versant d'ubac ou d'adret, etc.). A l'état fragmentaire, il est dispersé dans la plupart des chênaies-charmaies calcicoles sur les rochers épars.

Localisation des relevés - Espèces accidentelles (annexe du tableau XXXII)

Rel.1 : Lizine, Bois des Serpents; blocs et rochers calcaires dans chênaie-charmaie sur crête. *Rel.2* : Epeugney, Bois des Cordées; surface d'une dalle horizontale dans lapiaz sur plateau. *Rel.3* : Epeugney, Bois des Cordées; surfaces rocheuses horizontales dans lapiaz entre deux dolines. *Rel.4* : Epeugney, Bois des Cordées; surface plane des blocs dans lapiaz de plateau. *Rel.5* : Epeugney, Bois des Cordées; surface rocheuse plane dans lapiaz bord de doline. *Rel.6* : Epeugney, Bois des Cordées; surface des gros blocs dans érablière-charmaie de flanc de doline. *Rel.7* : Epeugney, Bois des Cordées; lapiaz fermé spatial de plateau. *Rel.8* : Epeugney, Bois des Cordées; surface des blocs dans lapiaz fermé. *Rel.9* : Courcelles, Côte Jaillet; pierrier et rochers en place dans chênaie-charmaie, expo. NW, pente 0-30°. *Rel.10* : Boussières, Combe de l'Ours; replats des rochers dans ravin, expo. NE. *Rel.11* : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; bancs rocheux dans érablière, expo. WNW. *Rel.12* : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; surface des blocs dans lapiaz sur versant expo. NE. *Rel.13* : Chaux-lès-Passavant, la Glacière; surface des blocs dans lapiaz sur plateau. *Rel.14* : Mouthier, Gorges de Noailles; surface plane de rochers sur versant, expo. E. *Rel.15* : Mouthier, Gorges de Noailles; surfaces horizontales de gros blocs éboulés en bas de versant, expo. N. *Rel.16* : Mouthier, Gorges de Noailles; surface de gros blocs éboulés dans pente expo. NE.

Espèces accidentelles : *Rel.1* : *Galeopsis tetrahit (+)*. *Rel.4* : *Anemone nemorosa (+)*. *Rel.7* : *Mercurialis perennis (+.2)*, *Sedum telephium (+)*. *Rel.13* : *Solidago virgaurea (1.1)*. *Rel.14* : *Cystopteris fragilis (+)*, *Festuca altissima (+.2)*.

10.2.5. *Carici brachystachyos - Asplenietum* Richard 72

Lit. : LÜDI 1921. RICHARD J.L. 1972.

Espèce caractéristique d'association : *Carex brachystachys.*
Espèce différentielle d'association : *Adenostyles glabra.*

Cette association mal connue des étages montagnard supérieur et subalpin est rarissime et exceptionnelle dans notre dition. Nous ne la connaissons (station abyssale !) que des environs de la cascade au fond de la reculée de Valbois (découverte récente et inédite !), où elle colonise les rochers suintants (tuf fossile principalement) à l'intérieur d'une phytocoenose forestière très complexe caractérisée par un mésoclimat froid et très humide. Sur ces rochers, le *Carici-Asplenietum* voisine avec le *Plagiopo oederi-Orthothecietum.* N'ayant pu réunir un nombre suffisant d'éléments pour construire un tableau de cette association, nous nous limiterons à présenter un unique relevé.
Localisation : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; rochers suintants en "escaliers" au fond du cirque, pente 20-80°; septembre 1984; altitude 500 m; recouvrement 70%; *Sesleria varia 3.3, Carex brachystachys 2.2, Adenostyles glabra 1.1, Asplenium viride +.2, Geranium robertianum 1.2.*

10.2.6. *Gymnocarpietum robertiani* Kuhn 37 (Tab. XXXIII, rel.4-7)

Lit. : BARBE 1974. BEGUIN 1970. GILLET & MICHALET 1984. KUHN 1937.

Composition floristique - Physionomie

Espèce caractéristique d'association : *Gymnocarpium robertianum.*
Espèce différentielle d'association (?) : *Adenostyles glabra.*

Le *Gymnocarpietum robertiani* est l'association la plus "forestière" des associations d'éboulis, que nous avons toutes regroupées ici provisoirement dans l'alliance du *Stipion calamagrostis,* suivant en cela l'opinion d'OBERDORFER (1979); selon le synsystème proposé par BEGUIN (1970), qui devra être confirmé par une synthèse plus vaste, cette association

se range dans l'*Arabidion alpinae* Bég. 70. Contrairement à ce que pourrait suggérer notre tableau, *Adenostyles glabra* est rare dans notre dition (beaucoup plus rare que le *Gymnocarpietum robertiani* qui l'héberge préférentiellement !); il est curieux de constater que cette espèce est très rarement signalée par ailleurs dans ce groupement.

Celui-ci est généralement dominé par *Gymnocarpium robertianum, Knautia dipsacifolia* et *Geranium robertianum;* il renferme toujours une certaine proportion d'espèces "forestières" (*Mercurialis perennis, Helleborus foetidus, Euphorbia amygdaloides...*).

Répartition - Ecologie

Le *Gymnocarpietum robertiani* est assez répandu dans notre dition, principalement à l'étage montagnard, sur les éboulis moyens à grossiers plus ou moins stabilisés, en contact étroit avec les forêts (érablières-tiliaies) et les manteaux (corylaies) des versants abruts, surtout (mais pas exclusivement) en ubac. Il se comporte souvent, structuralement et dynamiquement, comme un véritable groupement d'ourlet interne au sein des phytocoenoses forestières sur éboulis calcaires. Il présente un caractère sciaphile et bénéficie de l'effet protecteur du couvert forestier (vis-à-vis de l'éclairement, de la température et de l'hygrométrie). La relative stabilité de l'éboulis explique un certain caractère humicole, à mettre en relation avec le rôle "humificateur" des associations muscinales très recouvrantes qui lui sont associées le plus souvent (*Cirriphylletum vaucheri, Cirriphyllo-Eurhynchietum loeskeobryetosum...*).

Localisation des relevés : voir annexe du tableau XXXIII au § 10.2.8.

10.2.7. *Scrophulario - Rumicetum scutati* (Breton 56) Royer 72 (Tab. XXXIII, rel.8-11)

Lit. : BARBE 1974. IMCHENETZKY 1926. RICHARD J.L. 1975. ROYER 1972.

Composition floristique - Physionomie

Espèces caractéristiques d'association : *Scrophularia hoppei, Rumex scutatus.*

Cette association, bien que proche floristiquement, doit être séparée du *Rumicetum scutati* (Fab.36) Kuhn 37, repris par BEGUIN (1970) dans le Haut-Jura. Le groupement qui participe aux phytocoenoses forestières de notre dition se rapproche davantage du *Rumici-Scrofularietum lamietosum* décrit par ROYER (1972) en Bourgogne. La constance de *Geranium robertianum, Helleborus foetidus* et l'absence de *Linaria alpina* et d'*Erysimum ochroleucum* nous font rapprocher notre association davantage de l'*Arabidion alpinae* Bég. 70 que du *Scrophularion juratensis* Bég. 70 ! *Galeopsis angustifolia* est très fréquente dans le *Scrophulario-Rumicetum* du Jura et de Bourgogne, comme d'ailleurs dans le *Rumicetum scutati* du Haut-Jura. Nous n'avons pas pu individualiser le *Galeopsietum angustifoliae* (Libb.39) Buck 42 dans notre dition.

Répartition - Ecologie

Comme le fait judicieusement remarquer J.M. ROYER, le *Scrophulario-Rumicetum* "recherche un mésoclimat frais, voire froid, propre aux stations ombreuses forestières" (ROYER 1972, p.203). Légèrement plus héliocline toutefois que le *Gymnocarpietum robertiani*, il se développe surtout dans les petites clairières, à ombrage diffus, en contact des phytocoenoses forestières d'érablières-tiliaies psychrophiles à thermoclines garnissant les versants abrupts en ubac ou en adret, principalement à l'étage montagnard. Il forme des peuplements plus ouverts que le *Gymnocarpietum robertiani*, sur les éboulis plus ou moins mobiles, de granulométrie centimétrique à décimétrique.

Localisation des relevés : voir annexe du tableau XXXIII au § 10.2.8.

10.2.8. Groupement à *Stipa calamagrostis* Richard 72 (Tab. XXXIII, rel.1-3)

Décrit succinctement par J.L. RICHARD (1972), ce groupement mal connu et dont la position synsystématique est incertaine (affinités avec le *Seslerio-Xerobromenion*) se rencontre exclusivement, dans notre dition, sur les éboulis très fins (véritable poussière calcaire) à la partie basale des hautes falaises en adret. Dans ces stations particulières, la pente est très variable (10-70°). Ce groupement forme une bande étroite et discontinue juste sous les falaises à l'intérieur des phytocoenoses de chênaies pubescentes ou d'érablières-tiliaies thermophiles.

Localisation des relevés (annexe du tableau XXXIII)

Rel.1 : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; éboulis calcaire poudreux base falaise, expo. W, pente 50°. *Rel.2* : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; éboulis poudreux sous la falaise, expo. SSW, pente 10°. *Rel.3* : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; éboulis fin poudreux base falaise, expo. SSW, pente 30°. *Rel.4* : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; éboulis moyen ombragé au pied de falaise fond du cirque, expo. NE, pente 50°. *Rel.5* : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; éboulis moyen fond du cirque, expo. NE, pente 50°. *Rel.6* : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; éboulis moyen décimétrique ombragé, expo. W, pente 40°. *Rel.7* : Mouthier, Gorges de Noailles; éboulis moyen à grossier dans clairière, expo. N, pente 40°. *Rel.8* : Grand-Combe-des-Bois, Gorges du Doubs; éboulis ombragé centimétrique à décimétrique, expo. SW, pente 40°. *Rel.9* : Grand-Combe-des-Bois, Gorges du Doubs; éboulis fin centimétrique, expo. W, pente 40°. *Rel.10* : Guillon-les-Bains, Gorges du Cusancin; éboulis mobile centimétrique à décimétrique dans clairière, expo. ENE, pente 45°. *Rel.11* : Baume-les-Dames, Fente de Babre; éboulis mobile centimétrique à décimétrique dans corylaie, expo. SW, pente 45°.

10.2.9. *Iberidetum intermediae* Richard 71

Espèce caractéristique d'association : *Iberis contejeani* Billot (taxon microendémique de l'espèce collective *I. intermedia*).

Nous avons rencontré cette association, décrite par J.L. RICHARD (1971, 1975) à Mandeure (Champ-Vermol) et au Clos du Doubs, dans les reculées de la Vallée de la Loue (GILLET & MICHALET 1984), où elle est rare et sporadique. De caractère nettement thermoxérophile, elle se rencontre uniquement dans le contexte des chênaies pubescentes, sur

des éboulis fins mobiles à proximité (au-dessus ou en-dessous) des corniches ensoleillées (Valbois, Noirvaux). A titre de complément aux descriptions de J.L. RICHARD (*op. cit.*), nous donnons ici un relevé provenant de la région du Plateau d'Ornans.
Localisation : Chassagne-Saint-Denis, Bois de Curon; éboulis fin dans clairière de chênaie pubescente sur corniche, expo. S, pente 20°; août 1978; altitude 540 m; recouvrement 50%; *Iberis intermedia fa. contejeani 2.1, Anthericum ramosum 2.2, Rosa pimpinellifolia 1.2, Teucrium chamaedrys 1.2, Vincetoxicum hirundinaria 1.1, Epipactis atrorubens 1.1, Galium album 1.2, Campanula rotundifolia +, Genista pilosa +.*

10.3. ASSOCIATIONS HUMICOLES DU SOUS-BOIS

Les 29 syntaxons élémentaires, regroupés en 14 associations nouvelles, décrits dans ce paragraphe concernent la végétation herbacée humicole du sous-bois des forêts de notre dition. Ces communautés sont considérées jusqu'ici comme de simples "synusies" (au sens restrictif de strate herbacée) et intégrées dans la définition des "associations forestières". Comme ces communautés que nous individualisons ici constituent normalement l'essentiel du lot floristique des associations forestières classiques, il n'est pas étonnant de constater que le synsystème que nous proposons reproduit partiellement les coupures traditionnelles des syntaxons forestiers (ce parallélisme sera discuté ultérieurement au § 14.5.2.).

Le déterminisme écologique des différents syntaxons herbacés humicoles du sous-bois est essentiellement édaphique. Les propriétés de l'humus et des horizons superficiels du sol (épaisseur, structure, texture, teneur en matière organique, pH, richesse en bases échangeables, présence de calcaire actif, etc.), qui dépendent étroitement des processus pédogénétiques (qui permettent de définir les différents

types de sols), sont fondamentaux. Le parallélisme étroit entre le comportement sociologique et écologique (vis-à-vis des facteurs édaphiques) des espèces herbacées du sous-bois a motivé une approche phytoécologique du milieu forestier basée sur les "groupes écologiques" (ou mieux "groupes socio-écologiques"). Cette démarche a surtout été développée en France (à l'initiative de DUCHAUFOUR) dans le cadre des études de typologie des stations forestières; l'ayant nous-même pratiquée (DUBURGUET & GILLET 1986), nous avons récemment eu l'occasion de nous exprimer sur l'intérêt phytosociologique d'une telle approche (GILLET 1985b, voir aussi RAMEAU 1985b). Sans rentrer dans les détails, précisons que les espèces sont regroupées en fonction de l'appréciation de leur degré de dépendance vis-à-vis de facteurs tels que l'acidité, la richesse trophique, l'hydromorphie, etc.

Sans vouloir minimiser l'importance des facteurs édaphiques, par ailleurs bien connus, nous insisterons ici sur d'autres facteurs du déterminisme des synusies herbacées humicoles intraforestières, qui ne sont que partiellement pris en compte par les études phytosociologiques classiques (basées sur les "associations forestières") ou phytoécologiques (basées sur les "types de stations forestières") et qui nous paraissent à ce niveau tout aussi fondamentaux : nous voulons parler des facteurs climatiques, dans une dimension spatiale (à trois échelles différentes) et temporelle.

Tout d'abord, les variations géographiques dans le macroclimat entre les différentes régions naturelles sont à l'origine (en relation avec le problème phytogéographique de l'histoire du peuplement floristique de celles-ci) de la différenciation d'associations géovicariantes (exemple des *Ornithogaleta, i.e. Scillo-Ornithogaletum, Rusco-Ornithogaletum* et *Polygonato-Ornithogaletum,* §§ 10.3.1., 10.3.2. & 10.3.3.), s'inscrivant respectivement dans des coenassociations homologues (*cf.* resp. §§ 14.3.10., 14.3.7. & 14.3.11.).

Le mésoclimat stationnel, en relation avec la topographie et l'exposition, encore modifié à un troisième niveau par la couverture arborescente et arbustive, agit de façon déterminante sur la composition floristique du sous-bois

herbacé : il est responsable pour une grande part du déterminisme des trois alliances calcicoles que nous avons distinguées sur des bases floristiques (*Scillion bifoliae*, *Actaeo-Mercurialion* et *Seslerio-Mercurialion*) (voir § 12.3.).

Enfin, il faut considérer, au niveau des synusies herbacées intraforestières, l'influence du facteur temps - saisonnier - sur les paramètres climatiques et ces communautés qui, à la différence de la plupart des synusies muscinales, présentent un développement cyclique annuel, pouvant se traduire par des modifications très profondes du tapis végétal. Le phénomène est décrit depuis très longtemps comme une succession de *phénophases*, que l'on repère généralement par le rythme de floraison des espèces herbacées. Cependant, il est des cas où les phénophases correspondent à des transformations profondes de la composition floristique même du sous-bois. C'est le cas, dans notre dition, des forêts eutrophes et fraîches de fond de vallon. On assiste dans ce cas à la succession de deux synusies, l'une vernale, l'autre estivale, nettement distinctes floristiquement et écologiquement. Si l'on compare, par exemple, le relevé 6 du tableau XLVI et le relevé 3 du tableau XLIV, effectués respectivement le 1er mai 1984 et le 9 septembre 1984 dans la même aire-échantillon, *i.e.* dans la même phytocoenose, il est difficile d'admettre que ces deux relevés représentent une association végétale unique ! L'attitude orthodoxe (qui ne s'applique guère qu'au milieu forestier !) qui consiste à "reconstituer" une strate herbacée "complète" en additionnant les deux relevés nous apparaît aujourd'hui aberrante : nous considérons qu'un relevé d'individu d'association doit être localisé dans l'espace *et dans le temps*, si toutefois on tient à ce qu'il soit la représentation d'une réalité concrète (c'est-à-dire observable). Ici encore, le critère *floristique* (présence, absence et éventuellement abondance des taxons) doit être le guide privilégié du phytosociologue : si, dans une station donnée, les phénophases vernales et estivales ne se distinguent que par des différences minimes (concernant surtout l'étalement des périodes de floraison des espèces, la quasi-totalité d'entre elles étant visibles, *i.e.* végétativement actives, dans les deux phénophases), il n'y a

aucune raison objective de les différencier en tant que syntaxons élémentaires séparés; si, par contre, comme c'est le cas dans notre exemple, les espèces à développement printanier, nombreuses et abondantes au printemps, connaissent une éclipse totale pendant la phase estivale où elles sont remplacées par d'autres espèces à développement plus tardif, il est raisonnable (c'est, en tous cas, le principe adopté ici !) de considérer deux syntaxons élémentaires séparés.

L'explication de ce phénomène est bien connue : dans des conditions édaphiques et mésoclimatiques favorables, les espèces à développement vernal (principalement des géophytes) bouclent leurs cycles végétatif et reproductif entre le mois de février et le mois de juin, c'est-à-dire avant la feuillaison des strates supérieures (arbustive et surtout arborescente); du point de vue écologique, ces plantes ont un comportement typiquement héliophile et psychrophile ! Il est, en l'occurence, intéressant de noter que beaucoup, parmi elles, ne sont d'ailleurs nullement exclusives des phytocoenoses forestières (*Narcissus pseudonarcissus* est très abondant dans certaines prairies de l'étage montagnard supérieur, *Scilla bifolia*, *Corydalis solida* et *Gagea lutea* sont fréquents dans certaines associations du *Poion alpinae* (Gams 36) Oberd. 50 et du *Polygono-Trisetion* Br.-Bl. et Tx. 43 (*cf.* GILLET, LHOTE & TRIVAUDEY 1984, MOOR 1952, et BEGUIN 1970).

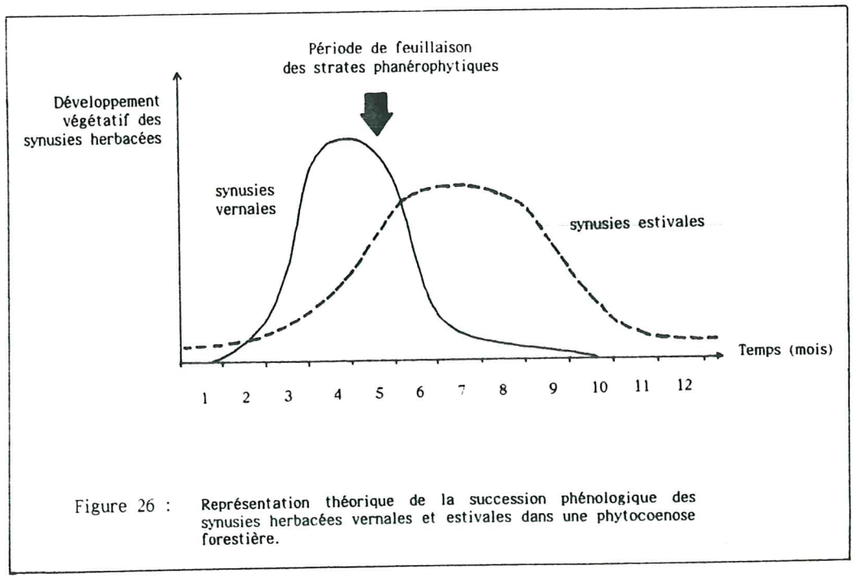


Figure 26 : Représentation théorique de la succession phénologique des synusies herbacées vernales et estivales dans une phytocoenose forestière.

Après la feuillaison des arbres, les géophytes vernales disparaissent rapidement de la surface du sol et entrent dans une période de dormance qui se poursuivra jusqu'au printemps suivant; pendant ce temps, les hémicryptophytes et chamaephytes sciaphiles envahissent le sous-bois : certaines n'apparaissent que tardivement (début de l'été), d'autres sont déjà visibles dès le début du printemps. Ce phénomène cyclique de succession des synusies peut être représenté par le schéma de la figure 26, valable pour toutes les phytocoenoses forestières où s'individualisent des synusies herbacées vernales (sous nos climats tempérés).

Aucune tentative convaincante de description et de classification des synusies herbacées humicoles intraforestières selon une méthode sigmatiste n'a, à notre connaissance, été menée à ce jour.

GAMS (1927), dans une volumineuse étude monographique, décrit, dans les Alpes suisses, une multitude d'associations, dont la plupart s'appuient sur des données floristiques fragmentaires et hétérogènes, basées en priorité sur l'appartenance à un type biologique; il définit ainsi, sur des bases méthodologiques obscures, des associations de géophytes (*Allietum ursini*, *Anemonetum nemorosae*, *Ficarietum*...), d'hémicryptophytes (*Caricetum albae*, *Festucetum heterophyllae*, *Brachypodieta sylvatici*...), presque aussi nombreuses que les espèces qui les constituent ! L'aspect synthétique est très négligé. La conception très restrictive de la synusie qu'illustre cet auteur dans ce travail explique, selon nous, que personne après lui n'ait poursuivi dans cette voie.

Un phytosociologue français méconnu, P. JOUANNE (1929), considère que la classification des associations en milieu forestier doit se baser uniquement sur la strate herbacée (indépendance relative de celle-ci, caractère souvent artificiel de la strate arborescente...); cette idée originale l'amène à définir des unités qui, dans leur essence, sont plus proches des nôtres que celles de GAMS (*op. cit.*). Cependant, même s'il n'en tient aucun compte dans ses comparaisons floristiques, JOUANNE inclut les arbres dans ses relevés

du sous-bois !

LIPPMAA (1933b, 1935, 1938), disciple de BRAUN-BLANQUET devenu grand défenseur des "associations unistrates" (*cf.* § 6.2.), s'est attaché à décrire quelques "unions" d'hémicryptophytes et géophytes du sous-bois des forêts d'Estonie, intégrées dans un système écologique qu'il a tenté, sans succès, d'extrapoler à l'ensemble de l'Europe.

Ni ces travaux, ni ceux des disciples de l'Ecole d'Upsala (à fondement physionomique), ni ceux des phytosociologues sigmatistes traditionnels (les relevés d'"associations forestières" ne permettant pas de reconstituer la compartimentation floristique et écologique spatio-temporelle correspondant aux synusies qu'elles intègrent *a priori*) n'ont donc pu servir de cadre synsystématique à notre analyse de ces communautés.

10.3.1. *Scillo bifoliae - Ornithogaletum pyrenaici ass. nov.* (Tab. XXXIV)

Composition floristique - Physionomie

Espèce caractéristique d'association : *Scilla bifolia* (optimum).
Espèces constantes : *Ornithogalum pyrenaicum*, *Scilla bifolia*, *Hedera helix*, *Arum maculatum*, *Anemone nemorosa*, *Lamium galeobdolon*, *Viola reichenbachiana*, *Ranunculus auricomus*, *Polygonatum multiflorum*, *Lathyrus vernus*, *Galium odoratum*, *Phyteuma spicatum*.
Espèces dominantes : *Ornithogalum pyrenaicum*, *Scilla bifolia*, *Hedera helix*, *Anemone nemorosa*, *Mercurialis perennis*.

Le *Scillo-Ornithogaletum* se différencie surtout négativement par rapport aux autres associations du *Scillion bifoliae all. nov.*, alliance qui regroupe les groupements humicoles à développement essentiellement vernal du sous-bois des chênaies-charmaies-hêtraies. Les caractéristiques d'alliance (voir tableaux XXXIV, XXXV, XXXVI et XXXVII) sont bien représentées, ainsi que les caractéristiques d'ordre supérieur.

La richesse floristique est importante (nombre spécifique moyen supérieur à 20), ainsi que le recouvrement (70-100%). Les géophytes jouent un rôle physionomique important, surtout au printemps; quelques-unes disparaissent en été, sans toutefois que la composition floristique s'en trouve fondamentalement modifiée (simple appauvrissement). Le maximum de développement de cette association culmine aux mois de mai-juin, les hémicryptophytes étant pour la plupart déjà bien développées.

Répartition - Ecologie

Le *Scillo-Ornithogaletum* est vraisemblablement répandu dans une grande partie du NE de la France (Bourgogne, Haute-Saône, Jura). Dans notre dition, il se limite aux régions de l'étage collinéen (altitude inférieure à 500 m) du Pays de Montbéliard et du plateau de Montrond-Bouclans. Dans ces régions naturelles, il constitue le sous-bois herbacé des chênaies-charmaies calcicoles.

Son développement est essentiellement vernal (mars à juin), mais il n'est pas remplacé par un autre type de synusie en période estivale, où il subsiste sous une forme appauvrie. Il se développe sur des sols relativement superficiels de type brun calcique (ou plus rarement brun calcaire), généralement installés sur une "dalle" calcaire peu profonde (et donc partiellement accessible par les racines des plantes herbacées), dans des positions topographiques variées (voir sous-associations).

10.3.1.1. Sous-association ***typicum*** *subass. nov.* (Tab. XXXIV, rel.4-17)

Le *Scillo-Ornithogaletum typicum* prospère sur les plateaux calcaires, les pentes faibles à moyennes à exposition E, SE ou SW, sur roche-mère de calcaire compact recouvert d'une mince couche de terra fusca (ou parfois de colluvions argilo-caillouteuses superficielles).

Sur les plateaux, il peut former une mosaïque plus ou

moins intriquée avec d'autres syntaxons herbacés (*Moehringio-Geranietum* sur les lapiaz et les pierriers, *Carici brizoidis-Milietum* ou *Carici montanae-Galietum* sur les "poches" d'argiles de décarbonatation, *Calamintho-Brachypodietum* dans les zones clairièrées...).

10.3.1.2. Sous-association ***melittietosum*** *subass. nov.* (Tab. XXXIV, rel.1-3)

Espèces différentielles : *Melittis melissophyllum, Lithospermum purpurocaeruleum, Tamus communis, Cephalanthera damasonium.*

Différencié par des espèces thermophiles du *Seslerio-Mercurialion,* le *Scillo-Ornithogaletum melittietosum* est assez rare dans la dition. Il se limite à la partie supérieure des pentes relativement fortes exposées au sud sur sol brun calcique plus ou moins colluvial. Il se distingue de la sous-association *typicum* par son caractère thermophile et héliocline.

10.3.1.3. Sous-association ***primuletosum elatioris*** *subass. nov.* (Tab. XXXIV, rel.18-31)

Espèces différentielles : *Primula elatior, Allium ursinum, Pulmonaria obscura, Ficaria verna, Deschampsia caespitosa, Milium effusum, Ajuga reptans, Dryopteris filix-mas, Geum urbanum, Senecio fuchsii, Oxalis acetosella, Dentaria heptaphyllos.*

Ce lot important d'espèces "hygroneutronitroclines", "hygroneutronitrophiles" ou "hygroacidoclines", dont la présence est assez faible (sauf pour les deux premières), isole nettement cette sous-association hygrocline du *Scillo-Ornithogaletum.* Celle-ci se développe sur les plateaux à la faveur de légères dépressions, où le sol est légèrement plus profond et plus frais, ainsi que sur les pentes faibles à moyennes en exposition N, NE, NW ou W, sur sol brun colluvial. Une variante à *Dentaria heptaphyllos* (rel. 18-19),

à tendance submontagnarde, est liée aux pentes d'ubac.Cette sous-association peut remplacer le *Leucojo-Scilletum* sur les flancs de dolines ombragés (Plateau de Montrond).

Localisation des relevés - Espèces accidentelles (annexe du tableau XXXIV)

Rel.1 : Cusance, le Val; colluvions sous falaise, expo. S, pente 35°. *Rel.2* : Valentigney, le Fouré; haut de pente, expo. S, pente 20°. *Rel.3* : Scey-en-Varais, les Pierrettes; haut de versant, expo. S, pente 20°. *Rel.4* : Scey-en-Varais, le Souillet; haut de versant, expo. SE, pente 10°. *Rel.5* : Montfaucon, Bois des Rattes; expo. SE, pente 15°. *Rel.6* : Vaire-le-Grand, les Tassenières; large crête entre deux dépressions. *Rel.7* : Malans, Côte aux Chèvres; expo. E, pente 10°. *Rel.8* : Epeugney, Bois des Cordées; plateau. *Rel.9* : Tarcenay, Bois l'Essart; plateau, entre deux dolines. *Rel.10* : Scey-en-Varais, les Combes; expo. SE, pente 10°. *Rel.11* : Pouilley-les-Vignes, Bois de la Chaille; expo. SW, pente 5°. *Rel.12* : Scey-en-Varais, Bois des Epesses; plateau. *Rel.13* : Tarcenay, Bois l'Essart; flanc de doline, expo. E, pente 30°. *Rel.14* : Baume-les-Dames, Bois de la Côte Envers; bas de versant, expo. NNW, pente 20°. *Rel.15* : Malbrans, Combe Martin; plateau, expo. SW, pente 5°. *Rel.16* : Besançon, Forêt de Chailluz; flanc de doline, expo. S, pente 10°. *Rel.17* : Mérey-sous-Montrond, le Grand Bois; plateau. *Rel.18* : Mérey-sous-Montrond, le Rondot; versant, expo. NW, pente 15°. *Rel.19* : Montfaucon, le Communal de Chevriot; versant, expo. N, pente 20°. *Rel.20* : Myon, Bois de Montbergeret; bas de versant, expo. SE, pente 10°. *Rel.21* : Besançon, Forêt de Chailluz; plateau. *Rel.22* : Epeugney, Bois des Cordées; plateau. *Rel.23* : Bouclans, Bois des Dames; plateau. *Rel.24* : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; petite combe, expo. WSW, pente 10°. *Rel.25* : Pugey, les Ordons; plateau. *Rel.26* : Glamondans, vallée de l'Audeux; bas de versant, expo. WNW, pente 5°. *Rel.27* : Baume-les-Dames, Bois de la Côte Envers; bas de pente sur colluvions, expo. NNE, pente 20°. *Rel.28* : Scey-en-Varais, sous le Châtel; versant sur colluvions, expo. NW, pente 35°. *Rel.29* : Montfaucon, Côte d'Arbais; versant, expo. NW, pente 20°. *Rel.30* : Vaire-le-Grand, les Tassenières; bord de dépression, expo. N, pente 10°. *Rel.31* : Epeugney, Bois des Cordées; base flanc de doline, expo. NE, pente 25°.

Espèces accidentelles : *Rel.9 : Geranium robertianum (+.2). Rel.10 : Carex umbrosa (+.2). Rel.12 : Lathyrus montanus (+). Rel.14 : Orchis mascula (+), Polypodium vulgare (+). Rel.18 : Sanicula europaea (+). Rel.20 : Listera ovata (+). Rel.23 : Heracleum sphondylium (+). Rel.26 : Aconitum vulparia (+), Lilium martagon (2.2), Valeriana officinalis (+), Veronica chamaedrys (+). Rel.27 : Athyrium filix-femina (+). Rel.29 : Lathraea squamaria (+.2).*

10.3.2. *Rusco aculeati - Ornithogaletum pyrenaici ass. nov.* (Tab. XXXV)

Composition floristique - Physionomie

Espèces caractéristiques d'association : *Ruscus aculeatus, Iris foetidissima, Carex depauperata.*
Espèce différentielle d'association : *Viola hirta* (incl. *Viola collina*).
Espèces constantes : *Ruscus aculeatus, Ornithogalum pyrenaicum, Hedera helix, Mercurialis perennis, Lathyrus vernus, Viola reichenbachiana, Arum maculatum, Melica uniflora, Brachypodium sylvaticum, Glechoma hederacea.*
Espèces dominantes : *Hedera helix, Mercurialis perennis, Ornithogalum pyrenaicum, Glechoma hederacea.*

Cette association originale est bien caractérisée par trois espèces méditerranéo-atlantiques, qui atteignent dans notre dition la limite nord-orientale de leur aire. Le reste

de la flore traduit ce caractère subatlantique-subméditerranéen (*Ornithogalum pyrenaicum, Festuca heterophylla, Helleborus foetidus, Narcissus pseudonarcissus, Tamus communis*...); les espèces typiquement médioeuropéennes et montagnardes sont moins bien représentées que dans le *Scillo-Ornithogaletum* ou le *Polygonato-Ornithogaletum*. La physionomie varie peu durant la période de végétation du sous-bois herbacé, la prépondérance des hémicryptophytes et des chamaephytes réduisant l'importance des géophytes, discrètes et relativement peu nombreuses. Le maximum de développement de cette association s'observe en mai-juin.

Répartition - Ecologie

Le *Rusco-Ornithogaletum* est inféodé à la région du Vignoble de Quingey-Besançon (et plus au sud jusqu'à Lons, hors de notre dition), *i.e.* sur le rebord occidental de la Chaîne Jurassienne ("façade atlantique"); à partir de ce centre de gravité, son aire de répartition remonte la vallée du Doubs jusqu'à la hauteur de Baume-les-Dames vers l'est; au niveau de ce secteur du faisceau bisontin, elle a tendance à se morceler, le groupement se réfugiant dans des stations thermoxérophiles, progressivement remplacé ailleurs par le *Scillo-Ornithogaletum*. L'association est répandue sur les plateaux (partie occidentale des Avant-Monts) et les pentes sur calcaire compact, à exposition variable, mais avec une prédilection pour les versants à composante S et W. Elle évite les dépressions et les bas de versants à mésoclimat frais et humide, où elle est remplacée par le *Leucojo-Scilletum* ou, parfois, par le *Scillo-Carpinetum primuletosum* (surtout vers l'est de son aire). On peut la rencontrer depuis le niveau de la vallée du Doubs (250 m) jusqu'à plus de 500 m d'altitude sur le faisceau bisontin.

Du point de vue écologique, le *Rusco-Ornithogaletum* présente dans la dition un caractère calcicole affirmé. Sa répartition est liée à un macroclimat doux et humide (influence atlantique marquée), ce qui explique son absence de l'étage collinéen du Pays de Montbéliard (bien que *Carex depauperata* soit signalé comme abondant par CONTEJEAN 1892

au Mont Bart !), ainsi que de tout le Premier Plateau (nous n'avons découvert qu'une station isolée de cette association dans une érablière-tiliaie près d'Ornans, *cf.* rel.1). L'originalité floristique de ce groupement herbacé se retrouve dans les strates supérieures des phytocoenoses qui l'hébergent, étant généralement associé au *Coronillo emeri-Daphnetum laureolae* et à l'*Aceri opali-Tilietum carpinetosum (cf.* §§ 11.3.2., 11.4.2. & 14.3.7.).

10.3.2.1. Sous-association ***typicum*** *subass. nov.* (Tab. XXXV, rel.6-19)

Le *Rusco-Ornithogaletum typicum* occupe les plateaux et les pentes faibles à moyennes diversement exposées, sur sol brun calcique (ou eutrophe) superficiel.

10.3.2.2. Sous-association ***melittietosum*** *subass. nov.* (Tab. XXXV, rel.1-5)

Espèces différentielles : *Melittis melissophyllum, Primula veris* ssp. *canescens, Calamintha sylvatica, Lithospermum purpurocaeruleum, Sesleria varia.*

Différenciée par des espèces xérocalcaricoles, cette sous-association est inféodée aux stations de versants exposés au sud (ou SW), sur sol très superficiel et caillouteux (caractère calcicole xérocline, thermophile et héliocline). C'est la seule sous-association du *Rusco-Ornithogaletum* présente aux limites orientales de son aire (faisceau bisontin entre Roulans et Baume-les-Dames, haute vallée de la Loue).

10.3.2.3. Sous-association ***phyllitidetosum*** *subass. nov.* (Tab. XXXV, rel.20-24).

Espèces différentielles : *Phyllitis scolopendrium, Polypodium vulgare, Dryopteris filix-mas.*

Cette sous-association n'est pas l'homologue du *Scillo-Ornithogaletum primuletosum,* qui n'a apparemment aucun équivalent à l'intérieur du *Rusco-Ornithogaletum* (le caractère

mésophile, voire xérocline, de cette dernière association expliquant l'absence des espèces hygroclines comme *Primula elatior, Pulmonaria obscura...*). Le *Rusco-Ornithogaletum phyllitidetosum* se rencontre dans des stations ombragées d'éboulis moyens stabilisés, sous une falaise, en bas de versant, ou plus souvent en flanc de doline (exposition E, W, plus rarement N). Le caractère légèrement psychrocline et hygrocline du groupement explique son appauvrissement en taxons xéroclines. Cette sous-association peut se comporter comme la synusie herbacée estivale de certaines phytocoenoses forestières (elle se développe alors surtout après la disparition du *Leucojo-Scilletum corydalidetosum solidae* à la fin du printemps); le plus souvent cependant, elle se développe seule, dans les stations délaissées par le *Leucojo-Scilletum* (stations à caractère plus mésophile).

Localisation des relevés - Espèces accidentelles (annexe du tableau XXXV)

Rel.1 : Châteauvieux-les-Fossés, le Grand Chanêt; versant, expo. SW, pente 40°. *Rel.2* : Besançon, Fort de Planoise; versant, expo. S, pente 30°. *Rel.3* : Baume-les-Dames, Fente de Babre; versant sous falaise, expo. SW, pente 25°. *Rel.4* : Baume-les-Dames, Fente de Babre; haut de versant, expo. S, pente 20°. *Rel.5* : Baume-les-Dames, Roches de Châtard; haut de versant et crête, expo. SE, pente 5-10°. *Rel.6* : Montferrand-le-Château, sous le Château; versant sous falaise, expo. S, pente 25°. *Rel.7* : Busy, Moulin du Moulinot; versant, expo. NW, pente 15°. *Rel.8* : Thoraise, Sur le Mont; haut de versant, expo. SW, pente 5°. *Rel.9* : Fourg, Bois de la Côte; mi-versant, expo. SSE, pente 25°. *Rel.10* : Thoraise, Sur le Mont; versant, expo. SW, pente 10°. *Rel.11* : Besançon, Forêt de Chailluz; plateau. *Rel.12* : Aveney, Rocher de Valmy; crête, expo. E, pente 5°. *Rel.13* : Baume-les-Dames, Fente de Babre; crête, plat. *Rel.14* : Montfaucon, Bois des Rattes; mi-versant, expo. SSE, pente 15°. *Rel.15* : Quingey, Le Grand Bois; mi-versant, expo. ESE, pente 20-30°. *Rel.16* : Liesle, Bois du Chanois; mi-versant, expo. NW, pente 30°. *Rel.17* : Besançon, Côte de Chailluz; mi-versant, expo. SSE, pente 10°. *Rel.18* : Thoraise, Sur le Mont; haut de versant, expo. W, pente 5°. *Rel.19* : Osselle, près des Grottes; plateau. *Rel.20* : Aveney, Rocher de Valmy; haut de versant sous falaise, éboulis fixés, expo. W, pente 20°. *Rel.21* : Aveney, Rocher de Valmy; éboulis sous falaise, expo. WNW, pente 25°. *Rel.22* : Besançon, Côte de Chailluz; bas de versant, éboulis stabilisés, expo. E, pente 25°. *Rel.23* : Osselle, près des Grottes; flanc de doline, expo. E, pente 20°. *Rel.24* : Besançon, Forêt de Chailluz; flanc de doline, expo. N, pente 15°.

Espèces accidentelles : *Rel.1* : *Hieracium murorum (+.2). Rel.3 : Viola alba (+). Rel.4 : Silene vulgaris (+), Stellaria holostea (+), Hypericum hirsutum (+), Sedum telephium (+). Rel.5 : Convallaria majalis (1.2). Rel.7 : Lathraea squamaria (+.2). Rel.8 : Ficaria verna (+.2). Rel.12 : Primula elatior (+). Rel.14 : Bromus benekenii (+), Fraxinus excelsior juv. (+), Dactylis glomerata (+.2). Rel.17 : Bromus ramosus (+), Quercus petraea juv. (+.2). Rel.19 : Luzula pilosa (+). Rel.21 : Alliaria petiolata (1.2). Rel.24 : Asplenium trichomanes (+).*

10.3.3. ***Polygonato verticillati - Ornithogaletum pyrenaici*** *ass. nov.* (Tab. XXXVI)

Composition floristique - Physionomie

Espèces différentielles d'association : *Polygonatum verticil-*

latum, Asarum europaeum, Dentaria heptaphyllos, Carex pilosa, Veratrum album, Prenanthes purpurea.
Espèces constantes : *Polygonatum verticillatum, Hedera helix, Lamium galeobdolon, Lathyrus vernus, Ornithogalum pyrenaicum, Brachypodium sylvaticum, Viola reichenbachiana, Phyteuma spicatum, Galium odoratum, Polygonatum multiflorum, Solidago virgaurea, Arum maculatum, Paris quadrifolia.*
Espèces dominantes : *Ornithogalum pyrenaicum, Hedera helix, Galium odoratum, Lamium galeobdolon, Mercurialis perennis, Anemone nemorosa, Asarum europaeum, Carex pilosa.*

Le *Polygonato-Ornithogaletum* se distingue du *Scillo-Ornithogaletum* (et plus encore du *Rusco-Ornithogaletum*) par un ensemble important d'espèces à affinités montagnardes (ou submontagnardes). La diversité floristique est élevée (nombre spécifique moyen voisin de 25). Les hémicryptophytes dominent largement; les géophytes peuvent jouer localement un rôle physionomique important, mais leur fréquence est relativement faible. Les espèces hygroclines (voire méso-hygrophiles) sont bien représentées, même dans la sous-association *melittietosum* plus thermophile : cette présence "diffuse" dans cette association des espèces qui, dans le *Scillo-Ornithogaletum* permettent de différencier une sous-association *primuletosum* (et qui sont absentes du *Rusco-Carpinetum*), est à mettre en relation avec les facteurs macroclimatiques. Ceux-ci expliquent également que le développement du *Polygonato-Ornithogaletum* soit un peu plus tardif que celui des autres groupements du *Scillion bifoliae* (période de végétation plus réduite, surtout au printemps, optimum en juin-juillet).

Répartition - Ecologie

Cette association est fréquente sur les plateaux calcaires, les faisceaux et les vallées de l'étage montagnard inférieur de notre dition (altitude généralement comprise entre 500 et 800 m). Les précipitations abondantes et les basses températures hivernales, qui caractérisent le macroclimat de cette région naturelle, ont une action sélective sur la flore herbacée du sous-bois des hêtraies et hêtraies-

chênaies-charmaies calcicoles dans lesquelles elle se développe. Le spectre des conditions stationnelles possibles (topographie, type de sols...) est par ailleurs homologue de celui du *Scillo-Carpinetum* de l'étage collinéen (*cf.* § 10.3.1.).

10.3.3.1. Sous-association ***typicum*** *subass. nov.* (Tab. XXXVI, rel.4-22)

Il s'agit, de loin, de la sous-association la plus répandue. Elle s'observe sur les plateaux et crêtes calcaires (sol brun calcique), les pentes diversement exposées (sol brun calcique ou colluvial), et les bas de versants et dépressions (sol colluvial argilo-caillouteux).

10.3.3.2. Sous-association ***melittietosum*** *subass. nov.* (Tab. XXXVI, rel.1-3)

Espèces différentielles : *Melittis melissophyllum, Convallaria majalis, Sesleria varia, Teucrium scorodonia, Tamus communis.*

Le *Polygonato-Ornithogaletum melittietosum,* groupement héliothermocline homologue montagnard du *Scillo-Ornithogaletum melittietosum* et du *Rusco-Ornithogaletum melittietosum* collinéens, est plutôt rare et localisé sur les pentes moyennes à fortes en exposition sud (ou SW), dans les stations délaissées par le *Cephalanthero-Caricetum albae* (bas de versants notamment).

Localisation des relevés - Espèces accidentelles (annexe du tableau XXXVI)

Rel.1 : Vaufrey, Montavon; versant, expo. S, pente 20°. *Rel.2* : Rahon, Bois du Gouveau; mi-versant, expo. SW, pente 35°. *Rel.3* : Vellevans, Bois des Engoulots; versant, expo. WSW, pente 25°. *Rel.4* : Landresse, Bois de Latenson; bas de versant, expo. S, pente 25°. *Rel.5* : Laviron, Derrière le Peu; crête, plat. *Rel.6* : Belvoir, Charrière et Champ Renaud; versant, expo. SE, pente 20°. *Rel.7* : Belvoir, Combe Rouland; bas de versant, expo. SSW, pente 10°. *Rel.8* : Belvoir, Forêt du Chanois et des Epesses; plateau. *Rel.9* : Rahon, Bois du Fays; versant, expo. SE, pente 10°. *Rel.10* : Rahon, Bois du Fays; haut de versant, expo. SE, pente 5°. *Rel.11* : Domprel, Bois de la Côte; crête, expo. S, pente 5°. *Rel.12* : Germéfontaine, Bois de Volienne; bas de versant, expo. S, pente 5°. *Rel.13* : Guyans-Durnes, le Plancher; plateau. *Rel.14* : Laviron, Bois des Rochettes; plateau. *Rel.15* : Guyans-Durnes, le Plancher; dépression sur plateau. *Rel.16* : Vernierfontaine, Bois de la Bouhard; plateau. *Rel.17* : Myon, Bois Monniot; mi-versant, expo. W, pente 20°. *Rel.18* : Mamirolle, Forêt du Gros Bois; versant, expo. NE, pente 5°. *Rel.19* : Vernierfontaine, aux Combolles; plateau. *Rel.20* : Orsans, Bois de Grosse Aige; plateau. *Rel.21* : Aïssey, Prés du Cerf; bas de versant, expo. N, pente 10°. *Rel.22* : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; bas de versant, expo. WSW, pente 30°.

Espèces accidentelles : *Rel.1 : Veronica chamaedrys (+). Rel.2 : Calamintha sylvatica (+). Rel.4 : Ranunculus aconitifolius (1.1), Anemone ranunculoides (+). Rel.5 : Dryopteris filix-mas (+.2). Rel.7 : Aconitum vulparia (+.2). Rel.8 : Carex alba (+.2). Rel.9 : Leucojum vernum (+). Rel.10 : Quercus sp. juv. (1.3), Acer campestre juv. (+). Rel.14 : Circaea lutetiana (+.2). Rel.15 : Ficaria verna (1.2), Oxalis acetosella (1.2), Athyrium filix-femina (+). Rel.16 : Hieracium murorum (1.2). Rel.18 : Stellaria holostea (+). Rel.19 : Adoxa moschatellina (1.1), Galium aparine (+). Rel.21 : Clematis vitalba (+).*

10.3.4. *Leucojo verni - Scilletum bifoliae ass. nov.* (Tab. XXXVII)

Composition floristique - Physionomie

Espèces caractéristiques d'association : *Leucojum vernum, Anemone ranunculoides, Lathraea squamaria.*
Espèces différentielles d'association : *Ficaria verna, Allium ursinum, Aegopodium podagraria, Pulmonaria obscura.*
Espèces constantes : *Scilla bifolia, Arum maculatum, Lamium galeobdolon, Hedera helix, Leucojum vernum, Ficaria verna, Ornithogalum pyrenaicum, Ranunculus auricomus, Mercurialis perennis.*
Espèces dominantes : *Leucojum vernum, Allium ursinum, Scilla bifolia, Mercurialis perennis, Ficaria verna, (Isopyrum thalictroides).*

Il s'agit ici d'un type de synusie exclusivement vernal (développement de février à mai, optimum en avril), souvent décrit dans la littérature en tant que strate herbacée d'"associations forestières" du *Carpinion* (*Aconito vulparіae-Quercetum pedunculatae* Bugn. et Ram.74, voir JOUANNE 1929, BUGNON & RAMEAU 1974, GILLET 1978) ou du *Lunario-Acerion* (*Corydalido-Aceretum* Wilmanns 56, voir WILMANNS 1956, MOOR 1973, J.L. RICHARD 1975). La physionomie très originale de cette association est due à l'exubérance des géophytes printanières, qui ont déjà presque totalement disparu dès le mois de juin.

Répartition - Ecologie

Le *Leucojo-Scilletum* semble être largement distribué dans les régions calcaires du nord-est de la France (Bourgogne, Lorraine, Aisne, Jura septentrional...). Dans notre

dition, il est peu commun et se limite aux régions périphériques (région de Besançon, Pays de Montbéliard, Vallée du Doubs).

Il se développe sur les colluvions fines des fonds de combes (vallées sèches ou parcourues par un ruisseau plus ou moins temporaire) et des bas de versants, généralement exposés au nord. Ces stations se distinguent par un mésoclimat frais et humide et un sol profond, eutrophe, frais et bien aéré (limono-sableux ou limono-argileux renfermant une quantité variable de petits cailloux calcaires). Le groupement présente donc un caractère calcicole, mésohygrophile, psychrophile et héliocline.

Il est remplacé pendant l'été par des formes appauvries de divers syntaxons du *Scillion bifoliae* ou de l'*Actaeo-Mercurialion*.

10.3.4.1. Sous-association *corydalidetosum solidae subass. nov.* (Tab. XXXVII, rel.1-14)

Espèces différentielles : *Corydalis solida, Isopyrum thalictroides.*

Il s'agit de l'aile collinéenne et occidentale de l'association, caractérisant dans notre dition la région de Besançon (Plateau de Besançon, Avant-Monts occidentaux, Vignoble). Le *Leucojo-Scilletum corydalidetosum solidae* est assez fréquent sur les colluvions de flancs de dolines (érablières-charmaies), ainsi que dans les fonds de combes (chênaies pédonculées-frênaies-charmaies) et les bas de versants. *Isopyrum thalictroides* semble avoir son optimum dans ce groupement, mais cette espèce rare se développe également dans le *Ficario-Anemonetum*, plus mésotrophe. *Corydalis solida* participe également à certains groupements d'ourlets printaniers rudéraux dont le statut reste à définir.

10.3.4.2. Sous-association *corydalidetosum cavae subass. nov.* (Tab.XXXVII, rel.15-25)

Espèces différentielles : *Corydalis cava, Aconitum vulparia, Asarum europaeum.*

Cette sous-association géovicariante de la précédente présente un caractère montagnard plus marqué. Sa répartition est plus orientale (Jura septentrional, Suisse, Allemagne ?, Lorraine ?). Elle s'observe dans la partie est de notre dition (vallée du Doubs, de la Barbêche, du Gland, du Dessoubre...); elle se rencontre encore ponctuellement le long de la vallée du Doubs dans l'aire de la sous-association *corydalidetosum solidae*.

Le *Leucojo-Scilletum corydalidetosum cavae* n'est pas une simple "race géographique" du groupement précédent; il participe à des phytocoenoses de type différent, principalement des érablières-frênaies, plus rarement des hêtraies-tiliaies psychrophiles. Cette sous-association est plus fréquente que la précédente sur les bas de versants (souvent en pente forte), bien qu'on puisse également la rencontrer dans les fonds de combes (quand ceux-ci n'ont pas été enrésinés, ce qui est hélas fréquent !...).

Floristiquement et écologiquement, ce groupement assure la transition entre le *Scillion bifoliae* et l'*Actaeo-Mercurialion.*

Localisation des relevés - Espèces accidentelles (annexe du tableau XXXVII)

Rel.1 : Busy, Moulin du Moulinot; fond de vallon, terrasse bord ruisseau. *Rel.2* : Villars-Saint-Georges, Combe Arange; bordure de fond de doline large. *Rel.3* : Vaux-les-Prés, combe de Rix; fond de vallon, expo. N, plat. *Rel.4* : Vaux-les-Prés, le Cotard; bas de versant, expo. NW, plat. *Rel.5* : Rurey, Bief de Vaux; bas de versant dans vallée encaissée, expo. S, pente 20°. *Rel.6* : Rurey, Bief de Vaux; terrasse bord ruisseau. *Rel.7* : Montferrand-le-Château, Bois de Montferrand; bas de versant bord ruisseau, expo. SE, pente 10°. *Rel.8* : Montferrand-le-Château, Bois de Montferrand; bas de versant bord ruisseau, expo. SSE, pente 5°. *Rel.9* : Vaux-les-Prés, le Cotard; versant de colluvions sous falaise, expo. WNW, pente 30°. *Rel.10* : Thoraise, Sur le Mont; flanc de doline, expo. W, pente 10°. *Rel.11* : Besançon, Forêt de Chailluz; flanc de doline, expo. W, pente 5°. *Rel.12* : Besançon, Forêt de Chailluz; flanc de doline, expo. SW, pente 10°. *Rel.13* : Besançon, Forêt de Chailluz; flanc de doline, expo. NW, pente 10°. *Rel.14* : Rurey, Bief de Vaux; bas de versant sous falaise, expo. N, pente 15°. *Rel.15* : Refranche, Combe de Goële; bas de versant, expo. N, pente 15°. *Rel.16* : Saules, reculée de Cornebouche; terrasse fond de vallon, plat. *Rel.17* : Aveney, Bois Chamblon; bas de versant bord vallée du Doubs, expo. NW, pente 5°. *Rel.18* : Solemont, Val de Neuvier; fond de combe, vallée sèche, expo. N, pente 5°. *Rel.19* : Valentigney, Bois de Belchamp; fond de combe, vallée sèche, expo. N, plat. *Rel.20* : Mouillevillers, sous le Fondereau; fond de combe, vallée sèche, expo. SSW, pente 5°. *Rel.21* : Montfaucon, Côte d'Arbais; bas de versant près ruisseau, expo. NW, pente 5-10°. *Rel.22* : Montfaucon, Côte d'Arbais; bas de versant bord vallée du Doubs, expo. NW, pente 5°. *Rel.23* : Roches-lès-Blamont; Fontaine de Roches; versant fond de reculée, expo. E, pente 20°. *Rel.24* : Glay, la Papeterie; fond de combe, vallée sèche, expo. W, pente 5°. *Rel.25* : Villars-sous-Dampjoux, Sous aux Porcs; bas de versant en fond de reculée, expo. SE, pente 35°.

Espèces accidentelles : *Rel.6 : Urtica dioica (1.2). Rel.12 : Heracleum sphondylium (+). Rel.14 : Viola odorata (+.2). Rel.15 : Brachypodium sylvaticum (+.2), Ranunculus nemorosus (+), Lilium martagon (+). Rel.16 : Oxalis acetosella (1.2), Campanula trachelium (+), Euphorbia dulcis (+), Listera ovata (+). Rel.18 : Chrysosplenium alternifolium (+.2), Filipendula ulmaria (+). Rel.19 : Euphorbia amygdaloides (1.1), Sanicula europaea (+). Rel.20 : Geum urbanum (+). Rel.24 : Polypodium vulgare (+).*

10.3.5. *Dentario - Mercurialietum ass. nov.* (Tab. XXXVIII)

Composition floristique - Physionomie

Espèces différentielles d'association : *Dentaria heptaphyllos, Polygonatum verticillatum, Prenanthes purpurea.*
Espèces constantes : *Dentaria heptaphyllos, Mercurialis perennis, Galium odoratum, Hedera helix, Lamium galeobdolon, Paris quadrifolia, Lathyrus vernus.*
Espèces dominantes : *Dentaria heptaphyllos, Mercurialis perennis, Galium odoratum, Hedera helix.*

Le *Dentario-Mercurialietum* est différencié régionalement par la fréquence des espèces montagnardes, bien qu'elles ne soient pas exclusives de ce groupement, pouvant participer à différentes associations de l'étage montagnard. Le caractère accidentel des espèces saxicoles du *Cystopteridion*, ainsi que l'importance relative des caractéristiques d'ordre et de classe (nombreuses et assez fréquentes ici), permettent également de différencier nettement cette association du *Phyllitido-Mercurialietum.*

La physionomie varie peu pendant la période de végétation, le maximum de développement s'observant entre mai et juillet.

Répartition - Ecologie

Le *Dentario-Mercurialietum* est une association typiquement montagnarde, assez répandue dans notre dition sur les versants d'ubac (rebord des plateaux, faisceaux, reculées), uniquement dans la région naturelle des plateaux d'Ornans, Pierrefontaine et du Lomont. Elle se retrouve, sous une forme plus riche encore en montagnardes (*Festuca altissima...*) à l'étage montagnard supérieur, au-dessus de 800 m dans le Jura central. Elle s'installe sur les sols brunifiés colluviaux (sur matériaux argilo-caillouteux stabilisés) des pentes moyennes à fortes, en exposition N le plus souvent, à l'intérieur de phytocoenoses de hêtraies ou hêtraies-tiliaies.

Localisation des relevés - Espèces accidentelles (annexe du tableau XXXVIII)

Rel.1 : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; bas de versant, expo. NE, pente 25°. *Rel.2* : Vaufrey, Petit Gros Bois; bas de versant, expo. N, pente 20°. *Rel.3* : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; mi-versant, expo. ENE, pente 40°. *Rel.4* : Bonnevaux-le-Prieuré, vallée de la Brême; mi-versant, expo. NNW, pente 40°. *Rel.5* : Landresse, Bois du Fays; versant, expo. W, pente 20°. *Rel.6* : Grandfontaine-sur-Creuse, Bois de Notre-Dame; versant, expo. WSW, pente 20°. *Rel.7* : Epenouse, le Theurey; versant, expo. E, pente 30°. *Rel.8* : Cour-Saint-Maurice, Sur Antier; haut de versant, expo. NW, pente 40°. *Rel.9* : Provenchères, Voie de Venant; haut de versant, expo. ENE, pente 40°. *Rel.10* : Orgeans, Beauregard; mi-versant, expo. NW, pente 40°. *Rel.11* : Soulce-Cernay, Côtard aux Choux; bas de versant, expo. NW, pente 30°. *Rel.12* : Vaudrivillers, Sous les Roches; mi-versant, expo. N, pente 40°. *Rel.13* : Villers-Chief, la Faye; versant, expo. N, pente 30°.

Espèces accidentelles : *Rel.5* : *Elymus europaeus (1.2). Rel.6* : *Lilium martagon (+), Euphorbia dulcis (+). Tamus communis (+). Rel.7* : *Milium effusum (+). Rel.8* : *Pulmonaria montana (+). Rel.10* : *Epilobium montanum (+), Fragaria vesca (+). Rel.11* : *Ranunculus auricomus (+), Primula elatior (+), Knautia dipsacifolia (+). Rel.12* : *Cardamine pratensis (+).*

10.3.6. *Phyllitido - Mercurialietum ass. nov.* (Tab. XXXIX)

Composition floristique - Physionomie

Espèces caractéristiques d'association : *Phyllitis scolopendrium, Polystichum lobatum, Polypodium vulgare.*
Espèces constantes : *Phyllitis scolopendrium, Mercurialis perennis, Hedera helix, Lamium galeobdolon, Arum maculatum.*
Espèces dominantes : *Mercurialis perennis, Phyllitis scolopendrium, Hedera helix.*

Cette association se caractérise floristiquement par la présence élevée des grandes Fougères du *Cystopteridion* (surtout *Phyllitis scolopendrium*), une richesse floristique faible (nombre spécifique moyen inférieur à 10), l'importance des espèces "calcicoles" des *Mercurialietalia* (voir tableau LXX et § 12.3.) et la faible représentation des espèces caractéristiques de classe. La physionomie est relativement stable, quelques espèces de Fougères et d'hémicryptophytes jouant un rôle déterminant par leur hyperdominance. Parfois, le *Phyllitido-Mercurialietum* se comporte comme une synusie (phénophase) estivale, après la disparition du *Leucojo-Scilletum* au début de l'été (ce cas est assez fréquent en bas de versant).

Répartition - Ecologie

Le *Phyllitido-Mercurialietum* est répandu dans toutes les régions naturelles de la dition. Ses stations de prédilection sont les érablières-tiliaies sur éboulis moyens à grossiers en forte pente d'ubac, généralement sous une falaise ou une microfalaise. Sur les plateaux, cette association peut se développer sur les flancs escarpés des dolines (en exposition NE généralement), au sein d'érablières-charmaies. Mais deux sous-associations (*cf.* §§ 10.3.6.3. & 10.3.6.4.) se développent électivement sur les colluvions argilo-caillouteuses et éboulis calcaires fins (groises...) dans des hêtraies-tiliaies d'ubac. Les conditions mésoclimatiques de toutes ces stations se caractérisent par un faible ensoleillement, une hygrométrie élevée et des températures moyennes plus basses que la normale macroclimatique.

Du point de vue pédologique, les types de sols varient de l'humocalcaire à la rendzine colluviale. Une certaine instabilité en surface, liée à la nature du matériau (éboulis fins à grossiers), à la déclivité et à l'alimentation par les falaises surplombantes, constitue une propriété sélective de ces sols sur la flore herbacée du sous-bois.

10.3.6.1. Sous-association *typicum subass. nov.* (Tab. XXXIX, rel. 10-18)

Cette sous-association est la plus répandue sur les éboulis grossiers, dans des stations d'érablières-tiliaies ou d'érablières-charmaies plus "mésophiles" que la sous-association suivante, principalement à basse altitude (optimum à l'étage collinéen).

10.3.6.2. Sous-association *lunarietosum subass. nov.* (Tab. XXXIX, rel.1-9)

Espèces différentielles : *Lunaria rediviva, Geranium robertianum, Oxalis acetosella, Chrysosplenium alternifolium, Impatiens noli-tangere.*

Le *Phyllitido-Mercurialietum lunarietosum* se développe électivement sur les éboulis moyens (très rarement grossiers) dans des stations d'érablières-frênaies-tiliaies à hygrométrie constamment élevée (abords de cascades, zones de ruissellements, "bouts-du-monde"...). Cette sous-association présente un caractère plus nettement montagnard que la précédente (optimum à l'étage montagnard, au-dessus de 500 m).

10.3.6.3. Sous-association *actaeetosum* *subass. nov.* (Tab. XXXIX, rel.19-28)

Espèces différentielles : *Galium odoratum, Polygonatum multiflorum, Viola reichenbachiana, Actaea spicata.*

Le *Phyllitido-Mercurialietum actaeetosum* est relativement proche floristiquement du *Dentario-Mercurialietum* (voir § 10.3.5.). Il se développe sur des éboulis calcaires fins en pente très forte, dans des stations de hêtraies-tiliaies psychrophiles, ainsi que sur des colluvions argilo-caillouteuses dans des érablières-charmaies (flancs de dolines, bas de versants...). Il est assez répandu sur les versants des vallées encaissées et des reculées, ainsi que sur les plateaux (dolines). L'importance des espèces caractéristiques de classe (surtout *Galium odoratum, Polygonatum multiflorum* et *Viola reichenbachiana*) indique la tendance à la brunification (rôle des argiles).

10.3.6.4. Sous-association *polystichetosum setiferi* *subass. nov.* (Tab.XXXIX, rel.29-35)

Espèces différentielles : *Polystichum setiferum, Leucojum vernum, Scilla bifolia, Allium ursinum.*

Cette sous-association est proche de la précédente; elle s'en distingue en particulier par l'absence de *Polystichum lobatum* et son remplacement par *Polystichum setiferum.* La répartition (méconnue !) de cette espèce subatlantique-subméditerranéenne dans notre dition semble limitée, d'après nos observations, à la région naturelle du Vignoble de Quingey-Besançon. Elle différencie selon nous une sous-association géovicariante de la précédente, limitée à la partie aval de la vallée du Doubs (jusqu'à Deluz vers l'est), dans des stations de hêtraies-tiliaies sur éboulis fins (ou colluvions argilo-caillouteuses) en pente forte d'ubac. Au printemps, quelques espèces de géophytes (*Leucojum vernum, Scilla bifolia, Allium ursinum*) transgressent fréquemment dans ce groupement de l'étage collinéen.

Localisation des relevés - Espèces accidentelles (annexe du tableau XXXIX)

Rel.1 : Solemont, Val de Neuvier; bas de versant sous falaise dans combe, expo. ENE, pente 20°. *Rel.2* : Nans, Cirque de Nans; éboulis moyen fond du cirque, expo. SE, pente 40°. *Rel.3* : Montgesoye, reculée de Vau; éboulis moyen fond du cirque, expo. SW, pente 40°. *Rel.4* : Sancey-le-Long, reculée de la Baume; éboulis moyens fond du cirque, expo. NE, pente 40°. *Rel.5* : Nods, le Dérochoir; éboulis moyen à grossier, expo. N, pente 35°. *Rel.6* : Saint-Hippolyte, Bief de Fovet; éboulis moyens, expo. NNE, pente 40°. *Rel.7* : Sancey-le-Long, reculée de la Baume; éboulis moyen, expo. W, pente 40°. *Rel.8* : Mouthier, Gorges de Noailles; éboulis grossiers en bas de versant dans combe, expo. ESE, pente 30°. *Rel.9* : Nans-sous-Sainte-Anne, Creux Billard; éboulis moyens sous falaise dans cirque, expo. E, pente 30°. *Rel.10* : Thoraise, sous le Mont; éboulis grossier sous falaise, expo. N, pente 35°. *Rel.11* : Longeville, Bois des Bouges; éboulis grossier, expo. N, pente 30°. *Rel.12* : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; éboulis grossiers, expo. NNW, pente 40°. *Rel.13* : Laissey, cascade du Rougnon; éboulis moyen sous falaise, expo. N, pente 40°. *Rel.14* : Tarcenay, Bois l'Essart; flanc rocheux de doline, gros blocs, expo. NE. *Rel.15* : Guillon-les-Bains, vallée du Cusancin; éboulis sous falaise, expo. NNE, pente 40°. *Rel.16* : Rouhe, les Forges de Châtillon; éboulis grossiers bas de versant, expo. N, pente 40°. *Rel.17* : Baume-les-Dames, Roches de Châtard; éboulis grossiers sous falaise, expo. N, pente 40°. *Rel.18* : Baume-les-Dames, Bois de la Côte Envers; éboulis moyen à grossier, expo. N, pente 40°. *Rel.19* : Laissey, cascade du Rougnon; éboulis fin terreux sous falaise, expo. NNW, pente 50°. *Rel.20* : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; éboulis fin mi-versant, expo. ENE, pente 40°. *Rel.21* : Silley-Bléfond, vallée de l'Audeux; éboulis fins sous falaise, expo. NNE, pente 20°. *Rel.22* : Baume-les-Dames, Bois de la Côte Envers; éboulis fins (groise), mi-versant, expo. N, pente 40°. *Rel.23* : Montmahoux, Creux Grillet; éboulis fin sous microfalaise, expo. NNE, pente 30°. *Rel.24* : Baume-les-Dames, Roches de Châtard; éboulis fin (groise), expo. N, pente 40°. *Rel.25* : Ougney-Douvot, la Louvière; versant, expo. N, pente 30°. *Rel.26* : Baume-les-Dames, Bois de la Côte Envers; éboulis fins, expo. N, pente 40°. *Rel.27* : Baume-les-Dames, la Grange Villotey; éboulis fin sous falaise, expo. NE, pente 30°. *Rel.28* : Laissey, cascade du Rougnon; éboulis fins à grossiers en bas de versant, expo. N, pente 10°. *Rel.29* : Thoraise, sous le Mont; éboulis fin terreux sous falaise, expo. NNE, pente 35°. *Rel.30* : Thoraise, sous le Mont; éboulis fin dans couloir de colluvionnement, expo. N, pente 50°. *Rel.31* : Montfaucon, Côte d'Arbais; éboulis fins à moyens sous falaise, expo. N, pente 35°. *Rel.32* : Montfaucon, Côte d'Arbais; éboulis fin à grossier, expo. N, pente 30°. *Rel.33* : Montfaucon, Côte d'Arbais; éboulis fin terreux, expo. N, pente 40°. *Rel.34* : Vaire-le-Grand, les Guérinots; éboulis fin sous falaise, expo. NW, pente 30°. *Rel.35* : Boussières, Combe de l'Ours; éboulis moyen sous falaise, expo. NE, pente 35°.

Espèces accidentelles : *Rel.1* : *Asarum europaeum (+.2), Moehringia muscosa (+.2). Rel.2* : *Cardaminopsis arenosa (1.2). Rel.4* : *Dryopteris austriaca (+). Rel.5* : *Sesleria varia (1.2). Rel.7* : *Circaea lutetiana (+). Rel.8* : *Urtica dioica (1.2). Rel.11* : *Festuca altissima (+.2). Rel.12* : *Primula elatior (+), Heracleum sphondylium (+). Rel.17* : *Gymnocarpium robertianum (+). Rel.20* : *Carex flacca (1.2), Convallaria majalis (+). Rel.23* : *Polygonatum verticillatum (1.2). Rel.30* : *Glechoma hederacea (+). Rel.35* : *Ornithogalum pyrenaicum (1.1).*

10.3.7. *Cephalanthero - Caricetum albae* *ass. nov.* (Tab. XL)

Composition floristique - Physionomie

Espèces caractéristiques d'association : *Carex alba, Carex montana* (différentielle ?), *Hepatica nobilis, Cephalanthera damasonium, Cephalanthera longifolia, Rubus saxatilis.*
Espèces constantes : *Carex alba, Sesleria varia, Hedera he-*

lix, Anemone nemorosa, Carex flacca, Melittis melissophyllum, Lathyrus vernus, Euphorbia amygdaloides, Lamium galeobdolon.
Espèces dominantes : *Carex alba, Sesleria varia, Anemone nemorosa.*

Le *Cephalanthero-Caricetum albae* est une association bien caractérisée floristiquement, bien que légèrement appauvrie dans notre dition (certaines caractéristiques, comme *Rubus saxatilis,* sont peu fréquentes ici, alors qu'elles sont constantes dans d'autres régions). La diversité floristique est assez grande (nombre spécifique moyen voisin de 18). La physionomie, presque constante durant toute la période de végétation, est marquée par un taux de recouvrement important et par la prédominance des Cypéracées (*Carex div. sp.*) et des Poacées (*Sesleria*).

Répartition - Ecologie

Le *Cephalanthero-Caricetum albae* est réparti dans les régions montagneuses calcaires d'une grande partie de l'Europe moyenne. Dans le Jura, il semble lié spécifiquement à l'étage montagnard inférieur (GILLET *et al.* 1984). C'est le cas dans notre dition, où il constitue la strate herbacée de hêtraies ou hêtraies-chênaies-charmaies (*Carici-Fagetum auct.*) sur les rebords des plateaux et les hauts de versants, surtout aux abords des reculées, en exposition méridionale, sur sol calcaire (rendzine ou rendzine brunifiée) superficiel. Il présente un caractère calcicole, thermoxérocline et héliocline.

Localisation des relevés - Espèces accidentelles (annexe du tableau XL)

Rel.1 : Villars-sous-Dampjoux, Côte de Varjoulot; haut de versant, expo. S, pente 10°. *Rel.2* : Pont-de-Roide, Crêt des Roches; crête, expo. N, pente 10°. *Rel.3* : Cour-Saint-Maurice, les Plains; plateau. *Rel.4* : Rosières-sur-Barbèche, sous Chapelle de la Roche; versant, expo. S, pente 30°. *Rel.5* : Rosières-sur-Barbèche; versant, expo. W, pente 20°. *Rel.6* : Sancey-le-Long, Forêt du Chânois et des Epesses; rebord de plateau, expo. SSW. *Rel.7* : Cour-Saint-Maurice, Bois des Chenaux; haut de versant, expo. S, pente 30°. *Rel.8* : Cour-Saint-Maurice, Bois des Chenaux; haut de versant, expo. S, pente 35°. *Rel.9* : Bonnevaux-le-Prieuré, Rocher du Tourbillon; haut de versant, expo. S, pente 15°. *Rel.10* : Chassagne-Saint-Denis, Bois de Curon; rebord de plateau, expo. W, pente 20°. *Rel.11* : Flagey, Bois des Rappes; rebord de plateau, expo. SW, pente 5°. *Rel.12* : Flagey, Bois des Rappes; rebord de plateau, expo. S, plat. *Rel.13* : Chassagne-Saint-Denis, Bois de Curon; rebord de plateau, expo. SW, pente 5°. *Rel.14* : Chassagne-Saint-Denis, Bois de Curon; rebord de plateau, expo. SW, plat. *Rel.15* : Provenchères, Voie de Venant; rebord de plateau, expo. NW, pente 5°. *Rel.16* : Sancey-le-Long, Bois du Chânois et des Epesses; plateau.

Espèces accidentelles : *Rel.2 : Poa nemoralis (+). Rel.3 : Luzula pilosa (+), Galium sylvaticum (+). Rel.5 : Arum maculatum (1.2). Rel.7 : Anthericum ramosum (+), Epipactis helleborine (+). Rel.8 : Pulmonaria montana (+). Rel.9 : Vincetoxicum hirundinaria (+). Rel.12 : Melica uniflora (+). Rel.14 : Polygonatum multiflorum (+), Orchis mascula (+). Rel.15 : Brachypodium sylvaticum (+), Bromus benekenii (+), Prenanthes purpurea (+). Rel.16 : Cardamine pratensis (+).*

10.3.8. *Convallario - Mercurialietum ass. nov.* (Tab. XLI)

Composition floristique - Physionomie

Espèces constantes : *Mercurialis perennis, Hedera helix, Convallaria majalis.*
Espèces dominantes : *Mercurialis perennis, Hedera helix, Sesleria varia, Convallaria majalis.*

Cette association ne possède aucune espèce caractéristique ou différentielle propre. *Convallaria majalis,* qui trouve son optimum régional dans cette association, est fréquente également dans d'autres groupements du *Seslerio-Mercurialion,* ainsi que dans les groupements acidophiles collinéens. La diversité floristique est faible (nombre spécifique moyen proche de 10), le recouvrement variable (20 à 90%). Quelques espèces très sociables jouent un rôle physionomique déterminant. Le groupement présente un développement essentiellement estival.

Répartition - Ecologie

Le *Convallario-Mercurialietum* est assez répandu dans notre dition, à toutes altitudes, sur les pentes fortes, en exposition principalement méridionale, garnies d'éboulis calcaires fins, plus ou moins mobiles en surface, dans des phytocoenoses d'érablières-tiliaies thermophiles ou de hêtraies-tiliaies thermoclines.

10.3.8.1. Sous-association *typicum subass. nov.* (Tab. XLI, rel.7-16)

Cette sous-association, la plus pauvre floristiquement, est également la plus répandue. Elle se développe sur des pentes à forte déclivité (30-50° et parfois plus), recouvertes d'éboulis calcaires fins (centimétriques) plus ou moins enrichis en argiles. Il s'agit essentiellement de stations de tiliaies-érablières, mais aussi de certaines hêtraies-

tiliaies de versants "chauds" de reculées.

10.3.8.2. Sous-association *gymnocarpietosum robertiani* *subass. nov.* (Tab. XLI, rel.1-6)

Espèces différentielles : *Gymnocarpium robertianum, Actaea spicata, Centaurea montana, Aconitum vulparia, Aruncus dioicus.*

Le *Convallario-Mercurialietum gymnocarpietosum* présente quelque affinité floristique et écologique avec l'*Actaeo-Mercurialion*. Il présente en effet un caractère thermocline atténué et un net caractère montagnard. Il est plutôt rare dans notre dition et localisé dans des phytocoenoses de hêtraies-tiliaies sur colluvions argilo-caillouteuses et éboulis fins de versants abrupts de reculées, en exposition peu tranchée (W ou E). Sa préférence pour les versants des reculées (surtout aux abords des "bouts-du-monde") permet de lui attribuer un certain caractère hygrocline (exigences vis-à-vis de l'hygrométrie surtout). Ce groupement semble beaucoup plus répandu dans le Jura Gessien (voir strate herbacée du *Taxo-Fagetum auct., in* GILLET *et al.* 1984), où il est vraisemblablement favorisé par le macroclimat de l'étage montagnard moyen.

10.3.8.3. Sous-association *polygonatetosum odorati* *subass. nov.* (Tab. XLI, rel.17-22)

Espèces différentielles : *Polygonatum odoratum, Teucrium scorodonia, Tamus communis.*

Le *Convallario-Mercurialietum polygonatetosum* colonise les éboulis calcaires fins à moyens plus ou moins mobiles dans des stations de tiliaies-érablières, sous les falaises exposées au sud, souvent au contact de chênaies pubescentes. Cette sous-association représente l'aile thermoxérophile et héliophile de l'association.

Localisation des relevés - Espèces accidentelles (annexe du tableau XLI)

Rel.1 : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; éboulis moyen sous falaise, expo. ENE, pente 40°. *Rel.2* : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; éboulis fin bas de versant, expo. WSW, pente 20°. *Rel.3* : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; éboulis fin bas de versant, expo. WSW, pente 25°. *Rel.4* : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; éboulis fin à mi-versant, expo. WSW, pente 40°. *Rel.5* : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; éboulis fin en bas de versant, expo. WSW, pente 40°. *Rel.6* : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; éboulis fin en bas de versant, expo. W, pente 50°. *Rel.7* : Baume-les-Dames, Fente de Babre; éboulis fin, expo. S, pente 35°. *Rel.8* : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; éboulis fin à moyen sous falaise, expo. WSW, pente 45°. *Rel.9* : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; éboulis fin sous falaise, expo. W, pente 50°. *Rel.10* : Scey-en-Varais, le Souillet; éboulis moyen à grossier sous falaise, expo. SE, pente 25°. *Rel.11* : Chaux-lès-Passavant, la Grâce-Dieu; mi-versant sur éboulis fins (groises), expo. S, pente 45°. *Rel.12* : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; éboulis fin à mi-versant dans hêtraie, expo. W, pente 40°. *Rel.13* : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; éboulis fins sous la falaise, expo. SW, pente 40°. *Rel.14* : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; éboulis fin dans hêtraie, expo. WSW, pente 50°. *Rel.15* : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; hêtraie à mi-versant, expo. W, pente 50°. *Rel.16* : Baume-les-Dames, Fente de Babre; éboulis sous falaise, expo. SW, pente 50°. *Rel.17* : Baume-les-Dames, la Grange Villotey; éboulis fins sur crête expo. NE, pente 20°. *Rel.18* : Cléron, reculée de Noirvaux; éboulis fin sous la falaise, expo. S, pente 30°. *Rel.19* : Courtefontaine, Combe Malaux; éboulis fin sur versant, expo. S, pente 40°. *Rel.20* : Vellevans, le Fays de Vellevans; éboulis fin sous falaise, expo. SSE, pente 35°. *Rel.21* : Baume-les-Dames, Château-Simon; éboulis fin sous microfalaise, expo. SW, pente 20°. *Rel.22* : Baume-les-Dames, Fente de Babre; éboulis moyen sous falaise, expo. W, pente 30°.

Espèces accidentelles : *Rel.1 : Dentaria heptaphyllos (1.1). Rel.8 : Carex alba (+), Campanula trachelium (+). Rel.10 : Scilla bifolia (+), Neottia nidus-avis (+). Rel.11 : Ornithogalum pyrenaicum (+.2). Rel.13 : Anthericum ramosum (+). Rel.14 : Laserpitium latifolium (+). Rel.15 : Phyteuma spicatum (1.2). Rel.16 : Viola hirta (+). Rel.17 : Pulmonaria montana (+). Rel.18 : Arabis turrita (+.2). Rel.19 : Heracleum sphondylium (+). Rel.20 : Viola reichenbachiana (+), Galium aparine (+). Rel.21 : Helleborus foetidus (+), Geranium robertianum (+). Rel.22 : Rubus caesius (+.2).*

10.3.9. *Thlaspio montani - Sesleretum variae ass. nov.* (Tab. XLII)

Composition floristique - Physionomie

Espèces caractéristiques d'association : *Thlaspi montanum, Primula veris ssp. canescens.*
Espèces différentielles d'association : *Carex humilis, Vincetoxicum hirundinaria, Teucrium chamaedrys, Polygonatum odoratum, Anthericum ramosum.*
Espèces constantes : *Sesleria varia, Melittis melissophyllum, Carex humilis, Teucrium scorodonia, Hedera helix, Thlaspi montanum, Vincetoxicum hirundinaria.*
Espèces dominantes : *Sesleria varia, Hedera helix.*

Cette association se distingue, outre ses caractéristiques qui lui sont quasi-exclusives, par un lot d'espèces transgressives héliophiles, pouvant participer par ailleurs à des associations d'ourlets externes, voire de pelouses. La physionomie est dominée par les Poacées et les Cypéracées; la diversité floristique est assez élévée (nombre spécifique

moyen voisin de 17), bien que la composition floristique apparaisse relativement constante.

Répartition - Ecologie

Le *Thlaspio-Seslerietum* est disséminé dans toute la dition, mais principalement à l'étage montagnard inférieur, dans les chênaies pubescentes des corniches et des bases de falaises ensoleillées (optimum en exposition S). Dans ces stations, le couvert arborescent est toujours plus ou moins ouvert, ce qui explique, avec les caratéristiques mésoclimatiques et édaphiques (le sol très superficiel s'apparente le plus souvent aux rendzines brunifiées), le caractère héliocline et thermoxérophile de la flore.

Localisation des relevés - Espèces accidentelles (annexe du tableau XLII)

Rel.1 : Bonnevaux-le-Prieuré, Rocher du Tourbillon; crête, expo. S. *Rel.2* : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; base falaise, expo. SW, pente 50°. *Rel.3* : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; éboulis plus ou moins fixé sous falaise, expo. SW, pente 40°. *Rel.4* : Sancey-le-Grand, reculée du Cul de Voye; éperon, expo. SW, pente 10°. *Rel.5* : Laissey, Mont Souvance; mi-versant, expo. S, pente 30°. *Rel.6* : Baume-les-Dames, le Burmont; haut de pente, sur microfalaise, expo. SW, pente 20°. *Rel.7* : Fleurey, la Roche Pendue; haut de versant et crête, expo. S, pente 0-20°. *Rel.8* : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; sous la corniche, expo. WSW, pente 40°. *Rel.9* : Vauclusotte, Bois de Lavanne; haut de versant sur microfalaise, expo. SW, pente 10°. *Rel.10* : Baume-les-Dames, Fente de Babre; corniche, expo. SW, pente 20°.

Espèces accidentelles : *Rel.1 : Fragaria vesca (+). Rel.4 : Melampyrum pratense (1.3), Knautia dipsacifolia (+), Cardamine pratensis (+). Rel.5 : Brachypodium sylvaticum (1.1), Ruscus aculeatus (+), Clematis vitalba (+), Silene nutans (+.2). Rel.6 : Carex digitata (1.2). Rel.7 : Laserpitium latifolium (1.1). Rel.8 : Calamintha sylvatica (+), Tamus communis (+), Peucedanum cervaria (+). Rel.10 : Melica uniflora (+.2).*

10.3.10. *Lathyro nigri - Caricetum montanae ass. nov.* (Tab.XLIII)

Composition floristique - Physionomie

Espèces différentielles d'association : *Carex montana, Molinia arundinacea, Pulmonaria montana, Pteridium aquilinum, Lathyrus niger.*

Espèces constantes : *Carex montana, Molinia arundinacea, Pulmonaria montana, Melittis melissophyllum, Carex flacca, Hedera helix, Euphorbia dulcis.*

Espèces dominantes : *Molinia arundinacea, Carex montana, Carex flacca, Hedera helix.*

La composition floristique de cette association, pourtant remarquablement homogène, frappe par son originalité : se trouvent réunies en effet ici des espèces qui semblent s'exclure ailleurs ! Nous avons hésité avant de ranger ce groupement (dont la composition rappelle celle du sous-bois du *Lathyro-Quercetum* décrit par J.L. RICHARD 1961) dans le *Seslerio-Mercurialion*, particulièrement en raison de ses affinités avec les *Luzuletalia*.

La physionomie se caractérise par la dominance de quelques espèces très sociables et constantes.

Répartition - Ecologie

Le *Lathyro-Caricetum* est rare dans notre dition; nous l'avons observé sur le Plateau d'Ornans (aux abords des reculées), et dans le Pays de Montbéliard (Mandeure, Champ-Vermol). Il est spécifiquement lié aux stations de pentes marneuses (marnes oxfordiennes ou argoviennes), moyennes à fortes, exposées au sud. La flore semble indiquer un curieux mélange d'influences calcicoles, acidoclines (silice ?), thermophiles et hygroclines, qui ne pourront être comprises qu'après un examen approfondi des propriétés du sol. Ces stations de chênaies marnicoles thermophiles ont été très souvent, et depuis longtemps, défrichées, pâturées et partiellement reboisées en pin sylvestre (*cf.* § 14.3.6.).

Localisation des relevés (annexe du tableau XLIII)

Rel.1 : Chassagne-Saint-Denis, Bois de Curon; haut de versant, sur marnes séquaniennes, expo. S, pente 5°. *Rel.2* : Chassagne-Saint-Denis, Bois de Curon; mi-versant, sur marnes séquaniennes, expo. S, pente 30°. *Rel.3* : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; mi-versant, sur marnes argoviennes, expo. WSW, pente 60°. *Rel.4* : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; mi-versant, sur marnes argoviennes, expo. WSW, pente 50°. *Rel.5* : Amondans, la Haute Craie; mi-versant, sur marnes argoviennes, expo. SW, pente 10°. *Rel.6* : Fertans, reculée de la Mée; mi-versant, sur marnes argoviennes, expo. SW, pente 25°. *Rel.7* : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; bas de versant, sur marnes oxfordiennes, expo. SW, pente 40°.

10.3.11. *Carici brizoidis - Milietum effusi ass. nov.* (Tab. XLIV)

Composition floristique - Physionomie

Espèce caractéristique d'association : *Carex brizoides.*

Espèces constantes : *Hedera helix, Carex brizoides, Deschampsia caespitosa, Luzula pilosa, Milium effusum, Oxalis acetosella, Viola riviniana, Lonicera periclymenum, Polygonatum multiflorum, Rubus fruticosus coll.*.
Espèces dominantes : *Carex brizoides, Oxalis acetosella, Milium effusum, Hedera helix, Deschampsia caespitosa, Rubus fruticosus coll., (Vinca minor).*

Cette association se distingue floristiquement du *Carici montanae-Galietum* par l'absence des espèces montagnardes et des éléments des *Mercurialietalia,* ainsi que par la présence élevée de *Carex brizoides.* La richesse floristique est moyennement élevée (nombre spécifique moyen inférieur à 17).

L'association présente un développement essentiellement estival (optimum en juillet), la physionomie laissant une place prépondérante aux hémicryptophytes, principalement des Poacées (*Milium, Deschampsia*), des Cypéracées (*Carex div. sp.*) et des Joncacées (*Luzula div. sp.*); les ronces (essentiellement *Rubus tereticaulis* ?) tendent à envahir le sous-bois, surtout quand le couvert arborescent est partiellement ouvert.

Répartition - Ecologie

Le *Carici brizoidis-Milietum* caractérise les forêts acidoclines à mésoacidophiles de l'étage collinéen de notre dition (de Besançon à Montbéliard). Il semble largement répandu dans le nord-est de la France, en-dessous de 500 m d'altitude. Il constitue le sous-bois de chênaies-charmaies-hêtraies développées sur des matériaux argilo-limoneux plus ou moins décalcifiés : marnes, terra fusca enrichies en limons, limons à chailles, alluvions siliceuses anciennes de l'Aar-Doubs ou de l'Ognon, etc.. Dans ces stations, à pente faible ou nulle, les sols varient du brun mésotrophe au brun lessivé acide.

La faible représentation relative de cette association dans notre dition nous a contraint à un échantillonnage assez limité; il est probable que dans des régions voisines où elle est mieux développée, d'autres sous-associations et variantes seraient à définir.

10.3.11.1. Sous-association ***typicum*** *subass. nov.* (Tab. XLIV, rel.7-11)

Cette sous-association se rencontre çà et là sur des substrats variés (marnes, limons de plateaux...). Elle côtoie souvent la sous-association *pteridietosum*; dans ce cas elle préférera les pentes légères et les bordures des massifs forestiers, où le sol est moins lessivé.

10.3.11.2. Sous-association ***primuletosum elatioris*** *subass. nov.* (Tab. XLIV, rel.1-6)

Espèces différentielles : *Primula elatior, Ajuga reptans, Glechoma hederacea, Paris quadrifolia, Geum urbanum.*

Le *Carici brizoidis-Milietum primuletosum* est répandu dans notre dition dans les fonds de dolines (sols bruns mésotrophes limoneux profonds et frais), et les dépressions marneuses larges. La flore présente un caractère "hygroneutronitrocline" lié à une certaine fraîcheur du sol et à un lessivage modéré (rôle des apports latéraux).

10.3.11.3. Sous-association ***pteridietosum*** *subass. nov.* (Tab. XLIV, rel.12-20)

Espèces différentielles : *Pteridium aquilinum, Luzula luzuloides, Convallaria majalis, Lathyrus montanus, Maianthemum bifolium, Melampyrum pratense.*

Cette sous-association constitue l'aile mésoacidophile du *Carici brizoidis-Milietum.* Elle se développe sur des sols bruns lessivés, acides en surface, installés sur les limons de plateaux (limons à chailles) et les alluvions siliceuses anciennes (anciennes terrasses alluviales, d'âge Pliocène essentiellement); sur ces matériaux, elle est beaucoup plus répandue que la sous-association *typicum* acidocline.

Localisation des relevés - Espèces accidentelles (annexe du tableau XLIV)

Rel.1 : Besançon, Forêt de Chailluz; fond de doline. *Rel.2* : Silley-Bléfond, Bois des Planches; fond de doline. *Rel.3* : Liesle, la Fassure Bois; large dépression marneuse. *Rel.4* : Besançon, Forêt de Chailluz; fond de doline. *Rel.5* : Osse, Bois des Sausses; plateau, sur marnes. *Rel.6* : Osse, le Bois Bas; plateau, sur marnes. *Rel.7* : Dammartin-les-Templiers, Bois Ramé; plateau, sur marnes. *Rel.8* : Berche, Bois des Chevalières; plateau. *Rel.9* : Courcelles-lès-Montbéliard, Bois du Chênois; plateau, sur alluvions siliceuses anciennes. *Rel.10* : Valentigney, Bois du Vernois; alluvions siliceuses anciennes sur plateau. *Rel.11* : Valentigney, Bois du Vernois; alluvions siliceuses anciennes sur plateau. *Rel.12* : Valentigney, Bois du Vernois; alluvions siliceuses anciennes sur plateau. *Rel.13* : Montferrand-le-Château, Bois de Montferrand; alluvions siliceuses anciennes sur plateau. *Rel.14* : Courcelles-lès-Montbéliard, Bois du Chênois; alluvions siliceuses anciennes sur plateau. *Rel.15* : Courcelles-lès-Montbéliard, Bois du Chênois; alluvions siliceuses anciennes. *Rel.16* : Liesle, Bois du Chanois; limons de la Bresse. *Rel.17* : Liesle, Bois du Chanois; limons de la Bresse. *Rel.18* : Pouilley-les-Vignes, Bois de la Chaille; limons à chailles. *Rel.19* : Geneuille, Bois de Geneuille; alluvions siliceuses anciennes. *Rel.20* : Besançon, Forêt de Chailluz; limons de plateau.

Espèces accidentelles : *Rel.1 : Vicia sepium (+.2). Rel.2 : Carex digitata (1.2), Allium ursinum (1.3), Lilium martagon (+), Hieracium murorum (+). Rel.3 : Epipactis purpurata (1.1). Rel.4 : Arum maculatum (+), Athyrium filix-femina (1.2), Melandrium rubrum (+), Moehringia trinervia (+.2). Rel.5 : Quercus sp. (2.2). Rel.6 : Ficaria verna (+). Rel.12 : Veronica officinalis (+). Rel.18 : Deschampsia flexuosa (1.2). Rel.20 : Festuca heterophylla (2.2).*

10.3.12. *Carici montanae - Galietum odorati ass. nov.* (Tab. XLV)

Composition floristique - Physionomie

Espèces différentielles d'association : *Polygonatum verticillatum, Carex montana, Carex umbrosa.*
Espèces constantes : *Hedera helix, Rubus fruticosus coll., Polygonatum verticillatum, Luzula pilosa, Carex sylvatica, Anemone nemorosa, Galium odoratum.*
Espèces dominantes : *Anemone nemorosa, Hedera helix, Rubus fruticosus coll., Galium odoratum, Oxalis acetosella, Deschampsia caespitosa.*

Le *Carici montanae-Galietum* est l'homologue montagnard inférieur du *Carici brizoidis-Milietum* collinéen. Il s'en différencie par la disparition de certaines espèces planitiaires et collinéennes (*Carex brizoides, Dryopteris carthusiana...*), et l'apparition d'espèces à affinités submontagnardes. *Carex umbrosa* peut être considéré dans notre dition comme une bonne espèce différentielle, présente dans toutes les sous-associations du *Carici montanae-Galietum odorati*, alors qu'il ne se rencontre qu'exceptionnellement dans certaines formes mésohygrophiles du *Carici brizoidis-Milietum.* Une autre différence essentielle, qui justifie à notre avis une

distinction au rang de l'association, tient à la présence non négligeable dans le *Carici montanae-Galietum* (y compris dans la sous-association *pteridietosum*) d'espèces neutrophiles (*Carex montana, Pulmonaria montana, Euphorbia amygdaloides, Lathyrus vernus, Elymus europaeus, Carex flacca...*), qui rapprochent cette association des *Mercurialietalia*. La richesse floristique est élevée (nombre spécifique moyen supérieur à 18).

Répartition - Ecologie

Le *Carici montanae-Galietum* est largement répandu sur les plateaux à l'étage montagnard inférieur, de 400 à 800 m d'altitude (en dessous de 450 m, son aire recouvre partiellement celle du *Carici brizoidis-Milietum* collinéen).

Il se développe sur des sols bruns mésotrophes à bruns lessivés acides en surface, sur les plateaux recouverts de terra fusca et de limons, les fonds de dolines, les dépressions marneuses, etc.

10.3.12.1. Sous-association *typicum subass. nov.* (Tab. XLV, rel.1-10)

Cette sous-association est très répandue sur les plateaux calcaires recouverts de terra fusca ou de marnes plus ou moins enrichies de limons. La flore présente un caractère acidocline et mésophile.

10.3.12.2. Sous-association *primuletosum elatioris subass. nov.* (Tab. XLV, rel.11-21)

Espèces différentielles : *Primula elatior, Ajuga reptans, Athyrium filix-femina, Milium effusum, Senecio fuchsii, Dryopteris filix-mas, Glechoma hederacea, Ficaria verna, Pulmonaria obscura, Veratrum album.*

Cette sous-association est l'homologue montagnard inférieur du *Carici brizoidis-Milietum primuletosum.* Elle se développe dans les fonds de dolines (limons colluvionnés

légèrement lessivés), les dépressions et bas de versants sur marnes ou marnocalcaires. La flore indique un caractère acidocline et "hygroneutronitrocline".

10.3.12.3. Sous-association ***pteridieto-sum*** *subass. nov.* (Tab. XLV, rel.22-30)

Espèces différentielles : *Lonicera periclymenum, Luzula luzuloides, Pteridium aquilinum, Vaccinium myrtillus, Molinia arundinacea, Veronica officinalis.*

Cette sous-association à caractère mésoacidophile est assez fréquente sur les plateaux recouverts de limons (surtout limons à chailles).

Localisation des relevés - Espèces accidentelles (annexe du tableau XLV)

Rel.1 : Charbonnières-les-Sapins, Combe Madame; plateau. *Rel.2* : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; replat à mi-versant, sur marnes, expo. SW, pente 5°. *Rel.3* : Tarcenay, Bois l'Essart; plateau. *Rel.4* : Chantrans, Bois de la Rappe; plateau. *Rel.5* : Flagey, Bois des Rappes; plateau. *Rel.6* : Villers-Chief, Sur Creuse; plateau. *Rel.7* : Chassagne-Saint-Denis, Bois Barmaud; plateau. *Rel.8* : Chamesol, Bois des Etabons; plateau. *Rel.9* : Flagey, Bois des Rappes; plateau. *Rel.10* : Tarcenay, Bois l'Essart; plateau. *Rel.11* : Chantrans, Bois de la Rappe; mi-versant, sur marnes, expo. N, pente 10°. *Rel.12* : Tarcenay, Bois l'Essart; fond de doline. *Rel.13* : Guyans-Durnes, le Plancher; fond de doline. *Rel.14* : Epeugney, Bois des Cordées; fond de doline. *Rel.15* : Epeugney, Bois des Cordées; fond de doline. *Rel.16* : Gonsans, les Prés du Vivier; large dépression. *Rel.17* : Servin, Bois du Rûcher; fond de combe. expo. N, pente 5°. *Rel.18* : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; bas de versant, expo. NE, pente 5°. *Rel.19* : Chaux-lès-Passavant, la Glacière; plateau. *Rel.20* : Saules, Bois des Rappes; plateau. *Rel.21* : Amancey, Bois du Fourneau; plateau. *Rel.22* : Gonsans, Prés de Meix; plateau, sur argiles à chailles. *Rel.23* : Villers-Chief, la Faye; fond de vallon large. *Rel.24* : Germéfontaine, Sous les Chevannes; haut de versant, sur limons à chailles, expo. NNW, pente 15°. *Rel.25* : Germéfontaine, Sous les Chevannes, bas de versant, sur marnes argoviennes, expo. NNW, pente 5°. *Rel.26* : Chassagne-Saint-Denis, Lavoutre; plateau. *Rel.27* : Chassagne-Saint-Denis, Bois de Curon; plateau. *Rel.28* : Scey-en-Varais, les Combes; plateau. *Rel.29* : Gonsans, Bois d'Onchaux; replat en haut de pente. *Rel.30* : Chamesol, Bois des Etabons; plateau.

Espèces accidentelles : *Rel.1 : Stellaria holostea (+). Rel.6 : Dentaria heptaphyllos (+), Lilium martagon (+.2). Rel.15 : Bromus benekenii (+). Rel.29 : Carex pilulifera (+).*

10.3.13. ***Ficario vernae - Anemonetum nemorosae*** *ass. nov.* (Tab. XLVI)

Composition floristique - Physionomie

Espèces différentielles d'association : *Ficaria verna, Ranunculus auricomus, Primula elatior, Adoxa moschatellina, Isopyrum thalictroides.*

Espèces constantes : *Ficaria verna, Ranunculus auricomus, Anemone nemorosa, Cardamine pratensis, Primula elatior, Luzula pilosa, Deschampsia caespitosa, Hedera helix, Lamium galeobdolon, Carex sylvatica, Polygonatum multiflorum, Arum maculatum, Phyteuma spicatum.*

Espèces dominantes : *Anemone nemorosa, Ficaria verna.*

Le *Ficario-Anemonetum* est une association à développement vernal (optimum en avril-mai) dont la physionomie est largement dominée par les géophytes, qui recouvrent plus des trois quarts de la surface du sous-bois herbacé (dès la fin du printemps, elles disparaissent massivement). Elle présente quelque analogie floristique avec le *Leucojo-Scilletum* (*cf.* § 10.3.4.), mais s'en distingue par l'absence des espèces "calcicoles" du *Scillion bifoliae*, remplacées par les caractéristiques du *Luzulion pilosae.*

Répartition - Ecologie

Le *Ficario-Anemonetum* est assez fréquent dans notre dition, principalement à l'étage collinéen, dans des fonds de vallons larges, des dépressions argileuses (marnes) ou argilo-limoneuses (colluvions ou alluvions fines décarbonatées). La flore révèle un caractère acidocline et "hygroneutronitrocline" (fraîcheur du sol); son écologie se différencie de celle des "synusies" estivales qui lui succèdent après la feuillaison des strates ligneuses (*Carici brizoidis-Milietum primuletosum, Carici montanae-Galietum primuletosum* ou groupements plus hygrophiles non étudiés ici) par les conditions mésoclimatiques de son développement vernal (héliophilie, psychrophilie).

Localisation des relevés - Espèces accidentelles (annexe du tableau XLVI)

Rel.1 : La Vèze, Bois d'Aglans; fond de vallon large. *Rel.2* : La Vèze, Bois d'Aglans; fond de vallon large. *Rel.3* : Saône, Bois du Petit Frêne; large dépression marneuse. *Rel.4* : Montferrand-le-Château, Bois de Montferrand; fond de vallon large. *Rel.5* : Liesle, Combe Millot; fond de combe. *Rel.6* : Liesle, la Fassure Bois; large dépression marneuse. *Rel.7* : Besançon, Forêt de Chailluz; dépression sur plateau. *Rel.8* : Thoraise, Sur le Mont; fond de doline. *Rel.9* : Vaire-le-Grand, les Tassenières; large dépression dolinoïde.

Espèces accidentelles : *Rel.4 : Carex remota (+). Rel.5 : Carex umbrosa (+.2), Veronica montana (+), Heracleum sphondylium (+). Rel.6 : Carex brizoides (+.2), Euphorbia dulcis (+), Brachypodium sylvaticum (+). Rel.7 : Festuca heterophylla (+). Rel.9 : Pulmonaria obscura (1.2), Carex pilosa (1.2).*

10.3.14. *Carici piluliferae - Pteridietum aquilini* ass. nov. (Tab. XLVII)

Composition floristique - Physionomie

Espèces caractéristiques d'association : *Pteridium aquilinum, Luzula luzuloides, Carex pilulifera.*
Espèces constantes : *Pteridium aquilinum, Luzula luzuloides, Carex pilulifera, Rubus fruticosus coll..*
Espèces dominantes : *Luzula luzuloides, Pteridium aquilinum, Deschampsia flexuosa, (Vaccinium myrtillus).*

Cette association très originale est mal développée dans notre dition. Plusieurs syntaxons élémentaires seraient probablement à définir dans des régions voisines. Néanmoins, elle se différencie très nettement de toutes les autres associations herbacées intraforestières de notre dition par sa pauvreté floristique et l'hyperspécialisation de sa flore. Les caractéristiques des *Anemono-Caricetea sylvaticae* sont très faiblement représentées; une synthèse ultérieure dépassant le cadre syntaxonomique et géographique de notre dition aboutira peut-être à rapprocher cette association davantage des *Nardetalia* Oberd.49 *emend.* Prsg.49 ! En attendant, nous l'avons provisoirement rattachée au *Teucrion scorodoniae* (Jouanne 29) De Fouc. *et al.* 83 (ourlets acidophiles atlantiques et subatlantiques), alliance que nous avons annexée à l'ordre provisoire des *Luzuletalia* (voir § 12.3.).

Le développement de cette association est typiquement estival (mai à août); le recouvrement est faible.

Répartition - Ecologie

Le *Carici piluliferae-Pteridietum* est rare et ponctuel dans notre dition. Son optimum se situe à l'étage collinéen, mais on peut l'observer jusqu'à 600 m d'altitude sur le Plateau de Vercel. Il se développe sur les limons et argiles à chailles (Argovien plus ou moins remanié) et les alluvions siliceuses anciennes de l'Aar-Doubs ou de l'Ognon, en position

topographique sommitale (ou en rupture de pente). Les propriétés très sélectives du sol (sol lessivé acide ou plus rarement cryptopodzolique) lui confèrent un caractère très acidophile (l'humus s'apparente au mor-moder ou au mor). Le groupement est relativement peu dépendant des conditions d'éclairement (ouverture du couvert arborescent) : sa composition floristique est sensiblement identique en position de sous-bois (sciaphile) ou d'ourlet interne, voire externe (héliophile).

Localisation des relevés - Espèces accidentelles (annexe du tableau XLVII)

Rel.1 : Loulans-les-Forges, les Grands Bois; versant, sur limons à chailles, expo. SW, pente 10°. *Rel.2* : Montferrand-le-Château, Bois de Montferrand; alluvions siliceuses anciennes, position sommitale. *Rel.3* : La Vèze, Bois d'Aglans; haut de pente, sur limons à chailles, expo. NE, pente 5°. *Rel.4* : La Vèze, Bois d'Aglans; limons à chailles, position sommitale. *Rel.5* : Pouilley-les-Vignes, Bois de la Chaille; mi-versant, sur limons à chailles, expo. W, pente 5°. *Rel.6* : Pouilley-les-Vignes, Bois de la Chaille; replat à mi-versant, sur limons à chailles, expo. W. *Rel.7* : Besançon, les Tilleroyes; limons à chailles, position sommitale. *Rel.8* : Pouilley-les-Vignes, Bois de la Chaille; haut de versant, sur limons à chailles, expo. W, pente 5°. *Rel.9* : Pouilley-les-Vignes, Bois de la Chaille; replat à mi-versant, sur limons à chailles, expo. W. *Rel.10* : Servin, le Petit Barbeau; plateau, sur argovien.

Espèces accidentelles : *Rel.1 : Anthoxanthum odoratum (+.2). Rel.2 : Vinca minor (1.4), Luzula sylvatica (2.2), Festuca heterophylla (1.2), Stachys officinalis (+). Rel.3 : Veronica officinalis (+), Oxalis acetosella (1.2). Rel.5 : Milium effusum (+). Rel.7 : Melampyrum pratense (2.2). Rel.10 : Dryopteris filix-mas (+).*

10.4. ASSOCIATIONS D'OURLETS INTERNES

Nous ne décrirons ici que trois associations d'ourlets intraforestiers, parmi les plus répandues et les mieux caractérisées dans notre dition. Pour les raisons évoquées plus loin, nous avons volontairement exclu l'étude des groupements d'ourlets externes; nous n'avons pas non plus tenu compte des groupements nitratophiles anthropogènes, fréquents aux abords des chemins forestiers. D'autre part, notre stock de relevés étant assez réduit, notre inventaire est donc nécessairement incomplet et provisoire, la végétation des ourlets nécessitant une recherche approfondie spécifique que nous avons préféré réserver pour de futurs travaux. Toutefois,

nous avons tenu à inclure la végétation héliocline des ourlets internes dans la description des groupements végétaux intraforestiers, car ils apportent d'intéressants renseignements, autant sur la structure et la dynamique des phytocoenoses forestières que sur le synsystème des syntaxons herbacés intraforestiers.

Les groupements de lisières herbacées des forêts n'ont été que récemment distingués par les phytosociologues, à partir des travaux fondamentaux de TÜXEN (1952) et de T. MÜLLER (1962). Beaucoup d'auteurs se sont intéressés depuis aux lisières (herbacées et arbustives), à l'interface entre le milieu forestier et le milieu herbacé (voir GEHU 1983), c'est-à-dire les "ourlets" (groupements herbacés) et les "manteaux" (groupements arbustifs) extraforestiers. Mais il existe également des ourlets intraforestiers, à l'intérieur même des forêts, dont la signification structurale, écologique et dynamique apparaît fondamentalement différente. Cette distinction entre ourlets internes et ourlets externes, attribuée à SISSINGH (1973), retiendra ici particulièrement notre attention.

Un *ourlet externe* (ou *extraforestier*) est situé à l'intérieur d'une zone de transition (correspondant à un écocline selon VAN LEEUWEN 1966) entre des phytocoenoses de structure très différentes (forestière d'un côté et herbacée de l'autre). Floristiquement, les ourlets externes sont pour la plupart très riches en espèces des pelouses, ce qui a d'ailleurs incité certains auteurs (WENDELBERGER 1969, VAN GILS & KOZLOWSKA 1977) à les inclure dans la classe des *Festuco-Brometea* (au moins en ce qui concerne les ourlets externes calcicoles thermoclines); les espèces forestières des *Anemono-Caricetea sylvaticae* y sont par contre peu nombreuses et rares. On considère généralement ces groupements comme des stades dynamiques de la succession primaire (ou secondaire) aboutissant à la forêt climacique; les groupements d'ourlets externes les mieux caractérisés floristiquement et structuralement s'observent cependant au niveau de lisières anciennes et substabilisées, dont la dynamique est naturellement (corniches) ou plus souvent artificiellement bloquée. Selon nous,

ces ourlets extraforestiers font partie intégrante des sigmassociations regroupant différentes phytocoenoses dans une végétation potentielle unique, mais elles ne rentrent pas, sauf exceptions, dans la constitution des phytocoenoses forestières telles que nous les avons définies (*cf.* § 7.3.2.).

Les *ourlets internes* (ou *intraforestiers*) s'inscrivent, par contre, très nettement dans la composition intrinsèque des phytocoenoses forestières. Du point de vue écologique, ils dépendent étroitement du climat et du sol forestiers, même si leur situation en position de lisière (clairières naturelles ou artificielles de faibles dimensions, layons et bords de chemins forestiers...) correspond à des modifications écologiques sensibles de ceux-ci : l'éclairement est plus important que dans le sous-bois, le sol semble subir des modifications de ses propriétés (déduites de la tendance générale de la flore vers un caractère hygroneutronitrocline, dont le support pédologique reste à explorer !). Du point de vue syndynamique, les ourlets internes participent à la dynamique interne (cycle sylvigénétique naturel, ou secondairement artificiel) de la forêt; à la différence des ourlets externes, ils ne font pas partie de la "série dynamique primaire". Du point de vue floristique enfin, les groupements d'ourlets internes renferment un nombre important d'espèces forestières (considérées généralement comme des transgressives) qui les rapprochent fortement des synusies humicoles du sous-bois, que nous avons regroupées dans la classe provisoire des *Anemono-Caricetea sylvaticae*.

En ce qui concerne la synsystématique des groupements d'ourlets, une synthèse récente (DE FOUCAULT *et al.* 1983) propose d'isoler l'ensemble de ceux-ci (y compris les ourlets acidophiles) dans une classe unique des *Trifolio-Geranietea* Müller 61. Nous ne partageons pas ce point de vue : en attendant une synthèse qui prendra en compte également les ourlets hygronitrophiles, les associations herbacées intraforestières, les pelouses calcaires et acidophiles, ainsi que les coupes forestières, nous préférons opter provisoirement (pour des

raisons de cohérence floristique, dynamique et écologique) pour l'hypothèse de l'éclatement de cette classe. En ce qui concerne les cas que nous avons étudiés, les ourlets acidophiles (internes et externes) pourraient être rapprochés des *Nardetea strictae* Riv.-God.61 (*cf.* § 10.3.14.), les ourlets internes, calcicoles à acidoclines, thermoclines (*Geranion sanguinei* Tx. ap. Müll.61 *pro parte*), mésophiles (*Trifolion medii* Müll.61 *pro parte*) et hygroneutronitroclines (*Geo-Alliarion* Oberd.57 *em.* Siss.73), ainsi peut-être que certains groupements de coupes (*Atropion* Br.-Bl.30 *em.* Oberd.57) pourraient trouver leur place au sein des *Anemono-Caricetea sylvaticae cl. nov. prov.*(voir § 12.3.).

Les ourlets internes qui ont retenu notre attention se caractérisent, par rapport aux autres groupements herbacés intraforestiers, par une grande richesse floristique, qui peut être interprétée en considérant notamment le caractère plus ou moins "pionnier" et instable de ces groupements. Effectivement, bien que relativement plus "stables" que les groupements de coupes (*Epilobietea angustifolii* Tx. et Prsg.50) desquels ils peuvent être rapprochés, ils se comportent essentiellement comme des groupements cicatriciels envahissant le sol forestier après ouverture accidentelle et localisée de la couverture arborescente (trouées consécutives à la mort naturelle ou l'abattage d'un arbre âgé, petites clairières plus ou moins entretenues par les grands Mammifères ou par l'homme, etc.). Dans les forêts naturelles primitives, ils jouent un rôle physionomique et dynamique fondamental dans le cadre du cycle sylvigénétique naturel; leur présence est beaucoup plus discrète et surtout diffuse dans les forêts "entretenues" par l'homme, beaucoup plus fermées généralement (surtout pour les futaies régulières et les taillis-sous-futaie). La présence diffuse de ces espèces dans le sous-bois a depuis longtemps été mise à profit, bien qu'inconsciemment, par les phytosociologues sigmatistes travaillant sur les "associations forestières" : c'est au niveau de fragments plus ou moins bien différenciés de ces groupements d'ourlets internes intégrés aux relevés forestiers que se recrutent bien souvent certaines "caractéristiques" (évoquons simplement

le cas de *Stellaria holostea, Galium sylvaticum, Calamagrostis varia, Melittis melissophyllum...*), ce qui montre bien, là encore, que la notion d'"association forestière" n'est qu'une approximation d'une réalité plus complexe, la phytocoenose forestière !

Dans les forêts "claires" (taillis, etc.), on assiste à un envahissement diffus des espèces des ourlets internes dans le sous-bois, qui peut aboutir à un mélange "homogène" de communautés sciaphiles de sous-bois et d'ourlets internes : dans ce cas, il n'est pas possible, ni souhaitable, d'isoler arbitrairement les espèces dans des relevés distincts; rien n'empêche alors de pouvoir considérer des espèces d'ourlet comme des différentielles de certains syntaxons herbacés de sous-bois. Réciproquement, étant donné que les individus d'associations d'ourlets internes sont très souvent fragmentaires dans nos forêts artificialisées, les transgressives sciaphiles (ayant leur optimum en sous-bois dense) sont nombreuses et peuvent être utilisées comme différentielles.

Le cas des chênaies pubescentes est particulier, car ici les conditions microclimatiques intraforestières sont tellement atténuées que des fragments d'ourlets externes héliophiles pénètrent dans le "sous-bois" : il s'agit du *Geranio-Peucedanetum cervariae* Müll.61, décrit récemment dans le Jura central par RAMEAU et SCHMITT (1983).

Outre les trois associations décrites dans les paragraphes qui suivent, il faut signaler la présence dans notre dition du *Knautietum sylvaticae* Oberd.71 (*cf.* RAMEAU & SCHMITT 1983), association développée principalement à l'étage montagnard supérieur, mais observable ponctuellement à partir de 750 m en lisière de certaines hêtraies, l'*Epilobio-Geranietum robertiani* Lohm ex. Görs & Müll.69, association nitrophile polymorphe surtout anthropogène, renfermant parfois *Arctium nemorosum*. Parmi les groupements herbacés de coupes forestières, accidentelles dans les phytocoenoses forestières non perturbées, citons l'*Atropetum belladonnae* (Br.-Bl.30) Tx.37, assez fréquent, bien que fugace et fragmentaire, sur les talus des routes forestières au contact de forêts calcicoles. Bien qu'il ne s'agisse pas à proprement parler d'un ourlet, il

n'est pas superflu d'évoquer dans ce paragraphe l'existence d'un groupement (certainement plusieurs syntaxons élémentaires à définir !) à *Carex remota* et *Juncus div. sp.* dans les ornières boueuses creusées par les engins de débardage dans les forêts mésotrophes.

10.4.1. *Calamintho - Brachypodietum sylvatici* Royer et Rameau 83 (Tab. XLVIII)

Lit. : ROYER & RAMEAU 1983. RAMEAU & SCHMITT 1983. DE FOUCAULT, RAMEAU & ROYER 1983.

Composition floristique - Physionomie

Espèces différentielles d'association : *Calamintha sylvatica, Campanula trachelium, Aquilegia vulgaris.*
Espèces constantes : *Calamintha sylvatica, Fragaria vesca, Brachypodium sylvaticum, Campanula trachelium, Vicia sepium, Dactylis glomerata, Galium mollugo, Geranium robertianum.*
Espèces dominantes : *Brachypodium sylvaticum, Fragaria vesca.*

Décrite dans le Jura central par RAMEAU et SCHMITT (1983), la "race jurassienne" du *Calamintho-Brachypodietum* est bien caractérisée par *Calamintha sylvatica,* la dominance de *Brachypodium sylvaticum* et sa combinaison floristique riche en espèces forestières. Les deux sous-associations reconnues par ces auteurs (*typicum* mésophile et *deschampsietosum* mésohygrophile) existent probablement dans notre dition, bien que notre tableau ne puisse les mettre en évidence (nombre insuffisant de relevés). La synthèse de DE FOUCAULT *et al.* (*op. cit.*) situe cette association dans l'alliance du *Trifolion medii,* plus précisément dans l'aile "calcicole à tendance continentale" de celle-ci, l'*Agrimonio-Trifolienion medii* Knapp 76.

Répartition - Ecologie

Le *Calamintho-Brachypodietum* est fréquent dans notre

dition, en situation d'ourlet intraforestier primaire (clairières naturelles très rares dans notre région) ou plus généralement secondaire (layons, bords de chemins forestiers...), dans une gamme variée de phytocoenoses de chênaies-charmaies-hêtraies calcicoles à mésoneutrophiles. Il présente un caractère mésophile, neutrophile, héliocline et hygronitrocline.

Localisation des relevés - Espèces accidentelles (annexe du tableau XLVIII)

Rel.1 : Vellevans, Bois des Engoulots; ourlet interne dans chênaie-charmaie calcicole, expo. WSW, pente 25°. *Rel.2 :* Vellevans, Bois des Grandes Planches; ourlet bord route forestière, sur plateau. *Rel.3 :* Besançon, Forêt de Chailluz; ourlet bord route forestière, sur plateau. *Rel.4 :* Montfaucon, Bois des Rattes; ourlet interne bord layon forestier, sur plateau. *Rel.5 :* Besançon, Forêt de Chailluz; ourlet bord route forestière, sur versant, expo. SE, pente 20°. *Rel.6 :* Besançon, Fort de Planoise; ourlet interne bord chemin forestier, sur versant, expo. S, pente 20°. *Rel.7 :* Besançon, le Rosemont; ourlet interne bord chemin forestier, haut de versant, expo. N, pente 5°. *Rel.8 :* Quingey, le Grand Bois; ourlet interne bord layon forestier, à mi-versant, expo. ESE, pente 20°. *Rel.9 :* Thoraise, Sur le Mont; ourlet interne bord layon forestier, haut de versant, expo. SW, pente 5°.

Espèces accidentelles : *Rel.1 : Melampyrum pratense (+), Melittis melissophyllum (1.1), Knautia dipsacifolia (+), Origanum vulgare (1.2), Galium sylvaticum (+), Ajuga reptans (+), Alchemilla vulgaris coll. (+), Sesleria varia (1.2). Rel.2 : Astragalus glycyphyllos (+), Phyteuma spicatum (+.2), Viola reichenbachiana (+), Paris quadrifolia (+). Rel.5 : Melica nutans (1.2). Rel.7 : Digitalis lutea (+), Brachypodium pinnatum (+), Calamintha clinopodium (1.2). Rel.9 : Arum maculatum (+), Ranunculus auricomus (1.2), Lamium galeobdolon (2.2).*

10.4.2. *Festuco giganteae - Brachypodietum sylvatici* De Fouc. et Fril.83 *nom. inv.* (Tab.XLIX)

Lit. : DE FOUCAULT & FRILEUX 1983. PASSARGE 1967.

Composition floristique - Physionomie

Espèces différentielles d'association : *Festuca gigantea, Veronica montana, Circaea lutetiana, Lysimachia nemorum, Carex pendula, Scrophularia nodosa, Stachys sylvatica, Rumex sanguineus.*
Espèces constantes : *Festuca gigantea, Deschampsia caespitosa, Veronica montana, Brachypodium sylvaticum, Glechoma hederacea, Rubus caesius, Geranium robertianum, Lapsana communis, Vicia sepium, Geum urbanum, Stellaria holostea.*
Espèces dominantes : *Deschampsia caespitosa, Brachypodium sylvaticum.*

Nous avons rattaché ce syntaxon à une association provisoire décrite par DE FOUCAULT et FRILEUX (1983) dans le Bou-

lonnais et en Basse-Normandie. La physionomie, particulière, est dominée par de grandes Poacées. La richesse floristique est élevée (nombre spécifique moyen 21) et contraste avec la relative pauvreté du sous-bois herbacé adjacent. Ce groupement est très proche de certaines associations décrites par PASSARGE (1967) et rangées par cet auteur dans un ordre d'ourlets internes ; hygronitrophiles, les *Circaeo-Stachyetalia* Pass.67. Malgré des différences floristiques évidentes, qui le rapprochent de la composition du sous-bois herbacé de certaines aulnaies-frênaies (non étudiées ici), le *Festuco giganteae-Brachypodietum* s'avère proche du *Calamintho-Brachypodietum*; l'importance des espèces forestières des *Anemono-Caricetea sylvaticae* nous incite à inclure ces deux associations dans cette classe provisoire des synusies herbacées intraforestières.

Répartition - Ecologie

Le *Festuco giganteae-Brachypodietum* est fréquent dans les forêts mésotrophes, sur limons ou sur marnes, mésophiles à mésohygrophiles, des plateaux de notre dition.

Sa signification structurale et dynamique est homologue de celle du *Calamintho-Brachypodietum* (ourlet intraforestier intervenant dans la dynamique interne de la phytocoenose forestière). Du point de vue écologique, il s'en distingue par un net caractère mésohygrophile et acidocline; le caractère eutrophe est accusé, bien que les espèces nitrophiles jouent un rôle limité, au moins dans les formes "pures" (DE FOUCAULT et FRILEUX 1983) de l'association.

Localisation des relevés - Espèces accidentelles (annexe du tableau XLIX)

Rel.1 : La Vèze, Bois d'Aglans; clairière dans hêtraie-charmaie mésotrophe, sur argiles à chailles. *Rel.2* : Valentigney, Bois du Vernois; ourlet interne, bord layon forestier, sur alluvions siliceuses anciennes, plateau. *Rel.3* : Osse, Bois des Sausses; ourlet bord route forestière, sur marnes, plateau. *Rel.4* : Bûthiers, vallée de la Bûthiers; ourlet bord chemin forestier, large dépression. *Rel.5* : Bûthiers, vallée de la Bûthiers; ourlet bord chemin forestier, large dépression. *Rel.6* : Beure, Vallon des Mercureaux; ourlet interne fond de vallon.

Espèces accidentelles : *Rel.1 : Hypericum pulchrum (1.1), Veronica officinalis (+.2), Hypericum hirsutum (1.1), Juncus effusus (1.2), Potentilla sterilis (+.2), Carex umbrosa (+.2), Luzula pilosa (+). Rel.2 : Epilobium parviflorum (1.2), Prenanthes purpurea (1.2), Galium sylvaticum (1.2), Euphorbia dulcis (+), Solidago virgaurea (+), Phyteuma spicatum (+), Hypericum perforatum (+), Rubus idaeus (+). Rel.3 : Campanula trachelium (+), Lathyrus pratensis (+.2). Rel.4 : Pulmonaria montana (+). Rel.5 : Taraxacum officinale coll. (+). Rel.6 : Lamium album (1.2), Pimpinella major (+), Poa nemoralis (1.2), Pulmonaria obscura (1.2), Agropyrum caninum (+), Allium oleraceum (+), Equisetum arvense (+), Sambucus ebulus (+.2).*

10.4.3. *Laserpitio latifolii - Teucrietum scorodoniae* *ass. nov.* (Tab. L)

Composition floristique - Physionomie

Espèces différentielles d'association : *Laserpitium latifolium, Melittis melissophyllum, Knautia dipsacifolia.*
Espèces constantes : *Laserpitium latifolium, Melittis melissophyllum, Knautia dipsacifolia, Teucrium scorodonia, Vincetoxicum hirundinaria, Galium mollugo, Sesleria varia, Lathyrus vernus.*
Espèces dominantes : *Teucrium scorodonia, Melampyrum pratense.*

Ce groupement, qui ne semble correspondre à aucune association décrite, présente des affinités floristiques avec le *Calamintho-Brachypodietum,* mais aussi avec le *Geranion sanguinei* (ourlets externes thermophiles) et avec le *Seslerio-Mercurialion* (synusies herbacées intraforestières thermophiles). Malgré le peu de relevés dont nous disposons, il semble que cette association soit bien individualisée. Physionomiquement, elle se distingue par l'abondance de grandes espèces d'hémicryptophytes estivales à floraison spectaculaire.

Répartition - Ecologie

Le *Laserpitio-Teucrietum* est assez rare dans notre dition et se rencontre au niveau des ourlets internes (clairières, layons forestiers...) au sein de phytocoenoses de hêtraies (plus rarement de chênaies pubescentes) calcicoles thermophiles. Il présente un caractère thermophile, xérocline, héliocline et légèrement nitrocline.

Localisation des relevés (annexe du tableau L)

Rel.1 : Flagey, Bois des Rappes; ourlet interne, bord layon forestier dans hêtraie, rebord de plateau. *Rel.2* : Chassagne-Saint-Denis, Bois de Curon; ourlet interne bord layon forestier, dans hêtraie, rebord de plateau, expo. SE, pente 5°. *Rel.3* : Flagey, Bois des Rappes; sous-bois de chênaie pubescente clairièrée, rebord de plateau, contact hêtraie. *Rel.4* : Pont-de-Roide, Crêt des Roches; ourlet bord chemin forestier, dans hêtraie sur crête, expo. N, pente 5°. *Rel.5* : Cour-Saint-Maurice, Bois des Chenaux; ourlet interne bord chemin forestier, dans hêtraie à mi-versant, expo. S, pente 30°. *Rel.6* : Cour-Saint-Maurice, Bois des Cheneaux; ourlet interne bord chemin forestier, dans hêtraie à mi-versant, expo. S, pente 35°.

* *
*

Chapitre Onzième

LES ASSOCIATIONS ARBUSTIVES ET ARBORESCENTES

RÉSUMÉ

La signification structurale des synusies arbustives et arborescentes est introduite à la lumière du modèle architectural d'OLDEMAN (ensembles forestiers, ensembles structuraux). La description floristique, physionomique, chorologique et écologique des 16 syntaxons élémentaires arbustifs (soit 9 associations et un groupement provisoire) et des 18 syntaxons élémentaires arborescents (soit 9 associations de conception entièrement nouvelle) s'appuie sur l'analyse de 18 tableaux phytosociologiques. D'intéressantes relations entre les manteaux et les synusies arbustives du sous-bois sont mises en évidence, ainsi que le comportement synécologique particulier des taxons arborescents, dans le cadre des phytocoenoses forestières du Jura nord-occidental.

Les végétaux constitutifs des synusies arbustives et arborescentes présentent un certain nombre de caractéristiques biologiques qui les distinguent fondamentalement des autres catégories représentées en forêt :

1) Il s'agit de végétaux vasculaires *ligneux*, autotrophes, représentés dans notre dition uniquement par des espèces phanérophytiques de Spermaphytes (à feuilles caduques ou plus rarement persistantes).

2) L'*espace vital* de ces organismes étant considérable (taille métrique à décamétrique), ils s'avèrent peu sensibles, voire insensibles, à la microtopographie

à l'échelle infrastationnelle : les faibles discontinuités géomorphologiques ne sont pas "analysées" par ces végétaux de grande taille (*cf.* DE FOUCAULT 1985, GILLET 1985a). Cet encombrement important a pour autre conséquence la modification sensible des conditions de vie du sous-bois (génération de microclimats et microhabitats intraforestiers conditionnant fortement le développement des autres synusies).

3) Les arbres et les arbustes peuvent, à la différence de la plupart des végétaux herbacés du sous-bois, s'enraciner profondément dans le sol forestier : ils explorent partiellement, et souvent électivement, les horizons inférieurs profonds, jusqu'à la roche-mère (observations personnelles). Ce problème de la stratification souterraine semble actuellement très négligé dans les études phytoécologiques, alors qu'il revêt une importance fondamentale pour l'interprétation de l'autécologie des espèces forestières, et notamment des essences arborescentes.

4) Une propriété originale des espèces arbustives et arborescentes est que leurs stades de développement s'inscrivent successivement dans des compartiments structuraux et écologiques différents de celui concernant le stade terminal adulte.

Cette dernière propriété mérite un développement particulier car elle soulève un certain nombre de problèmes fondamentaux. En effet, l'ensemble des caractéristiques biologiques qui viennent d'être succinctement énumérées ne s'appliquent pas, en toute rigueur, aux *espèces* d'arbres et d'arbustes, mais aux *individus* à un stade de développement proche de l'état adulte. Un individu d'une espèce quelconque d'arbre, par exemple, passera obligatoirement par différents stades ontogéniques, caractérisés chacun par une biologie, donc un comportement et une sensibilité écologiques particuliers, et subira successivement la concurrence des espèces constitutives des différentes synusies à l'intérieur de la phytocoenose forestière :

- un stade que l'on peut qualifier de *muscinal*, limité à la période de germination; la biologie des plantules est très particulière (conditions écologiques particulières de la germination, relative indépendance trophique des plantules liée aux réserves de la graine, comportement "thérophytique", la quasi-totalité de celles-ci ne survivant pas au-delà de ce stade...);

- un stade *herbacé*, humicole, saxicole ou "saprolignicole", relativement éphémère et très sélectif, en raison de la compétition avec les espèces herbacées du sous-bois;

- un stade *arbustif*, correspondant au développement juvénile de l'espèce, au cours duquel elle entre en concurrence avec les arbustes du sous-bois (ou des manteaux) avec lesquels elle partage le même milieu;

- le stade final *arborescent* enfin, où l'arbre passera par un port arborescent *initial* (lié à une stratégie de croissance en hauteur, épitonie, etc.) avant d'adopter le port architectural final (étalement de la couronne, réitérations, stimulés par le flux énergétique important qui caractérise le mésoclimat extraforestier au niveau de la voûte) (*cf.* OLDEMAN 1974, WALTER 1979).

Cette correspondance entre la structure architecturale d'une forêt et l'ontogenèse des essences ligneuses a incité OLDEMAN (*op. cit.*) à proposer un modèle descriptif dans lequel il distingue trois *ensembles forestiers* fondamentaux, dont la fonction synécologique est bien distincte :

- L'*ensemble du présent* se compose de tous les arbres adultes à vitalité moyenne ou en léger déclin, arrivés à maturité par leurs dimensions, et formant la charpente de l'édifice forestier, pouvant être subdivisée en *ensembles structuraux* stratifiés.

- L'*ensemble de l'avenir* remplit les trouées existant dans l'ensemble précédent et consiste en jeunes arbres ou arbustes ("régénération") appartenant aux espèces de l'ensemble du présent, et ayant adopté une morphologie conforme au modèle initial; les individus de l'ensemble de l'avenir peuvent être "en transit" vers leurs ensembles structuraux respectifs, ou "en attente" dans une couche de végétation.

- L'*ensemble du passé* est constitué par les arbres dépérissants, morts sur pied, déracinés ou brisés... Dans une forêt naturelle, les arbres du passé peuvent dériver de l'ensemble du présent (sénescence, maladies, accidents...) ou directement de l'ensemble de l'avenir (concurrence).

Dans la forêt guyanaise, OLDEMAN (*op. cit.*) montre que les ensembles structuraux correspondent à une stratification discontinue de l'ensemble du présent; ils sont déterminés génétiquement et écologiquement. On peut distinguer un nombre fini d'ensembles structuraux "superposés", caractérisés chacun par une hauteur caractéristique (un ou plusieurs ensembles structuraux inférieurs, arbustifs, et un ou plusieurs ensembles structuraux supérieurs, arborescents). L'ensemble de l'avenir, par contre, présente une structure verticale plus continue, à déterminisme ontogénique et écologique.

Le modèle d'OLDEMAN, établi pour les forêts vierges équatoriales hyperstratifiées, a été appliqué avec succès aux forêts tempérées subnaturelles, en particulier à la forêt alluviale rhénane (WALTER 1976, VAN DE WINCKEL 1984). Mais ces études structurales, malgré tout leur intérêt, n'ont eu, à notre connaissance, aucune application en phytosociologie. Ceci s'explique très bien quand on considère que l'immense majorité des phytosociologues actuels se rallie, implicitement ou explicitement, à l'opinion exprimée par GLEASON (1936), qui considère que l'unité génétique des strates d'une forêt (dont nous dirions aujourd'hui qu'elle est réalisée

structuralement par l'ensemble de l'avenir) est un argument décisif pour ne considérer qu'une association forestière insécable (*cf.* § 7.2.1.). L'approche "synusiale" que nous préconisons ici, qui attribue, rappelons-le, une importance capitale aux faits structuraux, se doit, en revanche, d'intégrer ces nouvelles connaissances dans sa réflexion méthodologique et conceptuelle.

Le modèle d'OLDEMAN (*op. cit.*) donne un éclairage nouveau à l'approche synusiale et lui permet de nuancer la notion de *strate* qui lui est couramment associée de façon simpliste. Une première constatation importante s'impose : la signification synécologique, structurale et, comme nous le verrons plus loin (§ 11.3.), sociologique des éléments de l'ensemble de l'avenir est (au moins partiellement) *indépendante* de celle des ensembles du présent. Il apparaît d'autre part que les associations arborescentes, arbustives et herbacées doivent être définies en priorité à partir de leurs éléments *du présent*, même si les éléments de l'avenir y sont mélangés dans une même "strate" et entrent en compétition au sein des mêmes compartiments écologiques. En effet, chaque strate ligneuse est formée essentiellement d'un ensemble structural de l'ensemble du présent (au sens d'OLDEMAN), théoriquement bien délimité, auquel s'adjoignent des éléments de l'ensemble de l'avenir, appartenant potentiellement à des ensembles structuraux supérieurs, qui contribuent à atténuer les discontinuités verticales entre les strates (occupation maximale de l'espace).

La figure 27 donne une représentation théorique de l'organisation architecturale d'une forêt semi-naturelle (pression humaine actuellement faible) de notre dition, interprétée selon le modèle d'OLDEMAN à partir d'observations personnelles empiriques (une véritable étude architecturale étant hors de notre propos). En première approximation, il est généralement admis que l'on peut distinguer au maximum quatre strates ligneuses dans une telle forêt feuillue. Nous faisons ici l'hypothèse que ces quatre strates correspondent, en ce qui concerne le seul ensemble du présent, à quatre ensembles structuraux distincts :

- un ensemble structural I (strate arbustive inférieure a1), constitué de petites espèces d'arbustes (*Cornus sanguinea*, *Ligustrum vulgare*, *Viburnum sp.*, *Daphne sp.*, etc.);

- un ensemble structural II (strate arbustive supérieure a2), formé des plus grands arbustes (comme *Corylus avellana*, *Crataegus sp.*, *Prunus padus*...);

- un ensemble structural III (strate arborescente inférieure A1), constitué d'arbres adultes de taille moyenne (*Carpinus betulus*, *Acer campestre*...);

- un ensemble structural IV (strate arborescente supérieure A2), comprenant les plus grands arbres (*Fagus sylvatica*, *Quercus robur*, *Q. petraea*, *Acer pseudoplatanus*...).

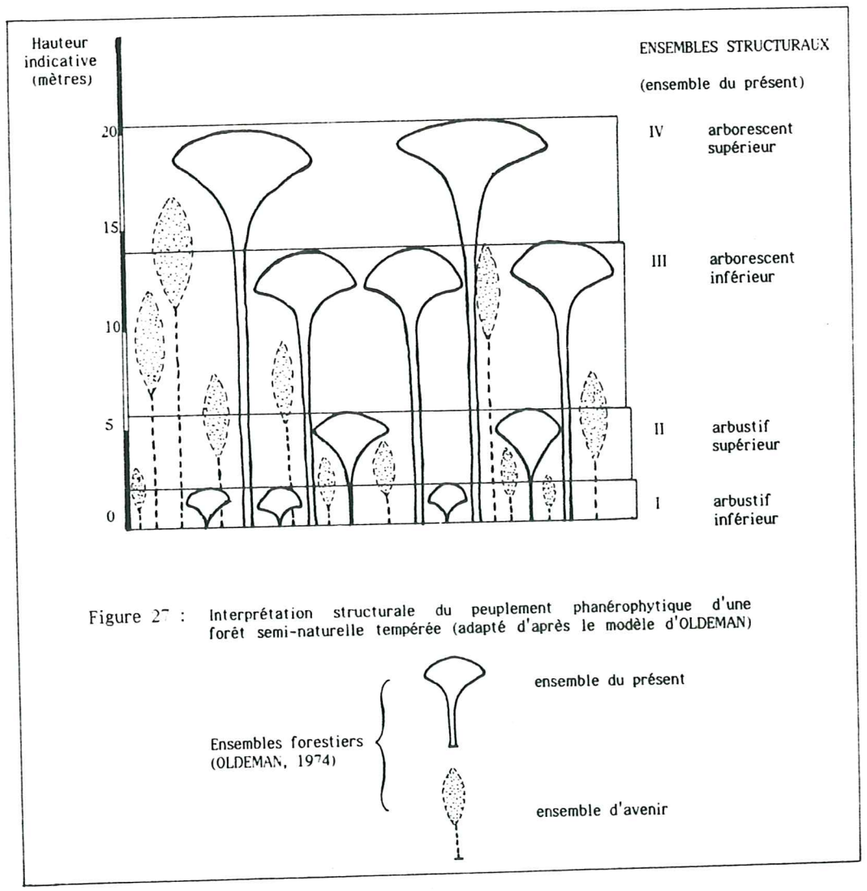


Figure 27 : Interprétation structurale du peuplement phanérophytique d'une forêt semi-naturelle tempérée (adapté d'après le modèle d'OLDEMAN)

L'ensemble d'avenir (en pointillés sur la figure) se répartit de façon continue (ou parfois secondairement discontinue !) entre les différentes strates repérées par l'ensemble du présent. Il est évident que l'importance relative des différents ensembles structuraux et de l'ensemble de l'avenir dépend dans une très large mesure du traitement sylvicole (sylvofaciès) et des différents stades de succession du cycle sylvigénétique naturel ou artificiel ("unités-mosaïque" ou parcelles).

Pratiquement, la délimitation sur le terrain des différentes strates, et surtout de l'ensemble d'avenir, pose parfois quelques difficultés, surtout au niveau des strates arborescentes. Dans un premier temps, en attendant une étude structurale précise des forêts de notre dition, souvent très artificialisées, nous avons préféré regrouper la végétation phanérophytique dans deux catégories principales : une strate arbustive (a1 et a2) et une strate arborescente (A1 et A2); nous avons des raisons de penser que cette approximation est suffisante pour les forêts semi-naturelles de notre dition, la considération de quatre strates distinctes se justifiant surtout dans le cas de forêts naturelles âgées, exceptionnelles en Europe tempérée occidentale.

En ce qui concerne le statut phytosociologique des éléments de l'ensemble d'avenir, qui appartiennent génétiquement à un ensemble structural plus élevé, et écologiquement à plusieurs strates successives, trois solutions sont à considérer :

- ces éléments peuvent être rattachés à l'ensemble structural du présent auquel les espèces qui les constituent participent à l'état adulte; dans ce cas, ces éléments juvéniles sont à exclure des relevés des synusies où ils transitent : nous avons adopté ce choix pour les synusies muscinales et herbacées (*cf.* chapitres 10 et 11);

- l'ensemble de l'avenir peut être étudié et relevé séparément, indépendamment des synusies stratifiées de l'ensemble du présent;

- enfin, il est possible de rattacher ces éléments juvéniles aux synusies correspondant aux strates (compartiments structuraux et écologiques) auxquelles ils participent successivement pendant leur développement (synusies muscinales, herbacées, arbustives ou arborescentes), tout en leur attribuant un poids sociologique différent vis-à-vis des éléments de l'ensemble du présent.

C'est cette dernière solution que nous avons adoptée pour les synusies arbustives et arborescentes : les relevés incluent la totalité des espèces représentées dans une strate donnée (arbustive *ou* arborescente), qu'elles appartiennent à l'ensemble du présent ou de l'avenir. Les comparaisons floristiques de ces relevés par la méthode des tableaux s'appuient au départ exclusivement sur les éléments de l'ensemble du présent, surtout dans le cas des synusies arbustives où la distinction est évidente (voir §§ 11.2. et 11.3.). Dans les tableaux d'associations arbustives (manteaux et sous-bois) et pour les comparaisons floristiques, les stades juvéniles des arbres (ensemble d'avenir) sont considérés comme des *entités sociologiques distinctes*. Les conséquences syntaxonomiques et épistémologiques de ces choix seront discutées ultérieurement (chapitre 12).

D'autres problèmes, moins spécifiques toutefois car on les rencontre dans d'autres types de végétations, sont liés à la dispersion des individus (surtout dans l'ensemble du présent) et à la faible richesse floristique. Au niveau de la phase analytique sur le terrain, la perception de l'"homogénéité floristique" à l'intérieur d'une strate donnée peut être rendue difficile par la dispersion très variable des individus dans la surface d'un relevé : les critères d'"homogénéité écologique" (isotropie) sont ici d'un précieux recours. Au niveau de la phase synthétique, la faible diversité floristique (en comparaison avec la flore herbacée du sous-bois par exemple) nécessite de prendre en compte l'abondance-dominance conjointement à la fréquence pour définir les espèces différentielles.

11.1. SYNSYSTÈME GÉNÉRAL

RHAMNO - PRUNETEA Rivas-Goday et Borja-Carbonell 61

PRUNETALIA SPINOSAE Tüxen 52

BERBERIDION VULGARIS Braun-Blanquet 50
* *Tamo - Coryletum avellanae* (Moor 60) J.L. Richard 75
* *Cotoneastro - Amelanchieretum ovalis* Faber 36
* *Coronillo - Prunetum mahaleb* Gallandat 72
* *Ligustro - Prunetum spinosae* Tüxen 52

SAMBUCETALIA RACEMOSAE Oberdorfer 57 *emend.*

SAMBUCO - SALICION CAPRAEAE Tüxen et Neumann 50
* *Sambucetum racemosae* (Noirfalise 49 Oberdorfer 73

ROSETALIA ARVENSIS ord. nov. prov.

DAPHNO MEZEREI - ROSION ARVENSIS all. nov. prov.
* *Daphno mezerei - Ligustretum vulgaris ass. nov.*
  - *typicum subass. nov.*
  - *coronilletosum emeri subass. nov.*
  - *viburnetosum opuli subass. nov.*
* *Coronillo emeri - Daphnetum laureolae ass. nov.*
* *Sambuco nigrae - Coryletum avellanae ass. nov.*
  - *typicum subass. nov.*
  - *daphnetosum laureolae subass. nov.*
* Groupement à *Prunus padus* et *Ribes rubrum prov.*

LONICERO PERICLYMENI - CRATAEGION LAEVIGATAE all. nov. prov.
* *Lonicero periclymeni - Coryletum avellanae ass. nov.*
  - *typicum subass. nov.*
  - *ilicetosum subass. nov.*
  - *loniceretosum xylostei subass. nov.*
  - *viburnetosum opuli subass. nov.*

FRAXINO - QUERCETEA cl. nov. prov.

SORBO - QUERCETALIA PUBESCENTIS ord. nov. prov.

ACERI OPALI - QUERCION PUBESCENTIS all. nov. prov.
* *Sorbo ariae - Quercetum pubescentis ass. nov.*
  - *typicum subass. nov.*
  - *tilietosum platyphylli subass. nov.*

ACERI - FRAXINETALIA EXCELSIORIS ord. nov. prov.

ACERI PLATANOIDIS - TILION PLATYPHYLLI all. nov. prov.
* *Aceri opali - Tilietum platyphylli ass. nov.*
  - *typicum subass. nov.*
  - *carpinetosum subass. nov.*
* *Tilio platyphylli - Fagetum sylvaticae ass. nov.*
  - *typicum subass. nov.*
  - *sorbetosum ariae subass. nov.*

ULMO GLABRAE - ACERION PSEUDOPLATANI all. nov. prov.
* *Aceri pseudoplatani - Tilietum platyphylli ass. nov.*
  - *typicum subass. nov.*
  - *carpinetosum subass. nov.*
* *Aceri pseudoplatani - Fraxinetum excelsioris* (W. Koch 26) *st. nov.*

ABIETI - FAGETALIA SYLVATICAE ord. nov. prov.

ABIETI - FAGION SYLVATICAE all. nov. prov.
* *Fraxino excelsioris - Fagetum sylvaticae ass. nov.*
  - *typicum subass. nov.*
  - *sorbetosum ariae subass. nov.*

BETULO - QUERCETALIA PETRAEAE ord. nov. prov.

BETULO PENDULAE - QUERCION PETRAEAE all. nov. prov.
* *Betulo pendulae - Fagetum sylvaticae ass. nov.*
  - *typicum subass. nov.*
  - *carpinetosum subass. nov.*

PRUNO - CARPINETALIA BETULI ord. nov. prov.

ACERI CAMPESTRIS - CARPINION BETULI all. nov. prov.
* *Querco petraeae - Carpinetum betuli* (Tüxen 30) *ass. nov.*
  - *typicum subass. nov.*
  - *fagetosum subass. nov.*
  - *sorbetosum ariae subass. nov.*
* *Querco roboris - Carpinetum betuli ass. nov.*
  - *typicum subass. nov.*
  - *fraxinetosum subass. nov.*

11.2. ASSOCIATIONS ARBUSTIVES DE MANTEAUX

Les groupements de "manteaux préforestiers", dont la définition, essentiellement structurale, remonte à TÜXEN (1952), constituent les lisières arbustives des massifs forestiers. Ils s'inscrivent, avec les ourlets externes, dans la zone de contact (écocline, différente d'une simple "transition" !) entre une phytocoenose forestière et une phytocoenose herbacée. On leur attribue généralement un rôle dynamique, bien que des observations diachroniques permettent d'infirmer, au moins dans certains cas, la participation de ces manteaux à la dynamique primaire des séries de végétation.

Si leur signification dynamique n'est pas toujours clairement établie, leur signification structurale est plus facile à mettre en évidence. Les schémas devenus classiques de TÜXEN (*op.cit.*)et MÜLLER (1962) distinguent dans une lisière forestière une structure double : vers la forêt une structure

ligneuse, arbustive, à rôle de protection, le *manteau* (Mantel); à l'extérieur, une structure herbacée à suffrutescente, basse, l'*ourlet* (Saum)(voir § 10.4.). GEHU (1983) distingue parmi les manteaux les "hauts manteaux-taillis" et les "bas manteaux-fourrés". Certains auteurs (dont RAMEAU 1985a) n'hésitent pas à parler de "manteaux arborescents" pour désigner les "accrus" (formations arborescentes pionnières succédant directement aux stades arbustifs et préparant l'installation du "stade forestier" : boulaies, tremblaies, ormaies...); ces derniers groupements sont encore fort mal connus, et ils ne seront pas traités ici.

Comme pour les ourlets, il est possible de distinguer des manteaux *externes*, à la périphérie des massifs forestiers, et des manteaux *internes*, à l'intérieur même de ces massifs, et participant à la dynamique interne (cycle sylvigénétique naturel ou artificiel) des phytocoenoses forestières. Cette distinction apparaît cependant moins fondamentale, et en tous cas moins heuristique, que pour les ourlets (*cf.* § 10.4.). En effet, les manteaux internes, quand ils peuvent être individualisés, ne possèdent généralement pas dans notre dition une réelle autonomie floristique, par rapport aux manteaux externes ou par rapport aux associations arbustives du sous-bois (§ 11.3.). Seuls les manteaux internes succédant à des coupes forestières (*Sambuco-Salicion capraeae*) présentent une originalité certaine; toutefois dans notre dition, ils jouent un rôle très effacé, et seulement à l'intérieur de certaines catégories de phytocoenoses (voir § 11.2.5.).

Du point de vue écologique, les groupements de manteaux se distinguent des groupements arbustifs de sous-bois par un caractère héliophile affirmé. Dans certains cas de forêts "claires" (chênaies pubescentes, tiliaies-érablières...), les associations de manteaux peuvent constituer tout ou partie du sous-bois arbustif de la phytocoenose forestière (*cf.* § 11.2.1. et 11.2.2.).

La composition floristique des groupements de manteaux

inclut une proportion variable de jeunes arbres (appartenant à l'ensemble d'avenir au sens d'OLDEMAN). Comme dans le cas des synusies arbustives de sous-bois, nous avons choisi de disjoindre l'information synécologique et sociologique de ces éléments de l'avenir vis-à-vis de l'ensemble du présent, à partir duquel ont été effectuées les comparaisons floristiques de façon prioritaire. Cette attitude permet de mettre en évidence une relative indépendance de comportement entre ces deux ensembles forestiers. Il convient de noter que dans certaines conditions stationnelles particulières (corniches...), l'ensemble d'avenir est pratiquement absent des synusies arbustives; dans ce cas le groupement de manteau peut être, localement, considéré comme "paraclimacique".

Les espèces herbacées sont naturellement exclues ici des relevés de manteaux, comme de toutes les autres synusies arbustives. Sous le couvert des manteaux et selon leur densité, on peut observer, en proportion variable, des fragments de syntaxons d'ourlets internes (voire externes), de sous-bois forestiers, ou même d'éboulis.

11.2.1. *Tamo - Coryletum avellanae* (Moor 60) J.L. Richard 75 (Tab. LI)

Lit. : MOOR 1960. J.L. RICHARD 1975. RAMEAU 1974.

Syn. : *Convallario-Coryletum avellanae* Moor 60
Sambuco-Coryletum Rameau 74 *prov.*

Composition floristique - Physionomie

Espèces différentielles d'association : *Corylus avellana, Rhamnus alpinus, Sambucus nigra.*
Espèces constantes : *Corylus avellana, Prunus mahaleb, Cornus sanguinea.*
Espèce dominante : *Corylus avellana.*

Cette association, qui présente de nettes affinités flo-

ristiques avec le *Sambuco nigrae-Coryletum* (§ 11.3.3.), est essentiellement constituée de hauts arbustes formant des manteaux-taillis, parfois à développement spatial. Bien que le nom de MOOR (*op. cit.*) ait l'antériorité d'après le Code de nomenclature, nous préférons entériner celui proposé par J.L. RICHARD, qui a l'avantage de ne pas faire intervenir *Convallaria*, taxon herbacé, dans la désignation d'une association arbustive (les herbacées étant exclues de la synusie arbustive selon nos conceptions).

Répartition - Ecologie

Le *Tamo-Coryletum* constitue le manteau externe ou interne d'érablières-tiliaies installées sur des éboulis calcaires fins à moyens, sous des expositions variées, mais de préférence méridionales. L'association, à caractère héliophile et xérocline, est également assez fréquente en sous-bois des tiliaies-érablières thermophiles, seule ou en mosaïque avec le *Daphno mezerei-Ligustretum coronilletosum*.

Localisation des relevés (annexe du tableau LI)

Rel.1 : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; éboulis fin sous falaise dans tiliaie-érablière, expo. SW, pente 40°. *Rel.2* : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; pierrier mobile au fond du cirque, expo. SW, pente 50°. *Rel.3* : Baume-les-Dames, Fente de Babre; éboulis mobile sous falaise, expo. SW, pente 45°. *Rel.4* : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; éboulis base falaise, expo. NE, pente 30°. *Rel.5* : Guillon-les-Bains, vallée du Cusancin; manteau d'érablière-tiliaie, sur éboulis submobile fin à moyen, expo. ENE, pente 45°.

11.2.2. *Cotoneastro - Amelanchieretum ovalis* Faber 36 (Tab. LII)

Lit. : GEHU *et al.* 1983. GILLET *et al.* 1984. RAMEAU 1974. J.L. RICHARD 1971 & 1975.

Syn. : *Sorbo-Rhamnetum frangulae* Rameau 74 *prov.* (?)

Composition floristique - Physionomie

Espèces différentielles d'association : *Rhamnus alpinus*, *Amelanchier ovalis*, *Frangula alnus*, *Cotoneaster tomentosus*.
Espèces constantes : *Rhamnus alpinus*, *Amelanchier ovalis*, *Viburnum lantana*, *Cornus sanguinea*, *Corylus avellana*, *Prunus mahaleb*, *Coronilla emerus*, *Rhamnus catharticus*, *Sorbus aria* (juv.), *Quercus pubescens* (juv.).
Espèce dominante : *Rhamnus alpinus*.

Le *Cotoneastro-Amelanchieretum* est représenté dans notre dition par une race particulière dans laquelle les *Cotoneaster* sont rares (*C. integerrimus* est même exceptionnel) et où *Rhamnus alpinus* et *Frangula alnus* (écotype ?) jouent un rôle remarquable. Cette dernière espèce nous incite à rapprocher de notre groupement le *Sorbo-Rhamnetum frangulae* décrit par RAMEAU en Bourgogne (comme "stade arbustif" du *Carici albae-Fagetum lingonense*). Parfois confondu avec le *Coronillo-Prunetum mahaleb* (§ 11.2.3.), le *Cotoneastro-Amelanchieretum* s'en distingue dans notre dition, outre ses différentielles, par l'absence des taxons à affinités collinéennes tels que *Buxus sempervirens*, *Berberis vulgaris*, *Prunus spinosa*.

Répartition - Ecologie

Cette association typiquement montagnarde s'observe, en position "primaire", aux abords des corniches ensoleillées (exposition S à SW), au-dessus de 500 m d'altitude : manteaux externes de chênaies pubescentes ou de hêtraies thermophiles, falaises escarpées... Elle est fréquente également en situation secondaire de manteau interne, à l'intérieur des phytocoenoses de hêtraies thermophiles de plateau ou de pente. Enfin, elle constitue l'essentiel du sous-bois arbustif des chênaies pubescentes "héliophiles" de notre dition. Le comportement phytocoenotique de cette synusie, qui constitue une bonne illustration de l'indépendance relative des ensembles structuraux, n'avait pu être mis en évidence jusqu'alors par les études phytosociologiques classiques.

Localisation des relevés - Espèces accidentelles (annexe du tableau LII)

Rel.1 : Pont-de-Roide, Crêt des Roches; manteau externe sur la corniche, expo. S. *Rel.2* : Pont-de-Roide, Crêt des Roches; manteau interne de hêtraie en arrière de corniche, expo. N, pente 10°. *Rel.3* : Fleurey, la Roche Fendue; sous-bois arbustif de chênaie pubescente, expo. S, pente 20°. *Rel.4* : Laval-le-Prieuré, aux Perrins; manteau externe de hêtraie, expo. WSW, pente 10°. *Rel.5* : Cléron, reculée de Noirvaux; manteau externe de chênaie pubescente sur corniche, expo. S. *Rel.6* : Chassagne-Saint-Denis, fontaine de Léri; manteau interne de hêtraie, expo. W, pente 10°. *Rel.7* : Chassagne-Saint-Denis, Bois de Curon; manteau sur éperon en corniche, expo. S, pente 20°. *Rel.8* : Cléron, reculée de Noirvaux; manteau externe de chênaie pubescente sur corniche, expo. S. *Rel.9* : Flagey, Bois des Rappes; sous-bois arbustif de chênaie pubescente prox. corniche, expo. SW, pente 20°. *Rel.10* : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; sous-bois arbustif de chênaie pubescente sous falaise, expo. WSW, pente 40°. *Rel.11* : Cléron, reculée de Noirvaux; manteau externe bord corniche, expo. S, pente 5°.

Espèces accidentelles : *Rel.3 : Ilex aquifolium (+), Rosa pendulina (+.2). Rel.6 : Acer opalus (+). Rel.11 : Rhamnus saxatilis (2.3), Viscum album (+).*

11.2.3. *Coronillo - Prunetum mahaleb* Gallandat 72 (Tab. LIII)

Lit. : BARBE 1974. DELELIS 1973. GALLANDAT 1972. GEHU *et al.* 1972. GEHU *et al.* 1983. GILLET *et al.* 1981

Composition floristique - Physionomie

Espèces différentielles d'association : *Prunus mahaleb, Coronilla emerus, Buxus sempervirens.*
Espèces constantes : *Prunus mahaleb, Cornus sanguinea, Viburnum lantana, Ligustrum vulgare, Rosa canina, Coronilla emerus, Prunus spinosa, Crataegus monogyna.*
Espèces dominantes : *Buxus sempervirens, Prunus mahaleb.*

La race du Jura occidental de cette association (qui correspond à la sous-association *buxetosum* Géhu et Delelis 72) se distingue floristiquement du *Cotoneastro-Amelanchieretum* par l'absence de *Rhamnus alpinus* et des *Cotoneaster* (qui sont par contre constants dans la "race" du Jura suisse décrite originellement par GALLANDAT !), ainsi que par la fréquence de *Buxus sempervirens* et des taxons collinéens (voir § 11.2.2.). Ces différences n'ont pas été clairement mises en évidence dans la littérature disponible, et de nouvelles prospections seraient nécessaires pour préciser le statut de ces deux groupements insuffisamment connus.

Répartition - Ecologie

Le *Coronillo-Prunetum mahaleb* du versant français semble se localiser, d'après la littérature et nos propres observations, sur le rebord occidental du Jura, entre Nantua et Baume-les-Dames. Nous considérons cette association comme typiquement collinéenne, le *Cotoneastro-Amelanchieretum* pouvant être considéré comme son vicariant à l'étage montagnard. Dans notre dition en effet, la répartition du *Coronillo-Prunetum mahaleb* se limite au Vignoble de Quingey-Besançon et son prolongement vers l'est (faisceau bisontin jusqu'à Baume-les-Dames), à des altitudes inférieures ou égales à 450 m.

Dans cette région, le groupement se comporte le plus souvent comme un stade dynamique de chênaies pubescentes-charmaies. Structuralement, il constitue des fourrés au sein des phytocoenoses de pelouses, ou bien des manteaux, externes ou internes, en lisière de ces forêts calcicoles thermophiles, le plus souvent sur des pentes fortes exposées au sud, plus rarement en bordure de corniche (en situation paraclimacique). Contrairement au *Cotoneastro-Amelanchieretum,* nous n'avons jamais observé cette association en sous-bois.

Localisation des relevés (annexe du tableau LIII)

Rel.1 : Besançon, Chaudanne; fruticée contact pelouse, expo. SW, pente 5°. *Rel.2* : Besançon, la Citadelle; fruticée base falaise, expo. S. *Rel.3* : Baume-les-Dames, Roches de Châtard; manteau externe bord corniche, expo. N. *Rel.4* : Laissey, Mont Souvance; manteau interne de chênaie pubescente, expo. S, pente 30°. *Rel.5* : Beure, Bois de Peu; fruticée en contact avec pelouse, expo. WSW, pente 40°. *Rel.6* : Besançon, le Rosemont; manteau externe, expo. S, pente 10°. *Rel.7* : Beure, Bois de Peu; manteau externe, expo. S, pente 15°. *Rel.8* : Besançon, le Rosemont; fruticée contact pelouse, expo. S, pente 30°. *Rel.9* : Vorges-les-Pins, le Gros Bois; manteau externe extensif contact pelouse, expo. SE, pente 10°.

11.2.4. *Ligustro - Prunetum spinosae* Tüxen 52 (Tab. LIV)

Lit. : DELELIS 1973. GEHU *et al.* 1972. GEHU *et al.* 1983. GILLET 1979. GILLET *et al.* 1981. GILLET *et al.* 1984. RAMEAU 1974. J.L. RICHARD 1975.

Composition floristique - Physionomie

Espèces différentielles d'association : *Prunus spinosa, Ligustrum vulgare, Rubus fruticosus coll..*
Espèces constantes : *Prunus spinosa, Ligustrum vulgare, Cornus*

sanguinea, Crataegus monogyna, Rubus fruticosus coll., Viburnum lantana, Rosa canina.
Espèce dominante : *Prunus spinosa.*

Le *Ligustro-Prunetum* est une association relativement banale, différenciée surtout négativement par rapport aux autres associations du *Berberidion*. Selon DELELIS (1973), elle n'est que la forme d'appauvrissement extrême de l'alliance vers le nord et l'ouest de son aire. Les éléments thermophiles (*Prunus mahaleb, Coronilla emerus, Amelanchier ovalis, Rhamnus alpinus...*) en sont quasi-absents, les ronces (nombreuses espèces !) jouent un rôle physionomique important.

Répartition - Ecologie

Le *Ligustro-Prunetum* est fréquent à toutes altitudes dans notre dition, en situation de manteau externe de chênaies-charmaies-hêtraies calcicoles à "mésoneutrophiles", sur les plateaux ou les versants diversement exposés. L'association présente également un comportement dynamique pionnier dans les pelouses abandonnées, en formant des fourrés plus ou moins denses et extensifs.

Le *Ligustro-Prunetum* semble réclamer un sol profond, eutrophe et légèrement frais.

Localisation des relevés (annexe du tableau LIV)

Rel.1 : Germéfontaine, Bois de Volienne; manteau externe de hêtraie en bas de versant, expo. S, pente 5°. *Rel.2* : Belvoir, Forêt du Chanois et des Epesses; manteau externe de chênaie-charmaie de plateau. *Rel.3* : Chouzelot, la Côte; manteau externe de chênaie-charmaie. *Rel.4* : Malbrans, la Vondole; manteau externe de chênaie-charmaie de plateau. *Rel.5* : Beure, Bois de Peu; manteau externe extensif de chênaie-charmaie de plateau. *Rel.6* : Thoraise, Sur le Mont; fruticée extensive et manteau externe contact pelouse et chênaie-charmaie, expo. W, pente 5°. *Rel.7* : Besançon, le Rosemont; manteau externe de chênaie-charmaie en bas de versant, expo. N, pente 5°. *Rel.8* : Pouilley-les-Vignes, Bois de la Chaille; manteau externe extensif de chênaie-charmaie mésotrophe. *Rel.9* : Chassagne-Saint-Denis, Cul Blanc; fourrés dans pâturage en relation avec chênaie-charmaie-hêtraie de plateau.

11.2.5. *Sambucetum racemosae* (Noirf. 49) Oberd. 73 *(Tab. LV)*

Lit. : GEHU *et al.* 1983. OBERDORFER 1978 & 1979.

Composition floristique - Physionomie

Espèces différentielles d'association : *Sambucus racemosa,*

Salix capraea (juv.), *Rubus idaeus.*
Espèces constantes : *Sambucus racemosa, Salix capraea, Rubus idaeus, Rubus fruticosus coll..*
Espèces dominantes : *Sambucus racemosa, Salix capraea, Rubus idaeus.*

Cette association paucispécifique s'individualise nettement par sa composition floristique des autres syntaxons arbustifs de la dition. La physionomie laisse une place importante aux ronces (surtout *Rubus idaeus*) et à certains jeunes arbres (comme *Salix capraea,* essence pionnière ne dépassant qu'exceptionnellement le stade arbustif).

Répartition - Ecologie

Le *Sambucetum racemosae* est une association de manteaux internes, surtout développés dans les hêtraies et hêtraies-sapinières de l'étage montagnard. Il est intéressant de noter que ce groupement arbustif intervient également dans le cycle sylvigénétique de phytocoenoses de hêtraies-chênaies acidophiles collinéennes (manteaux internes dérivant notamment de coupes forestières). Il peut être associé à des synusies herbacées de type très différent (*Dentario-Mercurialietum, Atropetum belladonnae, Festuco giganteae-Brachypodietum, Carici piluliferae-Pteridietum aquilini...*), qui ne doivent pas faire oublier l'intéressante convergence entre les hêtraies montagnardes et les hêtraies collinéennes acidophiles, surtout sensible au niveau du peuplement ligneux.

Le *Sambucetum racemosae* réclame un sol acide profond à l'étage collinéen, mais avec l'altitude cette exigence disparaît et l'association peut, au-delà de 700 m, se développer sur des sols calcimagnésiques.

Localisation des relevés (annexe du tableau LV)

Rel.1 : La Vèze, Bois d'Aglans; manteau interne de hêtraie-chênaie acidophile sur limons à chailles de plateau. *Rel.2* : Servin, le Petit Barbeau; manteau interne de hêtraie acidophile sur limons à chailles de plateau. *Rel.3* : Valentigney, Bois du Vernois; ancienne coupe forestière dans hêtraie-chênaie-charmaie mésoacidophile sur alluvions siliceuses anciennes. *Rel.4* : Valentigney, Bois du Vernois; manteau interne dans hêtraie-chênaie-charmaie acidophile sur alluvions siliceuses anciennes. *Rel.5* : Rosureux, vallée du Dessoubre; manteau interne de hêtraie calcicole, expo. N, pente 30°.

11.3. ASSOCIATIONS ARBUSTIVES DU SOUS-BOIS

Les synusies arbustives du sous-bois présentent beaucoup de points communs, d'ordre écologique, structural et floristique, avec les manteaux préforestiers. Elles s'en distinguent d'abord par leur subordination à un ensemble structural supérieur arborescent : elles participent à la végétation du sous-bois, à caractère fondamentalement sciaphile. Si cette distinction peut paraître essentielle aux yeux du phytosociologue imprégné des conceptions classiques basées sur la notion d'association forestière, l'approche synusiale nous incite à ne lui attribuer aucun caractère absolu.

Il apparaît en effet que certains syntaxons arbustifs réputés héliophiles (*cf.* §§ 11.2.1. & 11.2.2.) peuvent se rencontrer en sous-bois dans certaines phytocoenoses forestières. D'autre part, bon nombre d'espèces d'arbustes s'avèrent très tolérantes vis-à-vis des conditions d'éclairement, au moins en ce qui concerne leur développement végétatif, si l'on en croit le pourcentage élevé de taxons communs entre les manteaux externes et les synusies arbustives du sous-bois. En tout état de cause, il est manifeste que le principe même de la stratification aérienne suppose une diminution par paliers du flux énergétique à travers les strates superposées, qui explique que les arbustes puissent avoir un comportement globalement relativement plus héliophile que les organismes des strates basses.

Si la luminosité peut être considérée comme un facteur discriminant secondaire, jouant comme facteur limitant dans les cas extrêmes, les facteurs édaphiques, par contre, interviennent de façon sensible dans la différenciation des types de communautés arbustives du sous-bois. Rappelons que les arbustes ont accès par leur système racinaire aux horizons profonds du sol, inaccessibles pour la plupart des plantes herbacées. Ces végétaux ligneux pourront donc constituer de précieux indicateurs sur la profondeur du sol et les caractéristiques édaphiques (richesse en bases, hydromorphie, etc.) des horizons inférieurs et même de la roche-mère (cas des

forêts dites "mésoneutrophiles"). Les arbustes semblent également particulièrement sensibles à la teneur en eau du sol et de l'air.

Les synusies arbustives décrites dans les paragraphes qui suivent pourraient être elles-mêmes décomposées en trois ensembles faiblement différenciés : l'ensemble de l'avenir (jeunes arbres en transit) et les ensembles structuraux I et II de l'ensemble du présent (voir introduction du Chapitre 12 et fig.). Bien que nous n'ayons pas procédé à un découpage *a priori* de ces ensembles au niveau des relevés, il est néanmoins possible de reconstituer *a posteriori* cette structure architecturale à l'intérieur ou entre les types de synusies définis. Dans certains cas, on peut observer dans une même phytocoenose une strate arbustive basse constituant une synusie sciaphile, et une strate arbustive haute représentant un type de synusie plus héliophile. Ce cas semble cependant exceptionnel dans les forêts de notre dition, et, dans la plupart des cas, la démarcation entre a1 et a2 pose des problèmes pratiques de délimitation.

11.3.1. *Daphno mezerei - Ligustretum vulgaris* ass. nov.

(Tab. LVI)

Composition floristique - Physionomie

Espèce caractéristique d'association : *Daphne mezereum.*
Espèces constantes : *Daphne mezereum, Lonicera xylosteum, Ligustrum vulgare, Viburnum lantana, Cornus sanguinea, Rosa arvensis, Corylus avellana, Evonymus europaeus, Crataegus laevigata, Acer campestre* (juv.), *Fagus sylvatica* (juv.), *Rubus fruticosus coll., Hedera helix.*
Espèces dominantes : *Ligustrum vulgare, Corylus avellana, Cornus sanguinea, Lonicera xylosteum.*

Cette association se différencie par sa richesse floristique (nombre spécifique moyen supérieur à 16). *Daphne meze-*

reum, espèce médioeuropéenne à affinités continentales, peut être considérée provisoirement comme une caractéristique régionale de cette association.

Physionomiquement, l'essentiel du cortège floristique appartient à l'ensemble structural inférieur, constitué de petits arbustes ne dépassant guère 2 m de haut. La strate arbustive supérieure est surtout constituée de jeunes arbres de l'ensemble de l'avenir, ainsi que par quelques grands arbustes (*Corylus*, *Crataegus*) ou lianes (*Clematis*, *Hedera*).

Répartition - Ecologie

Le *Daphno mezerei-Ligustretum* est l'association arbustive la plus largement répandue dans les sous-bois des forêts de notre dition, depuis l'étage collinéen jusqu'à la limite supérieure de l'étage montagnard inférieur. Il se raréfie toutefois considérablement dans la partie ouest du domaine collinéen (région du Vignoble), où il est remplacé par le *Coronillo emeri-Daphnetum laureolae* (§ 11.3.2.).

Le *Daphno mezerei-Ligustretum* constitue la strate arbustive de la plupart des chênaies-charmaies-hêtraies calcicoles à mésoneutrophiles des plateaux, des versants mésothermes ou thermophiles et des fonds de vallons larges, dans une gamme étendue de types de phytocoenoses forestières. Il évite surtout les conditions extrêmes d'hydromorphie, d'hygrométrie et de psychrophilie, ainsi que les sols désaturés en profondeur. Dans notre dition, il se comporte globalement comme un groupement calcicole, sciaphile et mésophile.

11.3.1.1. Sous-association ***typicum*** *subass. nov.* (Tab. LVI, rel. 17-25)

Cette sous-association mésophile centrale est surtout fréquente sur les plateaux calcaires : chênaies-charmaies calcicoles (y compris lapiaz), hêtraies-chênaies-charmaies mésoneutrophiles, certaines hêtraies calcicoles montagnardes mésothermes. *Ribes alpinum* et *Daphne mezereum* présentent ici un développement et une fréquence optimums.

11.3.1.2. Sous-association ***coronilletosum emeri*** *subass. nov.* (Tab. LVI, rel. 1-16)

Espèce différentielle : *Coronilla emerus*.

La sous-association *coronilletosum emeri* constitue le pôle thermoxérophile du *Daphno mezerei-Ligustretum*.

Deux variantes sont à considérer. La variante typique (rel. 1-9), essentiellement collinéenne, se développe dans les chênaies-charmaies calcicoles thermophiles installées sur des pentes ou des crêtes en exposition sud. Une variante à *Viburnum opulus* (rel. 10-16), est spécifique des hêtraies et hêtraies-tiliaies calcicoles thermoxérophiles de l'étage montagnard inférieur.

11.3.1.3. Sous-association ***viburnetosum opuli*** *subass. nov.* (Tab. LVI, rel. 26-32)

Espèces différentielles : *Viburnum opulus*, *Lonicera periclymenum*.

Ce syntaxon est fréquent à toutes altitudes, en sous-bois de chênaies pédonculées-charmaies de fonds de vallons, fonds de dolines, sur sols profonds, argilo-caillouteux ou limoneux riches en bases. Il peut se développer également sur des pentes marneuses, même en exposition sud. Il représente l'aile hygrocline et légèrement acidocline de l'association.

Localisation des relevés - Espèces accidentelles (annexe du tableau LVI)

Rel 1 : Adam-lès-Passavant, la Bouloie; chênaie-charmaie, expo. SE, pente 20°. *Rel.2* : Bonnevaux-le-Prieuré, vallée de la Brême; chênaie-charmaie, expo. S, pente 35°. *Rel.3* : Villers-Chief, Sur Creuse; hêtraie-chênaie-charmaie, expo. S, pente 35°. *Rel.4* : Cusance, le Val; chênaie-charmaie, expo. S, pente 35°. *Rel.5* : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; hêtraie, expo. W, pente 40°. *Rel.6* : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; hêtraie-tiliaie de bas de versant, expo. NE, pente 20°. *Rel.7* : Scey-en-Varais, Rocher de Colonne; chênaie-charmaie en corniche, expo. S, pente 5°. *Rel.8* : Roulans, Mont Devin; tiliaie-érablière, expo. SSE, pente 30°. *Rel.9* : Scey-en-Varais, le Souillet; chênaie-charmaie, expo. SE, pente 5°. *Rel.10* : Chassagne-Saint-Denis, Bois de Curon; hêtraie de rebord de plateau. *Rel.11* : Flagey, Bois des Rappes; hêtraie de rebord de plateau, expo. S. *Rel.12* : Villars-sous-Dampjoux, Côte de Varjoulot; hêtraie-chênaie-charmaie sur arête, expo. S. *Rel.13* : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; hêtraie-tiliaie, expo.WSW, pente 40°. *Rel.14* : Cour-Saint-Maurice, Bois des Cheneaux; hêtraie, expo. S, pente 35°. *Rel.15* : Rahon, Bois du Gourveau; hêtraie-tiliaie, expo. SW, pente 35°. *Rel.16* : Chassagne-Saint-Denis, Bois de Curon; hêtraie de rebord de plateau, expo. SW. *Rel.17* : Landresse, Bois de Latenson; hêtraie en bas de versant, expo. S, pente 25°. *Rel.18* : Ouvans, le Rûcher; hêtraie-charmaie en haut de versant, expo. S, pente 15°. *Rel.19* : Guyans-Durnes, Bois du Bouhard; chênaie-charmaie de plateau. *Rel.20* : Tarcenay, Bois l'Essart; chênaie-charmaie-hêtraie de plateau. *Rel.21* : Guyans-Durnes, le Plancher; chênaie-charmaie de plateau. *Rel.22* : Cléron, Sur Plain Mont; chênaie-charmaie de plateau. *Rel.23* : Epeugney, Bois des Cordées; chênaie-charmaie-érablière de lapiaz. *Rel.24* : Tarcenay, Bois l'Essart; chênaie-charmaie de lapiaz ouvert. *Rel.25* : Baume-les-Dames, Sur Framont; chênaie-charmaie sommitale. *Rel.26* : Germéfontaine, Sous les Chevannes; chênaie pédonculée-hêtraie de fond de combe large. *Rel.27* : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; chênaie pédonculée-frênaie de fond de vallon. *Rel.28* : Glamondans, vallée de l'Audeux; chênaie pédonculée-charmaie-frênaie de fond de vallon. *Rel.29* : Chaux-lès-Passavant, la Glacière; hêtraie-chênaie-charmaie de plateau. *Rel.30* : Coulans-sur-Lison, Petit Trembloi; chênaie-charmaie sur marnes, expo. SW, pente 10°. *Rel.31* : Tarcenay, Bois l'Essart; chênaie pédonculée-charmaie de fond de doline. *Rel.32* : Chassagne-Saint-Denis, Bois de Curon; chênaie-charmaie sur marnes, expo. S, pente 30°.

Espèces accidentelles : *Rel.3* : *Pyrus pyraster juv. (+). Rel.10* : *Taxus baccata juv. (+). Rel.26* : *Populus tremula juv. (+), Sorbus aucuparia juv. (+).*

11.3.2. *Coronillo emeri - Daphnetum laureolae ass. nov.* (Tab. LVII)

Composition floristique - Physionomie

Espèces différentielles d'association : *Coronilla emerus, Daphne laureola, Ruscus aculeatus.*
Espèces constantes : *Coronilla emerus, Daphne laureola, Ruscus aculeatus, Lonicera xylosteum, Ligustrum vulgare, Viburnum lantana, Cornus sanguinea, Rosa arvensis, Crataegus laevigata, Ribes alpinum, Evonymus europaeus, Ilex aquifolium, Corylus avellana, Carpinus betulus* (juv.), *Hedera helix.*
Espèces dominantes : *Daphne laureola, Ligustrum vulgare, Cornus sanguinea, Rosa arvensis, (Buxus sempervirens).*

Du point de vue floristique, cette association se distingue surtout de la précédente par le remplacement de *Daphne mezereum* (accidentel ici) par *Daphne laureola,* taxon subatlantique-subméditerranéen (comme *Ruscus aculeatus,* sous-arbrisseau très fidèle à ce groupement).

Physionomiquement, le *Coronillo emeri-Daphnetum laureolae* forme une strate arbustive basse de recouvrement moyen. L'ensemble d'avenir est essentiellement représenté par le charme.

Répartition - Ecologie

Limité dans notre dition à la région du Vignoble de Quingey-Besançon, le *Coronillo emeri - Daphnetum laureolae* n'est plus représenté que de façon sporadique et atypique à l'ouest de ce secteur de l'étage collinéen. Les particularités de sa distribution régionale, ainsi que le caractère original de sa flore nous font considérer cette association comme un vicariant subatlantique-subméditerranéen du *Daphno mezerei-Ligustretum,* typiquement médioeuropéen.

Dans cette région du Vignoble, ce type de synusie arbustive est très répandu dans les chênaies-charmaies et érablières-charmaies calcicoles mésothermes ou thermophiles. Le macroclimat relativement chaud, ensoleillé, mais bien arrosé de cette région explique l'installation de ce groupement à caractère thermophile dans des stations à expositions variées.

Localisation des relevés - Espèces accidentelles (annexe du tableau LVII)

Rel.1 : Liesle, Bois du Chanois; chênaie-charmaie à mi-versant, expo. NW, pente 30°. *Rel.2* : Quingey, la Côte de Moini; chênaie-charmaie à mi-versant, expo. ESE, pente 20-30°. *Rel.3* : Besançon, Côte de Chailluz; tiliaie-charmaie de bas de versant, expo. E, pente 25°. *Rel.4* : Besançon, Côte de Chailluz; chênaie-charmaie à mi-versant, expo. SSE, pente 10°. *Rel.5* : Thoraise, Sur le Mont; chênaie-charmaie, expo. W, pente 10°. *Rel.6* : Thoraise, Sur le Mont; chênaie-charmaie, expo. W, pente 5°. *Rel.7* : Baume-les-Dames, Fente de Babre; chênaie-charmaie en haut de versant, expo. S, pente 20°. *Rel.8* : Baume-les-Dames, Fente de Babre; chênaie-charmaie sommitale. *Rel.9* : Montfaucon, Bois des Rattes; chênaie-charmaie à mi-versant, expo. SSE, pente 15°. *Rel.10* : Thoraise, Sur le Mont; érablière-charmaie sur crête, expo. ENE. *Rel.11* : Fourg, Bois de la Côte; chênaie-charmaie-tiliaie à mi-versant, expo. SSE, pente 25°. *Rel.12* : Besançon, Fort de Planoise; chênaie pubescente-tiliaie à buis à mi-versant, expo. S, pente 30°. *Rel.13* : Aveney, Rocher de Valmy; chênaie-charmaie en haut de versant, expo. E, pente 5°. *Rel.14* : Baume-les-Dames, Fente de Babre; érablière-tiliaie-charmaie sous falaise, expo. SW, pente 20°. *Rel.15* : Baume-les-Dames, Fente de Babre; chênaie-charmaie sur éboulis fin, expo. SW, pente 50°. *Rel.16* : Champlive, les Bois de la Côte; chênaie-charmaie de haut de versant, expo. S, pente 5-10°. *Rel.17* : Châteauvieux-les-Fossés, le Grand Chanêt; érablière-tiliaie sur éboulis, expo. SW, pente 40°.

Espèces accidentelles : *Rel.7 : Acer platanoides juv. (+). Rel.8 : Acer pseudoplatanus juv. (+). Rel.10 : Ribes uva-crispa (1.2). Rel.11 : Malus sylvestris juv. (+). Rel.17 : Daphne mezereum (1.1).*

11.3.3. *Sambuco nigrae - Coryletum avellanae ass. nov.* (Tab. LVIII)

Composition floristique - Physionomie

Espèce différentielle d'association : *Sambucus nigra.*
Espèces constantes : *Sambucus nigra, Corylus avellana, Lonicera xylosteum.*
Espèces dominantes : *Corylus avellana, Ribes alpinum.*

Cette association paucispécifique (nombre spécifique moyen inférieur à 7) s'individualise nettement des autres syntaxons arbustifs de la dition. Certaines ressemblances floristiques le rapprochent du *Tamo-Coryletum* (§ 11.2.1.), mais l'absence d'éléments héliophiles et thermophiles l'en écarte sensiblement.

Physionomiquement, il s'agit de synusies arbustives hautes dominées par le noisetier, de recouvrement variable (10 à 80%).

Répartition - Ecologie

Le *Sambuco nigrae-Coryletum* constitue la strate arbustive habituelle des érablières-tiliaies, érablières-frênaies, érablière-charmaies et hêtraies-tiliaies calcicoles psychrophiles,

dans toute l'étendue de la dition. Dans ces stations, il s'installe sur les éboulis calcaires fins à grossiers des pentes d'ubac et fonds de vallons encaissés.

11.3.3.1. Sous-association *typicum* *subass. nov.* (Tab. LVIII, rel. 1-21)

Il s'agit de la forme la plus répandue de l'association, en dehors de la partie nord-ouest de la dition. C'est dans les érablières-tiliaies psychrophiles sur éboulis grossiers que ce syntaxon est le mieux développé et le plus typique.

11.3.3.2. Sous-association *daphnetosum laureolae* *subass. nov.* (Tab. LVIII, rel. 22-26)

Espèces différentielles : *Daphne laureola, Ilex aquifolium.*

Cette sous-association se développe essentiellement au niveau du sous-bois des hêtraies-tiliaies calcicoles des pentes fortes d'ubac, le long de la vallée du Doubs entre Thoraise et Baume-les-Dames (versant nord du Faisceau Bisontin), ainsi que sur les flancs rocheux des dolines des plateaux calcaires des Avant-Monts occidentaux.

Localisation des relevés - Espèces accidentelles (annexe du tableau LVIII)

Rel.1 : Solemont, Val de Neuvier; chênaie pédonculée-frênaie de fond de combe, expo. N. *Rel.2* : Sancey-le-Long, reculée de la Baume; érablière-tiliaie, expo. N, pente 40°. *Rel.3* : Roches-lès-Blamont, fontaine; érablière-frênaie, expo. E, pente 20°. *Rel.4* : Saules, reculée de Cornebouche; érablière-frênaie de fond de vallon. *Rel.5* : Villars-sous-Dampjoux, Sous Aux Porcs; érablière-frênaie fond de cirque, expo. SE, pente 35°. *Rel.6* : Solemont, Val de Neuvier; érablière, expo. NE, pente 20°. *Rel.7* : Sancey-le-Long, reculée de la Baume; érablière-tiliaie, expo. NNE, pente 35°. *Rel.8* : Saint-Hippolyte, Bief de Fovet; érablière-frênaie de fond de combe, expo. NW. *Rel.9* : Baume-les-Dames, Roches de Châtard; érablière-tiliaie sous falaise, expo. N, pente 40°. *Rel.10* : Montgesoye, reculée de Vau; érablière-tiliaie fond du cirque, expo. W, pente 30°. *Rel.11* : Silley-Bléfond, Cuves de Bléfond; érablière-tiliaie en bas de versant, expo. N, pente 30°. *Rel.12* : Servin, le Rûcher; érablière-tiliaie sous la crête, expo. N, pente 30°. *Rel.13* : Bonnevaux-le-Prieuré, vallée de la Brême; hêtraie-tiliaie à mi-versant, expo. NNW, pente 40°. *Rel.14* : Hyèvre-Magny, Bois de la Côte Envers; érablière en bas de versant, expo. NNW, pente 30°. *Rel.15* : Villers-Chief, la Faye; hêtraie, expo. N, pente 30°. *Rel.16* : Longeville, Bois des Bouges; érablière-tiliaie, expo. N, pente 30°. *Rel.17* : Mouthier, Gorges de Noailles; érablière-tiliaie, expo. ESE, pente 30°. *Rel.18* : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; hêtraie-tiliaie, expo. NNW, pente 40°. *Rel.19* : Courcelles, Côte Jaillet; érablière-tiliaie bas de versant, expo. NE, pente 40°. *Rel.20* : Thoraise, sous le Mont; érablière-tiliaie sous falaise, expo. N, pente 35°. *Rel.21* : Tarcenay, Bois l'Essart; érablière-charmaie de flanc de doline, expo. NE. *Rel.22* : Baume-les-Dames, Bois de la Côte Envers; hêtraie-tiliaie, expo. N, pente 40°. *Rel.23* : Baume-les-Dames, Bois de la Côte Envers; hêtraie-tiliaie sur groises, expo. N, pente 40°. *Rel.24* : Laissey, Cascade du Rougnon; hêtraie-tiliaie sous falaise, expo. NNW, pente 40°. *Rel.25* : Baume-les-Dames, Bois de la Côte Envers; hêtraie-tiliaie à mi-versant, expo. NNE, pente 20°. *Rel.26* : Besançon, Forêt de Chailluz; érablière-charmaie de flanc de doline, expo. N, pente 15°.

Espèces accidentelles : *Rel.3 : Evonymus europaeus (+.2). Rel.4 : Daphne mezereum (1.1). Rel.6 : Ribes uva-crispa (1.2). Rel.11 : Viburnum opulus (+). Rel.14 : Viburnum lantana (+), Acer campestre juv. (+), Sorbus aria juv. (+). Rel.17 : Sambucus racemosa (1.2). Rel.19 : Buxus sempervirens (1.3). Rel.21 : Ligustrum vulgare (+). Rel.24 : Taxus baccata juv. (+). Rel.25 : Prunus avium juv. (+). Rel.26 : Ruscus aculeatus (+).*

11.3.4. Groupement à *Prunus padus* et *Ribes rubrum prov.*

Ce groupement arbustif est exceptionnel dans notre dition. Nous l'avons observé dans quelques forêts mésohygrophiles des environs du Bois d'Aglans (La Vèze). Il possède vraisemblablement son centre de gravité dans certaines forêts hygrophiles planitiaires.

Il s'agit de peuplements arbustifs denses et élevés dominés par *Prunus padus,* accompagné par *Ribes rubrum* var. *sylvestre, Evonymus europaeus, Viburnum opulus, Crataegus monogyna, Corylus avellana...* Cette synusie participe à un type de phytocoenose particulier des fonds de vallons larges sur marnes et limons à chailles (chênaie pédonculée-frênaie-charmaie mésohygrophile). Le relevé suivant donnera un aperçu de l'originalité de ce groupement provisoire, dont le statut syntaxonomique exact ne sera pas élucidé ici.

Localisation : La Vèze, Bois d'Aglans; fond de vallon large sur argiles à chailles; mai 1984; altitude 400 m; recouvrement 80%; *Prunus padus 4.4, Evonymus europaeus 2.2, Ribes rubrum v. sylvestre 1.2, Viburnum opulus 1.1, Fraxinus excelsior* (juv.) *1.1, Corylus avellana +.2.*

11.3.5. *Lonicero periclymeni - Coryletum avellanae* *ass. nov.* (Tab. LIX)

Composition floristique - Physionomie

Espèce différentielle d'association : *Lonicera periclymenum.*

Espèces constantes : *Lonicera periclymenum, Rubus fruticosus coll., Carpinus betulus* (juv.), *Fagus sylvatica* (juv.), *Corylus avellana, Crataegus laevigata, Hedera helix.*

Espèces dominantes : *Rubus fruticosus coll., Carpinus betulus* (juv.), *Fagus sylvatica* (juv.).

Cette association, floristiquement très pauvre et polymorphe, est dominée par des jeunes arbres de l'ensemble d'avenir et par des ronces, dont on peut s'interroger si elles font

réellement partie de la même synusie. En dehors de ces éléments dominants, l'ensemble du présent est constitué par de grands arbustes ubiquistes (*Corylus*, *Crataegus*), une liane dont le développement est généralement limité en sous-bois (*Lonicera periclymenum*), et par un lot variable (voir sous-associations) d'arbustes de taille réduite, jamais très recouvrants.

Répartition - Ecologie

Le *Lonicero periclymeni-Coryletum* est largement répandu dans les hêtraies-chênaies-charmaies, hêtraies-chênaies et hêtraies acidoclines à acidophiles des plateaux de notre dition, à toutes altitudes. Ces stations se caractérisent par un sol limoneux ou limono-argileux profond, acide et lessivé, partiellement désaturé en profondeur. Le substratum calcaire n'est pratiquement pas accessible par les racines des arbustes.

11.3.5.1. Sous-association ***typicum*** *subass. nov.* (Tab. LIX, rel. 1-7)

La sous-association *typicum* est à la fois la plus pauvre floristiquement et la plus acidophile. Elle se développe dans des hêtraies-chênaies sur des placages épais de limons à chailles ou d'alluvions siliceuses anciennes. Les seules véritables espèces arbustives (*Corylus avellana* et *Crataegus laevigata*) y sont très dispersées, mais *Lonicera periclymenum* est abondant et bien développé.

11.3.5.2. Sous-association ***ilicetosum*** *subass. nov.* (Tab. LIX, rel. 8-13)

Espèces différentielles : *Ilex aquifolium*, *Rosa arvensis*.

Croissant dans des conditions trophiques moins sélectives que la sous-association *typicum*, le *Lonicero periclymeni-Coryletum ilicetosum* n'en reste pas moins un groupement acidophile. Il est fréquent au niveau des hêtraies-chênaies-charmaies et hêtraies sur limons des plateaux.

11.3.5.3. Sous-association ***loniceretosum xylostei*** *subass. nov.* (Tab. LIX, rel. 14-18)

Espèces différentielles : *Lonicera xylosteum*, *Ligustrum vulgare*, *Evonymus europaeus*, *(Rosa arvensis)*, *(Ilex aquifolium)*.

Quand la couche de limons et d'argiles de décarbonatation recouvrant les plateaux calcaires est peu épaisse, quelques arbustes "calcicoles" peuvent s'y développer, tout en restant très dilués. Cette sous-association neutrocline est très fréquente dans les hêtraies-chênaies-charmaies de plateaux, à toutes altitudes. Quand l'épaisseur des dépôts superficiels est encore plus faible, elle est remplacée par le *Daphno mezerei-Ligustretum* (*cf.* § 11.3.1.).

11.3.5.4. Sous-association ***viburnetosum opuli*** *subass. nov.* (Tab. LIX, rel. 19-23)

Espèces différentielles : *Viburnum opulus*, *Ribes rubrum* var. *sylvestre*.

Cette dernière sous-association est liée aux chênaies pédonculées-hêtraies-charmaies sur marnes des plateaux, ainsi qu'aux chênaies pédonculées-charmaies des fonds de dolines. Elle présente un caractère neutrocline et hygrocline.

Localisation des relevés - Espèces accidentelles (annexe du tableau LIX)

Rel.1 : Montferrand-le-Château, Bois de Montferrand; hêtraie-chênaie sur alluvions siliceuses anciennes. *Rel.2* : Pouilley-les-Vignes, Bois de la Chaille; hêtraie-chênaie sur limons à chailles. *Rel.3* : Montferrand-le-Château, Bois de Montferrand; chênaie-hêtraie sommitale sur alluvions siliceuses anciennes. *Rel.4* : Gonsans, Prés de Meix; hêtraie-chênaie sur argiles à chailles. *Rel.5* : Berche, Bois des Chevalières; hêtraie-chênaie-charmaie sommitale. *Rel.6* : Besançon, Forêt de Chailluz; chênaie-charmaie-hêtraie sur limons de plateau. *Rel.7* : Saône, Bois du Petit Frêne; chênaie-charmaie-hêtraie sur limons à chailles. *Rel.8* : Scey-en-Varais, les Combes; hêtraie-chênaie-charmaie sur limons de plateau. *Rel.9* : Vellevans, Bois des Grandes Planches; hêtraie-chênaie-charmaie sur limons de plateau. *Rel.10* : Gonsans, Bois d'Onchaux; hêtraie sur replat en haut de pente, sur limons. *Rel.11* : Villers-Chief, Sachaine; hêtraie sommitale sur limons. *Rel.12* : Liesle, Bois du Chanois; hêtraie-chênaie sur limons de la Bresse. *Rel.13* : Servin, Bois du Rôcher; hêtraie en fond de combe large, expo. N. *Rel.14* : Mamirolle, la Fougère; hêtraie-chênaie-charmaie. *Rel.15* : Besançon, Forêt de Chailluz; chênaie-charmaie de plateau. *Rel.16* : Gonsans, Bois d'Onchaux; chênaie-charmaie-hêtraie de plateau. *Rel.17* : Aïssey, Bois de la Faye; chênaie-charmaie-hêtraie de plateau. *Rel.18* : Servin, le Petit Barbeau; chênaie pédonculée-hêtraie sur marnes, expo. N, pente 5°. *Rel.19* : Glamondans, le Grand Bois; chênaie-charmaie-hêtraie de plateau. *Rel.20* : Dammartin-les-Templiers, Bois Ramé; chênaie pédonculée-charmaie sur marnes. *Rel.21* : Osse, Bois des Sausses; chênaie pédonculée-charmaie-hêtraie sur marnes. *Rel.22* : Nancray, Bois de Faule; chênaie-charmaie-hêtraie sur marnes. *Rel.23* : Champlive, Bois de Vuillorbe; chênaie-hêtraie-charmaie sur marnes.

Espèces accidentelles : *Rel.1* : *Acer pseudoplatanus juv. (+). Rel.2* : *Betula pendula juv. (+). Rel.6* : *Tilia cordata juv. (1.2). Rel.13* : *Daphne mezereum (+). Rel.15* : *Acer platanoides juv. (+). Rel.16* : *Cornus sanguinea (+). Rel.18* : *Tamus communis (+).*

11.4. ASSOCIATIONS ARBORESCENTES

Les synusies arborescentes ont à l'évidence un statut tout particulier au sein des phytocoenoses forestières. Elles constituent en effet les principales responsables de la création d'un milieu intérieur "endogène" (GOUNOT 1956) spécifique, le "milieu végétal" (SUKACHEV 1954), qui conditionne l'ensemble des synusies intraforestières. Les arbres sont donc responsables de l'unité fondamentale de la phytocoenose forestière et à ce titre méritent un intérêt particulier.

La biologie des arbres adultes d'une forêt présente des particularités qui méritent d'être brièvement rappelées ici. Tout d'abord, il s'agit d'organismes fondamentalement héliophiles puisque leur couronne bénéficie de l'ensoleillement direct. Cette exposition directe aux conditions atmosphériques externes les rend sensibles à certains agents climatiques dont l'effet se trouve par contre très tamponné en sous-bois (foudre, grêle, vent, gel, variations de température et des conditions d'éclairement, etc.). On ne s'étonnera donc pas que les facteurs macro- et mésoclimatiques aient une influence très sélective sur l'occurence des différents types de synusies arborescentes.

Le système racinaire très développé des arbres (toujours associé à des Champignons mycorhiziens qui en augmentent sensiblement l'efficacité) leur permet d'explorer un grand volume de sol. Ils seront particulièrement sensibles à la profondeur et à la texture du sol, le facteur limitant étant souvent lié aux réserves hydriques disponibles.

Il convient d'insister ici sur la nécessité de bien différencier l'*autoécologie* des essences arborescentes (telle qu'on peut l'aborder de façon expérimentale sur des arbres isolés ou des plantations artificielles) de leur *synécologie, i.e.* leur comportement réel au sein des phytocoenoses forestières naturelles équilibrées, dans lesquelles la concurrence interspécifique intervient à chaque palier du développement ontogénique de l'arbre, depuis sa germination dans la strate muscinale jusqu'au stade adulte, pour restreindre encore le spectre des potentialités écologiques de l'espèce. On conçoit alors

l'intérêt privilégié des associations arborescentes qui, de par le caractère particulier de leur déterminisme, réalisent une synthèse des informations sur les contraintes abiotiques et biotiques, exogènes et endogènes, qui caractérisent la biogéocoenose forestière à laquelle elles participent.

Il existe cependant une difficulté importante, qui peut limiter, voire même déformer, le contenu informatif des synusies arborescentes. Cette difficulté tient à ce que les forêts de notre dition, comme l'immense majorité des forêts tempérées d'Europe occidentale, sont plus ou moins fortement imprégnées d'un passé sylvicole pluriséculaire, qui les a éloignées de leur aspect et de leur fonctionnement naturels. Il est nécessaire de tenir compte de cette action de l'Homme sur les phytocoenoses forestières, qui consiste essentiellement à orienter (ou tenter d'orienter !) la composition de la strate arborescente à l'aide de traitements particuliers et d'une sélection artificielle des essences. Au prix d'un effort considérable des forestiers, on peut ainsi maintenir des peuplements semi-artificiels dans le déterminisme desquels interviennent autant les facteurs économiques qu'écologiques.

Cependant, sans vouloir minimiser cette influence permanente de l'Homme, nous avons tendance à relativiser aujourd'hui l'importance des transformations qu'elle engendre. Tout d'abord, il est d'observation courante que des modifications qualitatives même profondes du couvert arborescent n'ont que de faibles répercussions sur les synusies muscicales, herbacées et arbustives du sous-bois. Mais en outre, dans les forêts que nous avons étudiées, les types de combinaisons de taxons arborescents sont statistiquement conservés, quelque soit le traitement forestier ancien ou actuel. Autrement dit, et cette remarque est importante, tout se passe comme si les contraintes synécologiques imposaient au peuplement deux réponses possibles au "stress" anthropique : soit une simple modification quantitative de l'équilibre relatif entre les essences d'un même type de communauté (pression humaine faible), soit le remplacement d'un type de synusie originel par un autre syntaxon, lui même bien structuré sociologiquement (cas d'une

pression humaine forte). Ce comportement "solidaire" des espèces arborescentes permet d'expliquer le fait que, dans des forêts dont on a tendance à croire que la strate arborescente est "fabriquée" de toutes pièces par le forestier, les combinaisons floristiques observées ne correspondent qu'à un nombre limité de types statistiques, dont le déterminisme échappe en grande partie au gestionnaire.

A partir d'un grand nombre de relevés personnels de synusies arborescentes effectués dans les forêts du Jura nord-occidental, nous avons ainsi pu définir 18 syntaxons élémentaires, que nous avons regroupés en 9 associations. Avant de décrire ces syntaxons, quelques remarques méthodologiques préliminaires s'imposent.

L'appréciation de l'homogénéité floristique étant parfois délicate à l'échelle de la strate arborescente, nous nous sommes appuyé sur l'isotropie géomorphologique et sur l'homogénéité du traitement sylvicole. L'aire minimale des communautés arborescentes étant souvent considérable (plusieurs centaines de mètres carrés), les relevés ont été souvent effectués sur des aires-échantillons extensives ou disjointes. Le faible nombre de taxons arborescents ainsi que l'importance synécologique de leur distribution quantitative nous ont incité à tenir compte de l'abondance-dominance dans la définition et l'ordination des syntaxons.

Enfin, bien que certaines lianes (*Clematis vitalba* et surtout *Hedera helix*) puissent participer à la constitution des synusies arborescentes, leur importance a été minimisée dans notre analyse pour trois raisons : la première est que ces végétaux sont systématiquement éliminés par le forestier dans les parcelles régulièrement entretenues; la deuxième tient à ce que nous avons souvent négligé de prêter une attention particulière à ces lianes de grande taille, qui apparaissent sous-estimées dans nos relevés, surtout anciens; la troisième raison est que nous avons supposé que ces espèces ubiquistes ne possèdent qu'un faible contenu informatif dans notre dition.

La nomenclature des syntaxons arborescents pose un problème

pratique incontournable : la quasi-totalité des noms utilisables pour désigner les types de synusies nouvellement définis dans ce travail ont déjà été publiés pour décrire des associations forestières classiques. Outre le problème de la règle d'antériorité pronée par le Code de Nomenclature Phytosociologique, une confusion reste possible entre certains noms retenus ici et des noms (pour la plupart non valides d'ailleurs !) utilisés classiquement pour d'autres concepts. Malgré tous nos efforts pour tenter de minimiser les risques d'interférence, nous n'avons pu éviter certaines "redéfinitions" peu orthodoxes mais motivées par nos impératifs théoriques et pragmatiques...

11.4.1. *Sorbo ariae - Quercetum pubescentis ass. nov.* (Tab. LX)

Composition floristique - Physionomie

Espèce caractéristique d'association : *Quercus pubescens.*
Espèces constantes : *Quercus pubescens, Sorbus aria, Acer opalus, Quercus petraea, Fraxinus excelsior.*
Espèce dominante : *Quercus pubescens.*

Cette association est à la fois caractérisée et dominée par le chêne pubescent, dont les populations sont toujours accompagnées de chênes hybrides (*Quercus pubescens X petraea*, parfois appelé *Q. X streimi* Heuff.), que nous avons englobés sous le même vocable de *Quercus pubescens. Acer opalus*, parfois codominant, est absent de la partie est de notre dition (Lomont, Pays de Montbéliard).

La chênaie pubescente forme des taillis peu élevés et généralement clairsemés.

Répartition - Ecologie

Le *Sorbo-Quercetum pubescentis* représente une irradiation vers le nord d'une alliance surtout développée dans la région méditerranéenne. Dans notre dition, cette association est

répartie sous forme d'îlots sur les éperons rocheux, les corniches et certaines pentes exposées au sud. La chênaie pubescente s'accomode de sols calcaires très superficiels (de type rendzine), délaissés par les autres associations arborescentes.

Il semble, bien que ce fait ne soit pas clairement établi dans le Jura, que ce groupement puisse représenter dans certains cas un sylvofaciès (RAMEAU 1985a) de hêtraies calcicoles thermophiles de plateau, auxquelles il succéderait après dégradation (traitement en taillis, pâturage, coupe...).

11.4.1.1. Sous-association *typicum* *subass. nov.* (Tab. LX, rel. 1-9)

Cette sous-association se développe surtout à l'étage montagnard inférieur, formant un liseré discontinu sur les corniches bien exposées qui encadrent les reculées et les vallées encaissées. Elle est moins fréquente sur les pentes raides, sauf aux abords immédiats des falaises et éperons rocheux. Une race appauvrie (sans *Acer opalus*) s'observe à l'est de notre dition.

11.4.1.2. Sous-association *tilietosum platyphylli* *subass. nov.* (Tab. LX, rel. 10-16)

Espèces différentielles : *Tilia platyphyllos, Carpinus betulus, Acer campestre.*

Cette sous-association recouvre certaines pentes très fortes exposées au sud à l'étage collinéen au nord-ouest de notre dition. On peut également la rencontrer à l'étage montagnard inférieur en arrière des corniches (taillis de substitution de hêtraies ?) et sur certaines pentes d'adret.

Localisation des relevés - Espèces accidentelles (annexe du tableau LX)

Rel.1 : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; pied de falaise, expo. SSW, pente 40°. *Rel.2* : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; haut de versant sous falaise, expo. S, pente 50°. *Rel.3* : Bonnevaux-le-Prieuré, Rocher du Tourbillon; crête, expo. S. *Rel.4* : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; corniche, expo. WSW, pente 30°. *Rel.5* : Cléron, reculée de Noirvaux; corniche, expo. S, pente 10°. *Rel.6* : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; base falaise, expo. SW, pente 50°. *Rel.7* : Saint-Julien, Mont Olivot; corniche, expo. S, pente 15°. *Rel.8* : Baume-les-Dames, Fente de Babre; crête, expo. SW, pente 10°. *Rel.9* : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; pied falaise, expo. SW, pente 40°. *Rel.10* : Fleurey, la Roche Fendue; mi-versant, expo. S, pente 30°. *Rel.11* : Sancey-le-Long, reculée de la Baume; haut de versant, expo. SSW, pente 20°. *Rel.12* : Baume-les-Dames, le Burmont; corniche, expo. SW, pente 20°. *Rel.13* : Chassagne-Saint-Denis, Bois du Curasson; corniche, expo. S, pente 5°. *Rel.14* : Scey-en-Varais, Rocher de Colonne; replat en corniche à mi-versant, expo. S, pente 5°. *Rel.15* : Besançon, Fort de Planoise; mi-versant, expo. S, pente 30°. *Rel.16* : Laissey, Mont Souvance; mi-versant, expo. S, pente 30°.

Espèces accidentelles : *Rel.8* : *Laburnum anagyroides (1.1). Rel.15* : *Fagus sylvatica (+).*

11.4.2. *Aceri opali - Tilietum platyphylli ass. nov.* (Tab. LXI)

Composition floristique - Physionomie

Espèces différentielles d'association : *Acer opalus, Tilia platyphyllos, Sorbus aria.*
Espèces constantes : *Acer opalus, Tilia platyphyllos, Fraxinus excelsior, Sorbus aria, Quercus petraea.*
Espèces dominantes : *Tilia platyphyllos, Acer opalus, (Carpinus betulus).*

Cette tiliaie-érablière présente quelques ressemblances floristiques avec le *Sorbo ariae-Quercetum pubescentis tilietosum* (§ 11.4.1.2.). Elle s'en distingue par une plus grande richesse floristique, la quasi-absence de *Quercus pubescens*, la dominance du tilleul et la fréquence d'*Acer pseudoplatanus* et *Ulmus glabra*, qui permettent de la rapprocher des érablières. La physionomie est le plus souvent celle d'un taillis de hauteur médiocre, relativement ouvert.

Répartition - Ecologie

L'*Aceri opali - Tilietum platyphylli* est une association calcicole thermoxérophile liée à des sols caillouteux, généralement sur des pentes en adret. Elle est très fréquente dans la région du Vignoble bisontin; elle est plus localisée à l'étage montagnard (versants chauds des vallées encaissées).

11.4.2.1. Sous-association *typicum* *subass. nov.* (Tab. LXI, rel. 1-10)

Cette sous-association typique, largement dominée par *Tilia platyphyllos* et *Acer opalus*, se développe à toutes altitudes dans notre dition sur des pentes fortes d'éboulis fins à moyens en exposition méridionale, généralement sous une falaise calcaire.

11.4.2.2. Sous-association *carpinetosum* *subass. nov.* (Tab. LXI, rel. 11-20)

Espèces différentielles : *Carpinus betulus, Sorbus torminalis.*

Cette sous-association, généralement dominée par le charme, semble particulièrement liée à l'étage collinéen. Elle constitue l'essentiel de la strate arborescente des chênaies-charmaies calcicoles de la région du Vignoble de Quingey-Besançon. Le macroclimat de cette région est particulièrement favorable au développement de ce syntaxon thermoxérophile, dans des conditions topographiques et édaphiques plus éclectiques que la sous-association *typicum*. Il est en effet représenté sur les pentes rocailleuses en adret, mais également sur des crêtes et des versants diversement exposés, et même sur les plateaux. A l'étage montagnard inférieur, l'*Aceri opali-Tilietum platyphylli carpinetosum* est beaucoup plus disséminé, sur certaines pentes fortes ou éboulis grossiers en exposition sud.

Localisation des relevés - Espèces accidentelles (annexe du tableau LXI)

Rel.1 : Aveney, Rocher de Valmy; éboulis moyen sous falaise, expo. W, pente 20°. *Rel.2* : Baume-les-Dames, Château Simon; éboulis, expo. SW, pente 20°. *Rel.3* : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; éboulis moyen sous falaise, expo. WSW, pente 45°. *Rel.4* : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; éboulis fins, expo. NW, pente 60°. *Rel.5* : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; éboulis moyen, expo. SSW, pente 50°. *Rel.6* : Baume-les-Dames, Fente de Babre; éboulis fin, expo. S, pente 30°. *Rel.7* : Roulans, Mont Devin; éboulis moyen, expo. SSW, pente 30°. *Rel.8* : Baume-les-Dames, Fente de Babre; éboulis fin, expo. S, pente 35°. *Rel.9* : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; éboulis fin à moyen sous la falaise, expo. SW, pente 40°. *Rel.10* : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; éboulis moyen, expo. WSW, pente 50°. *Rel.11* : Châteauvieux-les-Fossés, le Grand Chanêt; éboulis grossier, expo. SW, pente 40°. *Rel.12* : Baume-les-Dames, Fente de Babre; éboulis moyen à grossier sous falaise, expo. W, pente 30°. *Rel.13* : Baume-les-Dames, Fente de Babre; crête, sur sol superficiel. *Rel.14* : Besançon, Côte de Chailluz; mi-versant, expo. SSE, pente 10°. *Rel.15* : Thoraise, Sur le Mont; haut de versant, expo. W, pente 5°. *Rel.16* : Aveney, Rocher de Valmy; haut de versant, expo. E, pente 5°. *Rel.17* : Besançon, Côte de Chailluz; éboulis fin bas de versant, expo. E, pente 25°. *Rel.18* : Quingey, la Côte de Moini; mi-versant, expo. ESE, pente 20-30°. *Rel.19* : Fourg, Bois de la Côte; mi-versant, expo. SSE, pente 25°. *Rel.20* : Ornans, Cul de Vau; mi-versant, expo. SSE, pente 40°.

Espèces accidentelles : *Rel.1* : *Pyrus pyraster* (+). *Rel.14* : *Prunus avium* (+).

11.4.3. *Aceri pseudoplatani - Tilietum platyphylli* *ass. nov.* (Tab. LXII)

Composition floristique - Physionomie

Espèces différentielles d'association : *Acer pseudoplatanus, Tilia platyphyllos.*
Espèces constantes : *Acer pseudoplatanus, Tilia platyphyllos, Fraxinus excelsior, Ulmus glabra.*
Espèces dominantes : *Tilia platyphyllos, Acer pseudoplatanus, Fraxinus excelsior.*

Ce type de synusie, très paucispécifique (nombre spécifique moyen proche de 4), malgré l'absence de véritable caractéristique, s'individualise nettement par une combinaison floristique originale très homogène. Il se distingue notamment de l'*Aceri opali-Tilietum platyphylli* par l'absence des éléments thermoxérophiles (sorbiers et érable à feuilles d'obier). La physionomie est généralement celle d'un haut taillis ou d'un taillis sous futaie dans lequel les arbres peuvent atteindre des dimensions respectables.

Le nom retenu pour baptiser ce type de synusie a été utilisé pour désigner une association forestière, l'*Aceri pseudoplatani-Tilietum platyphylli* Jackucs 66 (*nomen nudum*). Le nom couramment cité d'*Aceri-Tilietum* Faber 36 est ambigu puisque les espèces n'y sont pas explicitées.

Répartition - Ecologie

Cette tiliaie-érablière psychrophile à érable sycomore, contrairement à la tiliaie-érablière thermophile à érable à feuilles d'obier (§ 11.4.2.), s'installe électivement sur les éboulis grossiers des versants d'ubac, très généralement sous une falaise calcaire régénérant l'éboulis. Malgré les contraintes mécaniques causées par ce substrat rocheux instable, les essences capables de s'y maintenir peuvent tirer profit de réserves hydriques et minérales importantes. Le mésoclimat relativement frais et humide de ces stations reste malgré tout favorable à *Tilia platyphyllos* dans notre dition.

11.4.3.1. Sous-association *typicum* *subass. nov.* (Tab. LXII, rel. 1-10)

Recherchant les stations à hygrométrie élévée, ombragées et fraîches, l'*Aceri pseudoplatani-Tilietum typicum* se localise sur les éboulis calcaires moyens à grossiers, à la base de falaises en exposition nord, ou en bas de versants de vallées

encaissées. Il est distribué, de façon ponctuelle à linéaire, dans toute la dition.

11.4.3.2. Sous-association *carpinetosum* *subass. nov.* (Tab. LXII, rel. 11-15)

Espèces différentielles : *Carpinus betulus, Corylus avellana.*

Cette sous-association se rencontre surtout au niveau des flancs rocheux des dolines (régulièrement exposés au NE) sur les plateaux calcaires. Elle peut parfois aussi se développer, généralement sous l'influence du traitement forestier (taillis), sur des bas de versants d'ubac recouverts de colluvions argilo-caillouteuses.

Localisation des relevés (annexe du tableau LXII)

Rel.1 : Mouthier, Gorges de Noailles; éboulis grossier, expo. ESE, pente 30°. *Rel.2* : Montgesoye, reculée de Vau; éboulis moyen fond du cirque, expo. SW, pente 30°. *Rel.3* : Montfaucon, Côte d'Arbais; éboulis moyen à grossier sous falaise, expo. N, pente 35°. *Rel.4* : Hyèvre-Magny, Bois de la Côte Envers; éboulis moyen bas de versant, expo. N, pente 30°. *Rel.5* : Thoraise, Sous le Mont; éboulis grossier sous falaise, expo. N, pente 35°. *Rel.6* : Laissey, Cascade du Rougnon; éboulis moyen sous falaise, expo. N, pente 40°. *Rel.7* : Longeville, Bois des Bouges; éboulis moyen à grossier sous falaise, expo. N, pente 30°. *Rel.8* : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; éboulis moyen sous falaise fond du cirque, expo. NE, pente 40°. *Rel.9* : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; éboulis grossier et microfalaise, expo. NE, pente 50°. *Rel.10* : Servin, le Rûcher; éboulis grossier sous la crête, expo. N, pente 30°. *Rel.11* : Scey-en-Varais, Châtel Saint Denis; éboulis fin à moyen en haut de versant, expo. NW, pente 35°. *Rel.12* : Tarcenay, Bois l'Essart; flanc rocheux de doline, expo. NE. *Rel.13* : Laissey, Cascade du Rougnon; éboulis grossier substabilisé bas de versant, expo. N, pente 10°. *Rel.14* : Tarcenay, Bois l'Essart; flanc rocheux de doline, expo. NE. *Rel.15* : Epeugney, Bois des Cordées; flanc rocheux de doline, expo. NE.

11.4.4. *Aceri pseudoplatani - Fraxinetum excelsioris* (W. Koch. 26) *ass. nov.* (Tab. LXIII)

Composition floristique - Physionomie

Espèces différentielles d'association : *Fraxinus excelsior, Quercus robur, Acer campestre.*
Espèces constantes : *Fraxinus excelsior, Acer pseudoplatanus.*
Espèces dominantes : *Fraxinus excelsior, Acer pseudoplatanus.*

Ce syntaxon, assez polymorphe, se distingue des autres érablières de notre dition par l'absence de *Tilia platyphyllos.* Certaines espèces des chênaies-charmaies hygrophiles (*Quercus robur, Acer campestre, Carpinus betulus*) semblent différencier une sous-association, que nous avons préféré provisoirement

ne pas distinguer, en raison d'une insuffisance de données floristiques et écologiques. L'hypothèse d'un mélange intime entre deux types de synusies n'est pas à écarter pour expliquer l'hétérogénéité apparente de notre tableau.

L'architecture du groupement est largement dominée par un ensemble structural supérieur de grands arbres de belle venue.

Nous proposons de reprendre le nom publié par W. KOCH qui, bien que créé par cet auteur pour désigner une association forestière aujourd'hui démembrée, semble correspondre à une même combinaison arborescente.

Répartition - Ecologie

L'*Aceri pseudoplatani-Fraxinetum excelsioris* est un groupement typiquement montagnard, rare dans notre dition. Il se localise au fond des reculées, à la base des versants d'ubac ou sur les flancs de cirques profonds, dans des stations à hygrométrie constamment proche de la saturation. Le substrat habituel de cette association est constitué de colluvions argilo-caillouteuses, parfois remaniées (alluvions-colluvions), filtrantes, profondes et relativement humides (importance des eaux de ruissellement).

Localisation des relevés (annexe du tableau LXIII)

Rel.1 : Roches-lès-Blamont, Fontaine; haut de versant sur colluvions fines dans cirque, expo. E, pente 15°. *Rel.2* : Villars-sous-Dampjoux, Sous Aux Porcs; ravin encaissé, expo. SE, pente 35°. *Rel.3* : Glay, la Papéterie; fond de combe, expo. NW. *Rel.4* : Silley-Bléfond, vallée de l'Audeux; fond de vallon. *Rel.5* : Saint-Hippolyte, Bief de Fovet; fond de combe, expo. NW. *Rel.6* : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; fond de vallon. *Rel.7* : Cusance, Le Val; fond de vallon encaissé. *Rel.8* : Glamondans, vallée de l'Audeux; fond de vallon.

11.4.5. *Tilio platyphylli - Fagetum sylvaticae* (Moor 52) *ass. nov.* (Tab. LXIV)

Composition floristique - Physionomie

Espèces différentielles d'association : *Tilia platyphyllos,*

Acer pseudoplatanus, Acer platanoides, Taxus baccata.
Espèces constantes : *Fagus sylvatica, Tilia platyphyllos, Acer pseudoplatanus, Fraxinus excelsior.*
Espèces dominantes : *Fagus sylvatica, (Tilia platyphyllos).*

Cette hêtraie à tilleul à grandes feuilles tend à se rapprocher des érablières-tiliaies précédemment décrites (§§ 11.4.2. & 11.4.3.), mais elles s'en distinguent nettement par la dominance constante du hêtre, la fréquence d'*Acer platanoides* et *Taxus baccata,* ces deux dernières espèces ayant leur optimum régional dans cette association.

Les grands arbres adultes ne semblent constituer qu'un unique ensemble structural arborescent supérieur relativement dense, l'if et les jeunes arbres de l'ensemble d'avenir formant une strate arborescente inférieure irrégulière et diffuse.

Nous avons choisi de reprendre un nom d'association forestière généralement attribué à MOOR 1952 (bien que ce même nom ait été utilisé par d'autres auteurs avant lui...) pour désigner ce syntaxon arborescent.

Répartition - Ecologie

Le *Tilio platyphylli-Fagetum* est fréquent dans le Jura nord-occidental, principalement à l'étage montagnard inférieur. Contrairement au *Fraxino excelsioris-Fagetum* (§ 11.4.6.), il préfère les pentes fortes d'expositions variées, où il s'installe sur des colluvions argilo-caillouteuses recouvrant un substratum calcaire qui peut affleurer sous forme de bancs rocheux ou de gros blocs.

11.4.5.1. Sous-association *typicum* *subass. nov.* (Tab. LXIV, rel. 1-14)

Cette sous-association représente le pôle psychrophile du *Tilio platyphylli-Fagetum,* sur les pentes fortes d'ubac des versants des vallées et des faisceaux. Elle est particulièrement bien développée sur les affleurements de groises qui recouvrent fréquemment ces versants accidentés.

11.4.5.2. Sous-association *sorbetosum ariae* *subass. nov.* (Tab. LXIV, rel. 15-22)

Espèces différentielles : *Sorbus aria, Acer opalus, Quercus petraea.*

Ce syntaxon ne se rencontre qu'à l'étage montagnard inférieur, sur les pentes raides en exposition variable (W ou E, rarement plein sud). Il présente un caractère thermoxérocline atténué.

Localisation des relevés - Espèces accidentelles (annexe du tableau LXIV)

Rel.1 : Landresse, Bois du Fays; mi-versant, expo. W, pente 20°. *Rel.2* : Domprel, Bois de la Côte; crête. *Rel.3* : Lods, les Forges; mi-versant, expo. NNE, pente 35°. *Rel.4* : Baume-les-Dames, Grange Villotey; mi-versant sous falaise, expo. NE, pente 30°. *Rel.5* : Baume-les-Dames, Bois de la Côte Envers; mi-versant sur groises, expo. N, pente 40°. *Rel.6* : Ornans, Bois de la Brême; mi-versant, expo. NNW, pente 40°. *Rel.7* : Baume-les-Dames, Roches de Châtard; haut de versant sur groises, expo. N, pente 40°. *Rel.8* : Belvoir, Combe Rouland; bas de versant, expo. SSW, pente 10°. *Rel.9* : Villars-sous-Dampjoux, Sous aux Porcs; ravin fond du cirque, expo. SE, pente 35°. *Rel.10* : Baume-les-Dames, Bois de la Côte Envers; mi-versant sur éboulis fin, expo. N, pente 40°. *Rel.11* : Laviron, Derrière le Peu; crête. *Rel.12* : Soulce-Cernay, Côtard aux Choux; bas de versant, expo. NW, pente 30°. *Rel.13* : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; mi-versant, expo. ENE, pente 40°. *Rel.14* : Laissey, Cascade du Rougnon; haut de versant, sous la falaise sur colluvions argilo-caillouteuses fines, expo. NNW, pente 50°. *Rel.15* : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; bas de versant sur éboulis fins fond du cirque, expo. WSW, pente 25°. *Rel.16* : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; mi-versant, expo. WSW, pente 45°. *Rel.17* : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; haut de versant, expo. WSW, pente 50°. *Rel.18* : Châteauvieux-les-Fossés, le Grand Chanêt; mi-versant, expo. W, pente 25°. *Rel.19* : Epenouse, le Theurey; mi-versant, expo. E, pente 30°. *Rel.20* : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; mi-versant, expo. WSW, pente 50°. *Rel.21* : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; haut de versant, expo. NNW, pente 40°. *Rel.22* : Landresse, Bois du Fays; plateau.

Espèce accidentelle : *Rel.16 : Hedera helix (•).*

11.4.6. *Fraxino excelsioris - Fagetum sylvaticae* ass. nov. (Tab. LXV)

Composition floristique - Physionomie

Espèce différentielle d'association : *Fagus sylvatica.*
Espèces constantes : *Fagus sylvatica, Fraxinus escelsior.*
Espèce dominante : *Fagus sylvatica.*

Les hêtraies du *Fraxino-Fagetum,* très pauvres en espèces (nombre spécifique moyen inférieur à 5) et hyperdominées par le hêtre, se différencient négativement des hêtraies-tiliaies précédentes (§ 11.4.5.) par l'absence du tilleul et des érables.

Le traitement en futaie ou en taillis sous futaie favorise le hêtre qui a tendance à éliminer les autres essences. La hauteur du peuplement varie selon les conditions édaphiques.

Le nom de *Fraxino-Fagetum* Klika 42 ou Scamoni (54) 56 apparaît par ailleurs parfois dans la littérature pour désigner une association forestière; nous avons du, faute de mieux, utiliser le même vocable pour baptiser la présente association arborescente.

Répartition - Ecologie

Le *Fraxino-Fagetum* est une association exclusivement montagnarde, assez fréquente sur les plateaux calcaires au dessus de 500 m d'altitude dans la région étudiée. Son déterminisme fait davantage intervenir le macroclimat (fortes précipitations) et l'action de l'Homme, très favorables au hêtre, que les conditions édaphiques, qui s'avèrent fort variées.

11.4.6.1. Sous-association *typicum* *subass. nov.* (Tab. LXV, rel. 1-7)

Cette sous-association est la plus éclectique, puisqu'on peut la relever à la surface des plateaux calcaires recouverts d'une couche d'argiles de décarbonatation et de limons d'épaisseur variable, ainsi que dans certains fonds de combes larges, plus rarement en haut de versants d'ubac. L'extension parfois considérable (Plateau de Vercel par exemple) de ces hêtraies pures doit vraisemblablement pour une grande part à l'action sélective du forestier, encouragée et facilitée par le comportement très compétitif du hêtre entre 600 et 800 m, dans un domaine où les chênes et le charme ont tendance naturellement à "s'essouffler".

11.4.6.2. Sous-association *sorbetosum ariae* *subass. nov.* (Tab. LXV, rel. 8-14)

Espèces différentielles : *Sorbus aria*, *Quercus petraea*, *Acer opalus*.

Cette aile thermoxérophile de l'association se développe sur les rebords méridionaux des plateaux, les crêtes, la partie supérieure de certains versants d'adret, sur des sols caillouteux superficiels.

Localisation des relevés - Espèces accidentelles (annexe du tableau LXV)

Rel.1 : Servin, Bois du Rûcher; fond de combe large, expo. N. *Rel.2* : Germéfontaine, Sous les Chevannes; fond de combe large. *Rel.3* : Grandfontaine-sur-Creuse, Pie Grillon; plateau. *Rel.4* : Charbonnières-les-Sapins, Bois de Chautons; plateau. *Rel.5* : Cour-Saint-Maurice, Sur Antier; haut de versant, expo. NW, pente 40°. *Rel.6* : Villers-Chief, Sachaine; plateau. *Rel.7* : Villers-Chief, Sachaine; plateau. *Rel.8* : Villers-Chief, Sur Creuse; plateau. *Rel.9* : Pont-de-Roide, Crêt des Roches; crête, expo. N, pente 10°. *Rel.10* : Cour-Saint-Maurice, Bois des Chêneaux; haut de versant, expo. S, pente 35°. *Rel.11* : Rosières-sur-Barbêche, sous Chapelle de la Roche; haut de versant, expo. W, pente 20°. *Rel.12* : Chassagne-Saint-Denis, Bois de Curon; rebord de plateau. *Rel.13* : Chassagne-Saint-Denis, Bois de Curon; rebord de plateau, expo. W, pente 10°. *Rel.14* : Bonnevaux-le-Prieuré, Rocher du Tourbillon; haut de versant, expo. S, pente 20°.

Espèces accidentelles : *Rel.2 : Prunus avium (+), Populus tremula (+). Rel.4 : Acer platanoides (+). Rel.10 : Acer campestre (+).*

11.4.7. *Betulo pendulae - Fagetum sylvaticae ass. nov.* (Tab. LXVI)

Composition floristique - Physionomie

Espèces différentielles d'association : *Quercus petraea*, *Betula pendula*.
Espèces constantes : *Fagus sylvatica*, *Quercus petraea*.
Espèces dominantes : *Fagus sylvatica*, *Quercus petraea*.

Ce type de hêtraies se distingue des véritables hêtraies montagnardes (§§ 11.4.5. & 11.4.6.) par l'absence du frêne et la fréquence du chêne sessile et du bouleau verruqueux. Cette dernière essence caractérise surtout la phase pionnière du groupement (LHOTE 1985), ce qui explique son caractère dilué dans les peuplements adultes. Selon les conditions mésoclimatiques, édaphiques, et le traitement forestier, le hêtre ou le chêne sessile peuvent dominer la strate arborescente supérieure. *Sorbus aucuparia* et *Abies alba* ne sont guère représentés que dans l'ensemble d'avenir, ces essences d'affinités montagnardes ne dépassant qu'exceptionnellement le stade de jeunes arbres (action du forestier ?).

Répartition - Ecologie

Le *Betulo pendulae-Fagetum* est rare dans notre dition, car il s'agit d'une association étroitement liée à des conditions édaphiques mal représentées dans le Jura nord-occidental. Ces hêtraies-chênaies sessiliflores acidophiles apparaissent, depuis la base de l'étage collinéeen jusqu'à l'étage montagnard inférieur (où elles sont plus rares), sur des plateaux recouverts de limons à chailles, ou d'anciennes terrasses alluviales siliceuses, principalement en position sommitale (ou en rupture de pente), sur des sols lessivés acides profonds.

11.4.7.1. Sous-association *typicum* *subass. nov.* (Tab. LXVI, rel. 1-12)

Cette sous-association se développe typiquement en position sommitale sur des sols limoneux fortement lessivés et acides.

Deux faciès (ou variantes ?) peuvent être distingués. Le plus fréquent (rel. 1-8), surtout au-dessus de 350 m d'altitude, se marque par la dominance du hêtre (souvent même quasi-exclusif à partir de 600 m). Le faciès dominé par *Quercus petraea* (rel. 9-12), peut être observé à l'étage collinéen (en dessous de 350 m d'altitude); il peut indiquer des conditions climatiques ou/et édaphiques plus sèches, mais certains traitements sylvicoles (taillis) jouent assurément un rôle important dans son déterminisme.

11.4.7.2. Sous-association *carpinetosum* *subass. nov.* (Tab. LXVI, rel. 13-17)

Espèce différentielle : *Carpinus betulus*.

Le *Betulo-Fagetum carpinetosum*, à tendance mésoacidophile, est assez fréquent à la périphérie des massifs forestiers installés sur des matériaux limoneux acides, principalement à la base de légères pentes, où les apports latéraux enrichissent légèrement le sol. Certains limons, relativement plus fertiles, peuvent permettre au charme de se maintenir (et même de fournir des fûts respectables, comme par exemple les

limons de la Bresse à Liesle ou les alluvions anciennes de l'Aar-Doubs à Valentigney, Courcelles-lès-Montbéliard, etc.), même en dehors de ce contexte géomorphologique favorable.

Localisation des relevés - Espèces accidentelles (annexe du tableau LXVI)

Rel.1 : Vellevans, le Petit Barbeau; plateau, sur limons à chailles. *Rel.2* : Servin, le Petit Barbeau; plateau, sur limons à chailles. *Rel.3* : La Vèze, Bois d'Aglans; plateau, sur limons à chailles, position sommitale. *Rel.4* : Montfaucon, Bois des Rattes; limons à chailles, position sommitale. *Rel.5* : Baume-les-Dames, la Plaine Faye; bas de versant, sur argovien, expo. N, pente 5°. *Rel.6* : Chamesol, Bois des Etabons; plateau. *Rel.7* : Geneuille, Bois du Raclais; alluvions siliceuses anciennes, position sommitale. *Rel.8* : Besançon, les Tilleroyes; limons à chailles, position sommitale. *Rel.9* : Pouilley-les-Vignes, Bois de la Chaille; mi-versant, sur limons à chailles, expo. WNW, pente 5°. *Rel.10* : Montferrand-le-Château, Bois de Montferrand; alluvions siliceuses anciennes, position sommitale. *Rel.11* : Pouilley-les-Vignes, Bois de la Chaille; mi-versant, sur limons à chailles, expo. WNW, pente 5°. *Rel.12* : Pouilley-les-Vignes; Bois de la Chaille; limons à chailles, position sommitale. *Rel.13* : Pouilley-les-Vignes, Bois de la Chaille; limons à chailles, bas de versant. *Rel.14* : Scey-en-Varais, les Combes; plateau, sur argovien. *Rel.15* : Montferrand-le-Château, Bois de Montferrand; alluvions siliceuses anciennes, bas de versant. *Rel.16* : La Vèze, Bois d'Aglans; limons à chailles, bas de versant, expo. NE, pente 5°. *Rel.17* : Liesle, Bois du Chanois; limons de la Bresse.

Espèces accidentelles : *Rel.1* : *Quercus robur* (•). *Rel.6* : *Acer pseudoplatanus* (•), *Fraxinus excelsior* (•). *Rel.13* : *Prunus avium* (•). *Rel.14* : *Populus tremula* (•).

11.4.8. *Querco petraeae - Carpinetum betuli* (Tx. 30) *ass. nov.* (Tab. LXVII)

Composition floristique - Physionomie

Espèce différentielle d'association : *Quercus petraea*.
Espèces constantes : *Quercus petraea*, *Carpinus betulus*, *Acer campestre*, *Prunus avium*, *Fagus sylvatica*.
Espèces dominantes : *Carpinus betulus*, *Quercus petraea*, (*Fagus sylvatica*).

Le chêne sessile, en dépit de son amplitude sociologique assez large, différencie nettement ce type de chênaies-charmaies par rapport aux chênaies pédonculées-charmaies, voisines floristiquement (§ 11.4.9.).

L'architecture des chênaies-charmaies, dans leur aspect le plus proche de l'état naturel, semble s'organiser autour de deux ensembles structuraux à la fois superposés verticalement et intriqués horizontalement : un ensemble structural inférieur, généralement très recouvrant, est constitué d'arbres adultes de taille moyenne (charme, merisier, érable champêtre, sorbiers, tilleul à feuilles cordées, poirier); un ensemble

structural supérieur, plus dilué, est formé par les plus grands arbres (hêtre, chênes sessile et pédonculé, frêne). Schématiquement, on peut considérer que le premier est favorisé par le traitement en taillis, le deuxième par le régime de la futaie, les conditions stationnelles étant supposées égales par ailleurs.

L'ancienne association forestière *Querco-Carpinetum* Tx. 30, aujourd'hui démembrée, englobait l'ensemble des phytocoenoses de chênaies-charmaies d'Europe occidentale. Certains auteurs ont modifié ce nom en précisant l'espèce de chêne (*Querco petraeae-Carpinetum* Soó et Pocs (31) 57).

Répartition - Ecologie

Le *Querco petraeae-Carpinetum* est l'association arborescente la plus répandue dans notre dition, à l'étage collinéen, qui correspond à son optimum macroclimatique, comme à l'étage montagnard où elle se trouve concurrencée et progressivement remplacée par les hêtraies montagnardes (§§ 11.4.5. & 11.4.6.). En revanche, elle est rare dans la région du Vignoble bisontin (domaine de l'*Aceri opali-Tilietum carpinetosum, cf.* § 11.4.2.).

Elle peut s'installer dans une gamme étendue de stations thermoxéroclines à mésophiles, calcicoles à acidoclines, sur les plateaux, les pentes mésothermes, etc..

11.4.8.1. Sous-association ***typicum*** *subass. nov.* (Tab. LXVII, rel. 7-15)

C'est la forme la plus répandue de l'association, sur les plateaux calcaires et les pentes faibles, principalement à l'étage collinéen. Les sols varient du brun calcique superficiel au brun lessivé peu profond (sur argiles de décarbonatation et limons de plateaux peu épais, laissant accessible la roche-mère calcaire). Le traitement traditionnel en taillis ou en taillis sous futaie a grandement favorisé l'extension de ce syntaxon, en particulier vers l'étage montagnard inférieur.

11.4.8.2. Sous-association ***fagetosum*** *subass. nov.* (Tab. LXVII, rel. 16-20)

Espèce différentielle : *Fagus sylvatica.*

C'est par sa dominance que le hêtre permet de différencier cette sous-association (ou simple variante ?), dans laquelle l'ensemble structural arborescent supérieur est très développé. Elle se rencontre surtout à l'étage montagnard inférieur, où elle est fréquente (déterminisme macroclimatique), sur des sols relativement profonds, argilo-limoneux, de plateaux calcaires (déterminisme édaphique), en régime de taillis sous futaie ou de futaie (déterminisme anthropique).

11.4.8.3. Sous-association ***sorbetosum ariae*** *subass. nov.* (Tab. LXVII, rel. 1-6)

Espèces différentielles : *Sorbus aria, Sorbus torminalis, Pyrus pyraster.*

Cette sous-association représente l'aile thermoxérophile du *Querco petraeae-Carpinetum,* fréquente sur les pentes faibles à fortes en exposition méridionale, sur calcaires ou sur marnes, de l'étage collinéen (à l'est de Baume-les-Dames) et de l'étage montagnard inférieur (elle devient rare au-dessus de 600 m).

Localisation des relevés - Espèces accidentelles (annexe du tableau LXVII)

Rel.1 : Mérey-sous-Montrond, le Grand Bois; plateau. *Rel.2* : Villers-Chief, Sur Creuse; mi-versant, expo. S, pente 35°. *Rel.3* : Chassagne-Saint-Denis, Bois de Curon; mi-versant, sur marnes, expo. S, pente 30°. *Rel.4* : Adam-lès-Passavant, la Bouloie; haut de versant, expo. SE, pente 20°. *Rel.5* : Flagey, Bois des Rappes; plateau. *Rel.6* : Coulans-sur-Lison, sous le Petit Tremblois; mi-versant, sur marnes, expo. SW, pente 10°. *Rel.7* : Scey-en-Varais, le Souillet; plateau. *Rel.8* : Pugey, les Ordons; plateau. *Rel.9* : Cuyans-Durnes, le Plancher; plateau. *Rel.10* : Besançon, Forêt de Chailluz; plateau. *Rel.11* : Besançon, Forêt de Chailluz; plateau. *Rel.12* : Cléron, Sur Plain Mont; plateau. *Rel.13* : Epeugney, Bois des Cordées; plateau. *Rel.14* : Tarcenay, Bois l'Essart; plateau. *Rel.15* : Aïssey, Bois de la Faye; plateau. *Rel.16* : Pugey, les Ordons; plateau. *Rel.17* : Mérey-sous-Montrond; le Grand Bois; plateau. *Rel.18* : Durnes, Forêt; plateau. *Rel.19* : Chantrans, Bois d'Ully; plateau. *Rel.20* : Chantrans, Bois de la Rappe; plateau.

Espèces accidentelles : *Rel.3* : *Corylus avellana (1.2). Rel.4* : *Acer platanoides (+). Rel.8* : *Ulmus minor (+). Rel.9* : *Malus sylvestris (+). Rel.20* : *Abies alba (+).*

11.4.9. *Querco roboris - Carpinetum betuli ass. nov.* (Tab. LXVIII)

Composition floristique - Physionomie

Espèces différentielles : *Quercus robur, Populus tremula.*
Espèces constantes : *Quercus robur, Carpinus betulus.*
Espèces dominantes : *Carpinus betulus, Quercus robur.*

Cette association se distingue de la précédente par l'absence de *Quercus petraea* et la moindre fréquence de *Prunus avium* et *Acer campestre.* Le chêne pédonculé y est constant et localement dominant; le tremble (comme le saule marsault) est une essence pionnière prompte à envahir les clairières de la chênaie pédonculée, et qui peut se maintenir longtemps après la cicatrisation.

La structure architecturale s'organise à partir de deux ensembles structuraux arborescents, la strate arborescente inférieure étant constituée par le charme, le merisier, l'érable champêtre et les jeunes arbres, tandis que la strate arborescente supérieure comprend essentiellement le chêne pédonculé et éventuellement le frêne et le hêtre.

Le nom que nous avons retenu pour ce type de synusie arborescente a parfois été utilisé pour désigner une association forestière classique (*Querco robori-Carpinetum* Soó et Pocs (31) 57).

Répartition - Ecologie

De caractère nettement hygrocline, cette association est fréquente dans toute la dition (bien qu'elle tende à se raréfier avec l'altitude) sur les sols limoneux ou limono-argileux des dépressions des plateaux (fonds de dolines...), des fonds de vallons larges, ou des affleurements marneux des plateaux et pentes faibles (en dehors des adrets). Le sol profond et humide est ici le dénominateur commun de toutes ces stations (le mésoclimat et en particulier l'hygrométrie ne jouent qu'un rôle secondaire).

11.4.9.1. Sous-association *typicum subass. nov.* (Tab. LXVIII, rel. 1-6)

Cette sous-association, pauvre floristiquement, est très caractéristique des fonds de dolines. Malgré la qualité du sol (limoneux, profond, riche en bases et bien aéré), ces stations particulières exercent une action sélective draconienne sur certaines essences arborescentes, dont les causes sont multiples et encore mal connues (gelées tardives, concurrence, phénomènes de toxicité...) : le hêtre, le frêne et l'érable sycomore, bien qu'ils soient parfois représentés par leurs stades juvéniles dans les strates inférieures, n'atteignent pratiquement jamais le stade arborescent.

11.4.9.2. Sous-association *fraxinetosum subass. nov.* (Tab. LXVIII, rel. 7-22)

Espèces différentielles : *Fraxinus excelsior, Fagus sylvatica.*

Le *Querco roboris-Carpinetum fraxinetosum* est fréquent dans les dépressions limoneuses ou argileuses. Bien que la coupure n'apparaisse pas clairement dans notre tableau, il semble que cet ensemble puisse être scindé en deux variantes. Une variante à *Fraxinus excelsior* se développe dans les fonds de vallons et bas de versants sur des sols colluviaux filtrants et frais. La variante à *Fagus sylvatica* évite par contre les dépressions profondes et froides et préfère les affleurements marneux des plateaux ou larges dépressions ouvertes.

Localisation des relevés - Espèces accidentelles (annexe du tableau LXVIII)

Rel.1 : Tarcenay, Bois l'Essart; fond de doline. *Rel.2* : Montivernage, le Fays; fond de doline. *Rel.3* : Epeugney, Bois des Cordées; fond de doline. *Rel.4* : Epeugney, Bois des Cordées; fond de doline. *Rel.5* : Besançon, Forêt de Chailluz; fond de doline. *Rel.6* : Tarcenay, Bois l'Essart; fond de doline. *Rel.7* : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; bas de versant, expo.ENE, pente 10°. *Rel.8* : Rahon, Bois du Courvau; fond de vallon. *Rel.9* : Montferrand-le-Château, Bois de Montferrand; fond de vallon, sur cailloutis pliocènes. *Rel.10* : Vellevans, Puits des Alloz; bas de versant, expo. N, pente 20°. *Rel.11* : Scey-en-Varais, reculée de Valbois; fond de vallon. *Rel.12* : Gonsans, les Prés du Vivier; vaste dépression marneuse. *Rel.13* : Guyans-Durnes, le Plancher; dépression sur plateau. *Rel.14* : Glamondans, vallée de l'Audeux; bas de versant, expo. WNW, pente 5°. *Rel.15* : Chassagne-Saint-Denis, Bois Barmaud; plateau. *Rel.16* : Rahon, Bois du Fays; bas de versant, expo. SE, pente 5°. *Rel.17* : Charbonnière-les-Sapins, Combe Madame; plateau. *Rel.18* : Saône, Bois du Petit Frêne; plateau. *Rel.19* : Berche, Bois des Chevalières; plateau. *Rel.20* : Berche, Bois des Chevalières; plateau. *Rel.21* : Osse, Bois des Sausses; plateau, sur marnes. *Rel.22* : Liesle, la Fassure Bois; large dépression sur marnes gréseuses.

Espèces accidentelles : *Rel.6* : *Corylus avellana (2.2). Rel.8* : *Acer pseudoplatanus (1.1).*

* *
*

Chapitre Douzième

ESSAI DE STRUCTURATION SYNTAXONOMIQUE

RÉSUMÉ

Après avoir souligné l'intérêt d'un synsystème régional, en tant que représentation synthétique de la végétation d'une région naturelle, et en tant qu'étape méthodologique dans l'élaboration du synsystème général, nous proposons une hiérarchisation des syntaxons intraforestiers de notre dition. L'élaboration successive de deux tableaux synthétiques, confrontés à quelques synsystèmes de référence, aboutit à une classification provisoire des associations muscinales, comprenant quatre classes. La hiérarchisation des associations herbacées intraforestières régionales fait apparaître provisoirement une importante classe regroupant l'ensemble des syntaxons humicoles-terricoles sciaphiles à hémisciaphiles et incluant les ourlets internes. La structuration du synsystème des associations arbustives repose sur la distinction entre les syntaxons héliophiles de manteaux externes, les syntaxons sciaphiles de sous-bois et les syntaxons hélioclines de manteaux internes de cicatrisation, qui peuvent constituer trois ordres d'une classe unique. Des considérations sociologiques, biologiques, structurales, chorologiques et historiques nous incitent à distinguer huit groupes d'espèces arborescentes, dont les différentes combinaisons définissent six alliances provisoires. Il apparaît que le synsystème classique des "associations forestières" se calque davantage sur la structuration des syntaxons arborescents que sur celle des syntaxons herbacés.

Dans les chapitres précédents, nous avons présenté les syntaxons élémentaires définis dans notre dition en les regroupant par associations à l'intérieur de catégories écologiques déductives (groupements muscinaux épiphytiques, groupements herbacés d'ourlets internes, par exemple). Bien qu'il soit possible de s'en tenir à cette classification sommaire, qui

présente l'avantage d'être simple et didactique, l'un des objectifs prioritaires d'un travail phytosociologique sigmatiste consistera à contribuer à l'élaboration d'un synsystème universellement reconnu et synthétisant l'ensemble des données floristiques, écologiques, chorologiques, etc., des associations végétales connues (*cf.* § 5.3.2.2.).

Selon l'orientation du travail (monographique, thématique, synthétique...), différentes manières, d'ailleurs complémentaires, d'appréhender le synsystème sont possibles. Il est dès lors nécessaire de préciser nos objectifs vis-à-vis de la hiérarchisation des syntaxons, dans le cadre du présent travail où nous avons résolument donné la priorité aux aspects analytiques.

12.1. OBJECTIFS ET PROBLÈMES SPÉCIFIQUES

Jusqu'à présent, nous n'avons envisagé qu'un synsystème idéal et théorique, construit de manière inductive et ascendante à partir d'un ensemble exhaustif de relevés phytosociologiques. Or, étant donnée la quantité et l'hétérogénéité des données accumulées depuis les débuts de la phytosociologie sigmatiste, il est aujourd'hui pratiquement exclu d'appliquer ce principe en dehors d'un cadre thématique et/ou géographique plus ou moins étroit. C'est ainsi que l'on ressent la nécessité d'étapes intermédiaires dans la construction du synsystème général "définitif".

12.1.1. Intérêt d'un synsystème régional

En toute rigueur, le synsystème devrait être constitué à partir d'un échantillonnage représentatif de la totalité des types de végétation de l'ensemble de la biosphère. Cependant on est encore loin aujourd'hui, malgré de nombreuses tentatives, de pouvoir proposer un tel *synsystème général* universel.

La plupart des travaux sigmatistes actuels consistent

soit en une monographie régionale (typologie des syntaxons élémentaires et caractérisation des associations à l'intérieur d'un territoire restreint), soit en une synthèse thématique, *i.e.* une révision partielle du synsystème à partir de l'ensemble des données disponibles, à l'échelle d'un territoire étendu (Europe, Région Méditerranéenne...), et concernant un type de végétation déterminé (prairies, tourbières...). L'approche monographique peut aboutir à l'élaboration d'un *synsystème régional*, l'approche thématique à ce que nous appellerons un *synsystème partiel*. Bien que ces constructions doivent être considérées comme des étapes intermédiaires et provisoires dans l'élaboration du *synsystème général*, elles possèdent leurs finalités et leurs méthodes propres.

Le synsystème régional est conçu comme le bilan de la variabilité des associations végétales à l'intérieur d'une région naturelle relativement restreinte et homogène vis-à-vis de son peuplement floristique. L'ensemble des syntaxons élémentaires qui y sont définis sont classés selon leurs affinités floristiques en s'inspirant plus ou moins fidèlement d'un ou plusieurs synsystèmes généraux ou partiels tirés de la littérature. La démarche est ici à la fois inductive et déductive, puisque l'opération de hiérarchisation consiste à situer les syntaxons régionaux par rapport à un modèle de synsystème préétabli.

Un tel synsystème régional n'est donc pas autonome et peut être considéré comme l'application du synsystème général (dans son état actuel !) au cas particulier d'une région naturelle bien définie. Si une telle démarche ne saurait à elle seule suffire à construire *de novo* un synsystème original, elle peut tout au moins contribuer à confirmer ou infirmer la validité d'un synsystème donné. Dans le cas, très fréquent, où l'on a le choix entre plusieurs synsystèmes, on pourra ainsi sélectionner celui qui s'accorde le mieux avec le modèle régional.

Ainsi, la confrontation de plusieurs synsystèmes régionaux peut permettre, soit de valider un schéma syntaxonomique partiel, soit de proposer des amendements ou des transformations

plus ou moins profonds de celui-ci, qui resteront à confirmer par une synthèse partielle, voire une synthèse générale.

Un synsystème partiel peut être proposé après une synthèse portant sur la comparaison de listes synthétiques (ou de relevés) de syntaxons élémentaires d'un type particulier (structural, écologique, ou syntaxonomique), tirées de l'analyse d'un grand nombre de travaux monographiques couvrant un territoire étendu (de l'échelle d'un pays à celle d'un continent, généralement). Contrairement au cas précédent, la démarche est ici purement inductive, car le résultat ne dépend théoriquement que des données analysées.

Les principales limites de ces synthèses partielles sont liées à la représentativité ("stratification") de l'échantillonnage disponible, à son hétérogénéité, et surtout au caractère précisément *partiel* de ces synthèses : il paraît peu pertinent d'entreprendre le synsystème des ourlets péri- et intraforestiers sans envisager conjointement les syntaxons de pelouses, de prairies, de coupes forestières, de sous-bois herbacé, etc.

Comme le synsystème régional, le synsystème partiel (ou la somme des synsystèmes partiels !) reste un modèle provisoire, sujet à de perpétuels remaniements au fur et à mesure du progrès des connaissances phytosociologiques. Nous pensons quant à nous que le synsystème régional, outre sa contribution à la connaissance synthétique de la végétation régionale, constitue un outil très efficace, bien qu'aujourd'hui négligé au profit des "grandes synthèses", pour l'élaboration du synsystème général : d'une part, il permet à peu de frais de tester la validité d'un synsystème donné, dans la mesure où il concerne souvent une gamme plus étendue de milieux que les synsystèmes partiels qui ont servi à élaborer la structuration considérée; d'autre part, il permet de clairement mettre en évidence le statut fondamentalement régional des espèces caractéristiques et différentielles; enfin, dans le cas de végétations très mal connues pour lesquelles il n'existe pas de synsystème de référence, une synthèse régionale peut utilement servir de base provisoire à une première structuration.

Ainsi, dans la mesure où la construction d'un synsystème général directement à partir des données de base (relevés ou syntaxons élémentaires) semble à la fois prématurée (insuffisance quantitative et parfois qualitative de ces données de base) et techniquement très difficile à mettre en oeuvre dans les conditions actuelles, il apparaît plus urgent de concentrer ses efforts sur les monographies et les synsystèmes régionaux, dont la confrontation à l'occasion, entre autres, de synthèses partielles de plus en plus larges, pourra aboutir à moyen terme à l'élaboration d'un synsystème général relativement stable.

12.1.2. Objectifs poursuivis

Dans le cadre du présent travail, nous nous limiterons donc à une réflexion sur un *synsystème régional provisoire* des associations intraforestières de notre dition, à l'exclusion de toute entreprise de synthèse partielle.

Plus précisément, nous tenterons de mettre en évidence les affinités floristiques (et écologiques, etc.) entre les syntaxons intraforestiers, et entre ceux-ci et certaines catégories de syntaxons extraforestiers. Il s'agira, à la lumière des résultats de notre synthèse régionale, de soulever certains problèmes syntaxonomiques en confrontant les différentes conceptions en présence.

Il sera également intéressant d'évaluer les conséquences éventuelles d'une application généralisée de l'approche synusiale sur le synsystème. En particulier, nous tâcherons d'apprécier les affinités floristiques entre les associations herbacées et arbustives du sous-bois et les syntaxons actuellement reconnus d'ourlets, de manteaux, etc..

Pour les catégories de synusies intraforestières de conception nouvelle (associations muscinales humicoles, herbacées et arbustives de sous-bois, associations arborescentes), nous proposerons une première ébauche de synsystème, uniquement à partir de nos données régionales, mais en essayant de prévoir dans la mesure du possible les rapports entre ces unités régionales et les unités définies ou à définir en dehors du cadre

géographique et thématique de notre dition.

Le statut sociologique des différentes espèces sera ici envisagé exclusivement dans les limites de leur comportement régional. On pourra ainsi proposer une caractérisation floristique, à cohérence régionale, des différents syntaxons reconnus.

12.1.3. Méthode adoptée

L'élaboration d'un synsystème régional s'appuie en priorité sur le matériel original tiré de la typologie des syntaxons élémentaires de la dition. Toutefois, afin d'éviter le danger d'un synsystème qui n'aurait aucune validité en dehors du cadre étroit de la région étudiée, il est nécessaire de se référer à un ou plusieurs synsystèmes partiels établis sur un territoire plus vaste. Le compromis entre une cohérence régionale et les impératifs d'un synsystème général est obligatoire, dans la mesure où les syntaxons de rang supérieur à l'association possèdent tous, à de rares exceptions près, une aire géographique qui dépasse largement le cadre d'une petite région naturelle.

Nous avons choisi, pour des raisons essentiellement pragmatiques, de répartir le travail de synthèse régionale en deux étapes bien distinctes.

Dans une première étape, qui se superpose à la typologie des associations intraforestières, nous avons envisagé les affinités floristiques entre les différents syntaxons élémentaires de notre dition, en les regroupant tout d'abord en trois grandes catégories structurales, possédant un nombre très réduit de caractères communs (groupements muscinaux, groupements herbacés, groupements arbustifs et arborescents). Pour chacune d'entre elles, nous avons recherché dans la littérature un synsystème de référence.

Dans le cas où nous n'avons pas trouvé un synsystème qui puisse s'appliquer à la hiérarchisation de nos unités régionales, nous avons construit *de novo* un synsystème provisoire sur la seule base de nos données originales. Dans les autres cas, nous avons adapté le synsystème de référence choisi (en

amendant éventuellement certaines unités) en fonction du comportement sociologique des espèces tel qu'il se manifeste dans notre dition.

C'est ce synsystème provisoire qui apparaît en introduction de chaque chapitre consacré à la description des associations intraforestières (*cf.* §§ 9.1., 10.1. & 11.1.), et qui est nécessaire à la présentation classique des tableaux phytosociologiques détaillés. Bien que cette présentation nous paraisse aujourd'hui critiquable, car elle suppose explicitement la connaissance précise du statut sociologique des différentes espèces constitutives de chaque syntaxon élémentaire, à un stade du travail phytosociologique où une telle connaissance est logiquement prématurée, nous l'avons adoptée pour nos tableaux floristiques détaillés : précisons bien clairement ici que le classement des idiotaxons tel qu'il apparaît dans nos tableaux d'associations (tab. I à LXVIII) ne correspond qu'à cette étape très provisoire de notre travail, et ne saurait préjuger, ni du statut définitif de ces taxons dans un synsystème général, ni même de leur statut dans le synsystème régional élaboré à partir des tableaux synthétiques dans la deuxième étape de notre synthèse. Seules les espèces différentielles (ou caractéristiques régionales) de chaque association ou sous-association doivent, en toute rigueur, être considérées comme significatives.

Ultérieurement, dans une deuxième étape, nous avons procédé à une analyse comparative de différents synsystèmes régionaux ou partiels de la littérature, en les confrontant avec notre propre système régional provisoire. Sans vouloir à tout prix choisir un schéma supposé "juste", nous avons préféré dans certains cas envisager différentes structurations possibles, en présentant nos syntaxons élémentaires régionaux dans des tableaux synthétiques.

Chacun de ces tableaux propose une classification des syntaxons élémentaires et précise la fidélité des différentes espèces vis-à-vis des syntaxons de rang supérieur définis. Chaque syntaxon élémentaire est repéré par un numéro d'ordre (renvoyant à une annexe dans le texte) et représenté par une

colonne synthétique; en plus des classes de présence traditionnelles, nous avons cru bon de signaler les espèces accidentelles (présence inférieure à 10%) par le symbole "r". Chaque syntaxon de rang supérieur (alliance, ordre ou classe) est défini floristiquement par un lot d'espèces caractéristiques et différentielles régionales; les caractéristiques et différentielles de syntaxons de rang inférieur (associations, sous-associations ou variantes) apparaissent en tête de la liste des espèces de l'alliance à laquelle ils sont rattachés. Parmi les espèces compagnes, seules les plus fréquentes et les plus significatives ont été indiquées dans ces tableaux synthétiques.

Quand il existe différentes solutions de classification à l'aide du seul critère floristique (qualitatif et parfois quantitatif), des critères écologiques, chorologiques, dynamiques, etc. sont pris en considération et discutés. A l'issue de cette confrontation, nous pourrons être amené à reconsidérer le synsystème provisoire adopté lors de l'étape typologique et proposer un nouveau schéma, lui-même nécessairement provisoire. Nous tenterons d'assigner à chaque syntaxon reconnu un lot d'espèces caractéristiques et différentielles régionales, ainsi qu'une caractérisation structurale, écologique, chorologique et dynamique.

12.1.4. Problèmes spécifiques

Les problèmes spécifiques liés à la démarche synthétique régionale adoptée ici tiennent principalement à son caractère provisoire et local, apparemment incompatible avec la conception idéaliste d'un synsystème figé et universel.

Nous avons déjà signalé le problème du statut sociologique des idiotaxons élémentaires, en rapport avec leur degré de fidélité vis-à-vis des syntaxons définis. Nous défendons ici une conception plus "relativiste" qu'"absolutiste" de la fidélité. En effet, nous considérons que le statut sociologique d'une espèce (caractéristique, différentielle, compagne...) est une notion éminemment relative : *primo* au territoire géogra-

phique considéré, *secundo* aux relevés disponibles, et *tertio* au synsystème choisi. Rappelons que ce n'est pas une espèce caractéristique qui définit un syntaxon, mais bien son ensemble spécifique complet. En fait, la fidélité relative de certaines espèces n'est qu'un moyen commode de repérer et de reconnaître un syntaxon dans un contexte donné.

C'est pourquoi dans ce chapitre, nous ne considérerons la fidélité des espèces qu'à l'intérieur d'un cadre régional et synsystématique précis, n'hésitant pas à contredire au besoin les indications provisoires adoptées pour la présentation des tableaux détaillés. Le statut "absolu", stable et universel, d'une espèce ne peut se concevoir que dans le cadre d'un synsystème général lui-même stable et universel, dans lequel on peut d'ailleurs s'attendre à ce que les caractéristiques exclusives soient exceptionnelles.

Le deuxième problème général concerne la nomenclature des syntaxons nouvellement créés. Nous considérons en effet que la synthèse régionale sur laquelle nous nous appuyons ne permet pas de publier validement des noms de syntaxons de rang supérieur à l'association, dans la mesure où ceux-ci ne sont pas définis sur une portion significative de leur aire. Cependant, il nous paraît justifié de les désigner par un nom provisoire, en attendant que leur identité soit confirmée par de plus larges synthèses. D'après le Code de nomenclature (BARKMAN *et al.* 1976), la règle de priorité ne s'applique pas aux syntaxons provisoires, qui ne sont pas considérés comme publiés validement. Ainsi, la nomenclature proposée n'est qu'un procédé formel destiné à expliciter le synsystème provisoirement élaboré, et n'engage donc pas l'avenir.

12.2. SYSTÈME RÉGIONAL PROVISOIRE DES ASSOCIATIONS MUSCINALES INTRAFORESTIÈRES

Il convient de rappeler tout d'abord que notre échantillonnage ne concerne que les groupements *bryophytiques*, puisque

nous avons, pour des raisons essentiellement pratiques, exclu les Lichens de notre champ d'investigation (*cf.* chapitre 9, introduction). Bien que certains Lichens participent fréquemment à la composition des synusies bryophytiques, il semble, si l'on en croit les résultats des travaux portant à la fois sur les groupements bryophytiques et lichéniques (OCHSNER 1928, BARKMAN 1958, WILMANNS 1962 & 1966, etc.), que ces deux groupes d'organismes tendent à constituer des communautés autonomes, et qu'en particulier la participation des Lichens fruticuleux ou foliacés aux syntaxons muscinaux est rarement très significative.

Le résultat est que l'on considère aujourd'hui, même si l'on ne sépare pas *a priori* les Bryophytes des Lichens dans les relevés, pratiquement deux synsystèmes partiels quasi autonomes, l'un pour les syntaxons *essentiellement* bryophytiques, l'autre pour les syntaxons essentiellement lichéniques dont nous ne traiterons pas ici.

Par prudence, nous avons préféré également ne pas inclure dans notre synthèse les quelques espèces de Lichens reconnues dans les synusies muscinales de notre dition, en les considérant *provisoirement* comme des compagnes.

Le tableau synthétique (tab. LXVIX) correspondant au synsystème régional adopté à titre provisoire dans le chapitre consacré à ces associations muscinales intraforestières (*cf.* § 9.1.) reproduit le découpage syntaxonomique classique fondé sur la distinction écologique empirique entre groupements épiphytiques, épilithiques et épigéiques.

La classification des groupements épiphytiques s'inspire du modèle du synsystème de LECOINTE (1975). La monographie des groupements de Bryophytes épiphytes de la Brenne incite cet auteur à distinguer trois ordres.

Les *Leucodontetalia* (Von Hübsch. 52) *emend.* Lecointe 75 regroupent des associations mésophiles, mésoxérophiles ou hygrophiles des parties moyennes et supérieures des troncs. Il considère trois alliances dans cet ensemble, l'*Anomodonto-Leucodontion* (Barkman 58) *emend.* Lecointe 75, sur l'écorce crevassée, poussiéreuse et peu acide des troncs isolés, le *Leskion polycar-*

pae Barkman 58 sur la base des troncs bordant les cours d'eau, et le *Frullanion dilatatae* Lecointe 75, nouvelle alliance des parties moyennes et supérieures des troncs, regroupant l'*Ulotion crispae* Barkman 58 et le *Tortulion laevipilae* (Ochsner 28) Barkman 58.

L'ordre des *Dicranetalia* Barkman 58 est composé de l'alliance de l'*Isothecion myosuroidis* Barkman 58 (associations mésophiles, neutrophiles à acidoclines, de la base des troncs, dominées par *Isothecium myurum* ou *I. myosuroides*) et de celle du *Dicrano-Hypnion filiformis* Barkman 58 (associations acidophiles et xérophiles de la base des troncs et du bois sec pourrissant).

Enfin, l'ordre des *Lophocoletalia heterophyllae* (Barkman 58) *emend.* Lecointe 75 réunit des associations hygrophiles ou mésohygrophiles des bois pourrissants, avec trois alliances, le *Blepharostomion* (Ştef. 41) Barkman 58 (associations surtout montagnardes et hygrophiles), le *Tetraphidion* Von Krus. 45 et le *Bryo-Brachythecion* Lecointe 75 (associations plutôt planitiaires et mésohygrophiles).

L'application de ce synsystème aux syntaxons épiphytiques de notre dition confirme et élargit la conception des *Leucodontetalia* de LECOINTE (1975) par rapport à celle de BARKMAN (1958) : nos données suggèrent sans ambiguïté le rattachement de l'*Ulotetum crispae* Ochsner 28 et même de l'*Orthotricho straminei-Pterigynandretum filiformis* (Hilitz. 25) *emend.* dans un ordre unique des *Leucodontetalia*. L'ordre des *Neckeretalia pumilae* Barkman 58 (dont l'unité est plus dynamique que floristique !) et l'alliance de l'*Antitrichion curtipendulae* Barkman 58 ne peuvent en aucun cas être individualisés dans notre dition, malgré la présence de leurs principales caractéristiques. Le *Pylaisietum polyanthae* Felföldy 41 et le *Metzgerio furcatae-Zygodontetum borealis ass. nov.* trouvent sans difficulté leur place dans l'alliance du *Frullanion dilatatae* (sous-alliance de l'*Ulotenion crispae* Barkman 58 *emend.* Lecointe 75) créée par LECOINTE (*op. cit.*).

La conception élargie de l'alliance de l'*Isothecion myosuroidis* appliquée par cet auteur nous a incité dans un premier temps à y rattacher notre *Homalio-Isothecietum myuri* Waldheim 44

(mésoacidophile à neutrophile), malgré d'évidentes analogies avec l'*Homalion* Barkman 58 (rattaché aux *Leucodontetalia* selon BARKMAN 1958). Les affinités floristiques de cette association avec l'*Orthodicrano montani-Hypnetum filiformis* Wiśn. 30, élément central du *Dicrano-Hypnion filiformis*, s'avèrent très faibles. L'ordre des *Dicranetalia* semble dans ces conditions peu validable, d'autant plus que le *Dicrano-Hypnion filiformis* se révèle beaucoup plus proche du *Blepharostomion* et des *Lophocoletalia heterophyllae*; *Dicranum scoparium* peut difficilement être considéré, au moins dans la région étudiée, comme une caractéristique de cet ordre hypothétique des *Dicranetalia*.

Hypnum cupressiforme, essentiellement représenté par la variété *uncinatum* à la base des troncs et sur l'écorce pourrissante, ou par la variété *filiforme* sur la partie moyenne et supérieure des troncs, semble faire le lien entre ces trois ordres épiphytiques et indiquer leur regroupement possible en une classe unique (*Hypnetea uncinati* Lecointe 75 *emend.* ?).

Pour les groupements épilithiques, nous avons provisoirement repris le synsystème adopté par VADAM (1983b) dans sa monographie consacrée à la végétation muscinale des rochers calcaires du Pays de Montbéliard (qui fait partie de notre dition). Trois ordres sont représentés dans les phytocoenoses forestières qui nous intéressent.

L'ordre des *Ctenidietalia mollusci* Hadač et Šmarda 44 regroupe selon VADAM (*op. cit.*) deux alliances : le *Ctenidion mollusci* Ştef. 41 est essentiellement constitué d'exochomophytes de moyenne et grande taille; le *Pedinophyllion interrupti* Vadam 83 rassemble des associations de chasmophytes de petite taille liées aux fissures des rochers calcaires et aux abris sous roche.

L'ordre des *Neckeretalia complanatae* Ježek et Vondr. 62, constitué de l'alliance du *Neckerion complanatae* Hadač et Šmarda 44, réunit des associations neutrophiles des parois ombragées plus ou moins redressées.

Les *Grimmietalia anodontis* Šmarda et Vaněk 47 forment un ordre de groupements épilithiques héliophiles, représenté par l'alliance du *Schistidion apocarpi* Ježek et Vondr. 62 sur

les rochers calcaires ensoleillés de notre dition.

Notre tableau synthétique (tab. LXIX) confirme nettement ce découpage en trois ordres. Dans le détail, toutefois, on notera que le *Ctenidion mollusci* est faiblement individualisé floristiquement. Le *Pedinophyllion interrupti* semble hétérogène.

Au sein des *Neckeretalia complanatae*, nous proposons de distinguer une nouvelle alliance, le *Rhynchostegion muralis all. nov.* , qui se distingue clairement du *Neckerion complanatae* : elle est constituée de bryochamaephytes rampantes de petite taille, appliquées à la surface des pierres plates disséminées sur le sol forestier.

Ctenidietalia et *Neckeretalia* semblent pouvoir être réunis dans une classe unique, faiblement caractérisée par *Ctenidium molluscum* et *Neckera crispa* (*Neckero-Ctenidietea cl. nov. prov.* ?).

Les associations épigéiques terricoles acidophiles de notre dition trouvent leur place dans le *Dicranellion heteromallae* Philippi 63, alliance mal représentée régionalement (ordre des *Diplophylletalia albicantis* Philippi 56).

Les associations épigéiques humicoles, habituellement considérées comme la "strate muscinale" des "associations forestières", sont très rarement séparées de la végétation phanérogamique. En l'absence de synsystème de référence, nous avons dans un premier temps regroupé ces syntaxons humicoles dans un ordre des *Hylocomietalia ord. nov. prov.*, bien individualisé des autres syntaxons de notre dition, mais relativement hétérogène. VADAM (1983b) rattache ses "groupements à *Loeskeobryum brevirostre*" à l'alliance de l'*Hylocomion splendentis* Herzog 48, caractérisée selon lui par *Rhytidiadelphus triqueter*, *Mnium undulatum*, *Thuidium tamariscinum*, etc.

Les imperfections du synsystème précédent nous ont incité, dans une deuxième étape, à envisager de façon plus inductive les affinités floristiques entre les différentes associations épiphytiques, épilithiques et épigéiques.

On remarquera, en particulier, d'étroites analogies entre les groupements que nous avons rattachés à l'*Isothecion myosu-*

roidis et l'ordre des *Neckeretalia complanatae*. Nous proposerons donc finalement le rattachement de l'*Homalio-Isothecietum myuri* et du *Frullanio tamarisci-Neckeretum crispae* à l'alliance épiphytique de l'*Homalion trichomanoidis* Barkman 58, que nous rangerons aux côtés du *Neckerion complanatae* dans l'ordre des *Neckeretalia complanatae* (et non dans les *Leucodontetalia* comme le suggère BARKMAN 1958 qui n'a pas envisagé dans sa synthèse la comparaison avec les syntaxons épilithiques).

D'autre part, les analogies très fortes entre le *Dicrano-Hypnion filiformis* et le *Blepharostomion* nous incitent à inclure ces deux unités dans un seul ordre des *Lophocoletalia heterophyllae* Barkman 58 *emend.* Notre synthèse régionale nous suggère de rejeter provisoirement les ordres des *Dicranetalia* Barkman 58 et des *Neckeretalia pumilae* Barkman 58.

Les *Lophocoletalia* ainsi conçus peuvent être rapprochés des syntaxons terricoles des *Diplophylletalia albicantis*, comme le suggère la récente synthèse de MARSTALLER (1984c).

Les rapports entre les *Diplophylletalia* et les *Hylocomietalia* restent à élucider; le *Dicranello heteromallae-Polytrichetum formosi*, que nous avions précédemment rangé dans l'*Hylocomion* pour des raisons essentiellement écologiques et dynamiques (groupement humicole climacique sciaphile), présente davantage de liens floristiques avec le *Dicranellion heteromallae*.

Si l'on écarte cette association des *Hylocomietalia*, deux alliances peuvent être reconnues dans cet ordre : l'*Eurhynchion* Waldheim 44, neutrophile à acidocline, et le *Pleurozion* V. Krus. 45, acidophile et essentiellement montagnard. Dans notre dition, l'*Eurhynchion* serait représenté par le *Fissidento taxifolii-Eurhynchietum striati*, le *Cirriphyllo piliferi-Eurhynchietum striati* et le *Thuidio recogniti-Loeskeobryetum brevirostris* (cette dernière association présentant quelque affinité floristique avec les *Neckeretalia complanatae*), tandis qu'au *Pleurozion* pourraient être rattachés le *Ptilio-Hylocomietum* et, de façon plus douteuse, le *Pseudoscleropodio-Hylocomietum*.

L'ordre des *Neckeretalia complanatae* (incluant *Neckerion*

complanatae, *Homalion trichomanoidis* et *Rhynchostegion muralis*) pourrait être réuni aux *Ctenidietalia mollusci* et aux *Schistidietalia apocarpi* dans une classe unique, correspondant à la conception des *Schistidietea apocarpi* Ježek et Vondr. 62, ou des *Tortulo-Homalothecietea sericei* Hertel 74. Au sein des *Ctenidietalia*, l'alliance du *Pedinophyllion interrupti* pourrait être scindée en deux alliances : le *Trichostomion crispuli* Marstaller 79 (associations mésophiles à xérophiles et héliophiles des fissures des parois calcaires verticales) et le *Fissidention pusilli* Neumayr 71 (associations mésohygrophiles à hygrophiles et sciaphiles des abris sous roche, fissures et parois calcaires en surplomb). Le *Fissidention pusilli* ainsi conçu assure le passage vers l'ordre des *Neckeretalia complanatae* (par l'intermédiaire du *Rhynchostegion muralis*), dans lequel le range d'ailleurs MARSTALLER (1985a).

L'ordre des *Leucodontetalia* V. Hübsch. 52 *emend.* Lecointe 75 constitue l'ordre unique de la classe des *Frullanio dilatatae-Leucodontetea sciuroidis* Mohan 78 *emend.* Marstaller 85 (voir la synthèse de MARSTALLER 1985b). Deux alliances sont représentées dans les forêts de notre dition : l'*Ulotion crispae* Barkman 58 (considéré comme une sous-alliance du *Frullanion dilatatae* selon LECOINTE 1975) et l'*Anomodonto-Leucodontion* Barkman 58 *emend.* Lecointe 75, dans lequel il est possible de ranger le *Metzgerio furcatae-Zygodontetum borealis* (qui est dépourvu des caractéristiques de l'*Ulotion crispae*).

Ces considérations nous amènent à proposer un nouveau synsystème régional, dans lequel les coupures traditionnelles entre les domaines épiphytique, épilithique et épigéique disparaissent partiellement, tout au moins au niveau des unités supérieures. Un deuxième tableau synthétique (tab. LXIX bis) s'imposait pour cerner la définition floristique des syntaxons retenus pour ce deuxième synsystème à cohérence régionale.

Nous résumons ci-dessous les caractères floristiques (espèces caractéristiques et différentielles régionales) et écologiques essentiels des unités retenues dans ce nouveau synsystème provisoire des associations muscinales intraforestières de notre dition.

1. Cl. *Schistidietea apocarpi* Ježek et Vondráček 1962
(*Ctenidium molluscum, Neckera crispa, Tortella tortuosa, Grimmia apocarpa,...*)
Associations épilithiques calcicoles ou, plus accessoirement, épiphytiques neutrophiles de base de troncs.

   1. O. *Grimmietalia anodontis* Šmarda et Vaněk 1947
   (*Grimmia pulvinata, Tortula muralis,...*)
   Associations épilithiques pionnières, héliophiles et calcicoles.

      1. All. *Schistidion apocarpi* Ježek et Vondráček 1962
      (*Orthotrichum anomalum, Barbula rigidula, Grimmia apocarpa* (opt.),...)
      Associations essentiellement médioeuropéennes.

         1. Ass. *Tortulo montanae - Grimmietum orbicularis* (Vadam 1983) *nom. corr. emend.*
         (*Tortula montana, Grimmia orbicularis, Tortella nitida*)

         2. Ass. *Pseudoleskeelletum catenulatae* (Pilous 1961) Ježek et Vondráček 1962
         (*Pseudoleskeella catenulata*)

         3. Ass. *Camptothecietum lutescentis* (Herzog et Höfler 1944) Breuer 1968
         (*Camptothecium lutescens*)

2. O. *Ctenidietalia mollusci* Hadač et Šmarda 1944
(*Fissidens cristatus, Encalypta streptocarpa, Trichostomum brachydontium,...*)
Associations hélioclines à sciaphiles des fissures et rochers calcaires.

   1. All. *Trichostomion crispuli* Marstaller 1979
   (*Trichostomum crispulum*)
   Associations mésophiles à xéroclines, sciaphiles à héliophiles, de chasmophytes des fissures argileuses des parois calcaires verticales.

      1. Ass. *Encalypto streptocarpae - Fissidentetum cristati* Neumayr 1971
      (*Trichostomum brachydontium* ?)

      2. Ass. *Encalypto streptocarpae - Weisietum crispatae* (Stodiek 1937) *nom. corr. emend.*
      (*Weisia crispata*)

   2. All. *Ctenidion mollusci* Ştefureac 1941
   (*Ditrichum flexicaule, Scapania aspera, Tortella tortuosa* (opt.), *Ctenidium molluscum* (opt.))
   Associations saxicoles et humicoles d'exochomophytes des rochers calcaires plus ou moins ombragés.

1. Ass. *Frullanio tamarisci - Ctenidietum mollusci* Neumayr 1971
(*Frullania tamarisci, Hypnum cupressiforme,...*)

2. Ass. *Tortello - Ctenidietum mollusci* (Gams 1927) Stodiek 1937

3. All. *Fissidention pusilli* Neumayr 1971
(*Fissidens minutulus, Orthothecium rufescens, Orthothecium intricatum, Seligera pusilla, Cololejeunea calcarea,...*)
Associations épilithiques sciaphiles et hygrophiles des parois calcaires humides et des abris sous roche.

1. Ass. *Plagiopo oederi - Orthothecietum rufescentis* Herzog et Höfler 1944
(*Plagiopus oederi, Conocephalum conicum,...*)

2. Ass. *Seligerietum tristichae* Herzog et Höfler 1944
(*Seligera tristicha, Solenostoma atrovirens,...*)

3. Ass. *Seligerietum pusillae* Demaret 1944
(*Seligera pusilla*)

3. O. *Neckeretalia complanatae* Ježek et Vondráček 1962
(*Neckera complanata, Isothecium myurum, Anomodon attenuatus, Plasteurhynchium striatulum*)
Associations épilithiques ou épiphytiques sciaphiles et hygroclines.

1. All. *Rhynchostegion muralis all. nov.*
(*Rhynchostegium murale, Amblystegiella confervoides, Amblystegium serpens,...*)
Associations sciaphiles saxicoles et terricoles des pierres plates et racines au ras du sol.

1. Ass. *Homomallietum incurvati* (Winterhoff 1960) Philippi 1965
(*Homomallium incurvatum, Brachythecium populeum*)

2. Ass. *Taxiphyllo - Rhynchostegietum muralis* (Herzog et Höfler 1944) Breuer 1968
(*Isopterygium depressum, Fissidens taxifolius, Fissidens minutulus*)

2. All. *Neckerion complanatae* Hadač et Šmarda 1944
(*Anomodon viticulosus, Porella platyphylla, Cirriphyllum crassinervium, Rhodobryum ontariense, Mnium stellare,...*)
Associations saxicoles et terricoles d'exochomophytes des rochers calcaires ombragés et relativement secs.

1. Ass. *Neckero - Anomodontetum viticulosi* (Gams 1927) Philippi 1965
(*Anomodon viticulosus* (opt.), *Anomodon longifolius*)

2. Ass. *Porello laevigatae - Neckeretum crispae ass. nov.*
(*Porella laevigata*)

3. Ass. *Cirriphylletum vaucheri* (Poelt 1954) *emend.*
(*Cirriphyllum vaucheri*)

4. Ass. *Thamnietum alopecuri* Gams 1927
(*Thamnium alopecurum, Metzgeria pubescens, Cololejeunea rosettiana*)

3. All. *Homalion trichomanoidis* Barkman 1958 *emend.*
(*Homalia trichomanoides, Frullania tamarisci, Lejeunea cavifolia, Hypnum cupressiforme uncinatum, Isothecium myurum* (opt.))
Associations épiphytiques sciaphiles, neutrophiles et légèrement terricoles de la base des troncs.

1. Ass. *Homalio trichomanoidis - Isothecietum myuri* Waldheim 1944
(*Homalia trichomanoides*)

2. Ass. *Frullanio tamarisci - Neckeretum crispae* (Pilous 1961) *emend.*
(*Frullania tamarisci, Neckera crispa*)

2. Cl. *Frullanio dilatatae - Leucodontetea sciuroidis* (Mohan 1978) Marstaller 1985
(*Frullania dilatata, Radula complanata*)
Associations épiphytiques neutrophiles à acidoclines.

1. O. *Leucodontetalia sciuroidis* (Von Hübschmann 1952) Lecointe 1975
(*Leucodon sciuroides, Orthotrichum affine, Metzgeria furcata,...*)
Associations xéroclines à hygroclines des parties moyennes et supérieures des troncs.

1. All. *Anomodonto - Leucodontion* (Barkman 1958) Lecointe 1975
(*Homalothecium sericeum, Neckera complanata,...*)
Associations des parties moyennes des vieux troncs à écorce rugueuse.

1. Ass. *Metzgerio furcatae - Zygodontetum borealis ass. nov.*
(*Zygodon viridissimus borealis*)

2. All. *Ulotion crispae* Barkman 1958
(*Orthotrichum lyellii, Ulota crispula, Ulota crispa, Ulota bruchii, Orthotrichum speciosum, Orthotrichum leiocarpum*)
Associations intraforestières sciaphiles des branches et jeunes troncs à écorce lisse ou peu rugueuse.

1. Ass. *Pylaisietum polyanthae* Felföldy 1941
(*Pylaisia polyantha*)

2. Ass. *Ulotetum crispae* Ochsner 1928
(*Ulota coarctata*)

3. Ass. *Orthotricho straminei - Pterigynandretum filiformis* (Hilitzer 1925) *emend.*
(*Pterigynandrum fififorme, Orthotrichum stramineum, Antitrichia curtipendula, Neckera pumila*)

3. Cl. *Lepidozietea reptantis* (Hertel 1974) Marstaller 1984
(*Lepidozia reptans, Mnium hornum,...*)
Associations terricoles, saprolignicoles et épiphytiques acidophiles, xéroclines à hygroclines.

1. O. *Lophocoletalia heterophyllae* Barkman 1958 *emend.*
(*Dicranum scoparium, Lophocolea heterophylla,...*)
Associations saprolignicoles ou épiphytiques des substrats acides et oligotrophes.

1. All. *Dicrano - Hypnion fififormis* Barkman 1958
(*Plagiothecium denticulatum, Hypnum cupressiforme filiforme* (opt.),...)
Associations épiphytiques ou saprolignicoles, acidophiles et xérophiles.

1. Ass. *Orthodicrano montani - Hypnetum filiformis* Wiśniewski 1930
(*Orthodicranum montanum, Dicranum viride*)

2. All. *Blepharostomion* (Ştefureac 1941) Barkman 1958
(*Blepharostoma trichophyllum, Nowellia curvifolia,...*)
Associations saprolignicoles épixyles hygrophiles essentiellement montagnardes.

1. Groupement à *Orthodicranum flagellare prov.*

2. Ass. *Lophocoleo - Dolichothecetum seligeri* Philippi 1965
(*Dolichotheca seligeri*)

3. Ass. *Riccardio - Nowellietum curvifoliae* (Koppe 1955) Philippi 1965
(*Nowellia curvifolia, Riccardia palmata*)

4. Ass. *Lepidozio - Tetraphidetum pellucidae* (Barkman 1958) Maurer 1961

2. O. *Diplophylletalia albicantis* Philippi 1956
(*Diplophyllum albicans,...*)
Associations épigéiques terricoles acidoclines à acidophiles.

1. All. *Dicranellion heteromallae* Philippi 1963
(*Dicranella heteromalla, Atrichum undulatum, Polytrichum formosum ?, Hypnum cupressiforme ericetorum ?,...*)
Associations terricoles héliophiles à sciaphiles des argiles, limons et sables plus ou moins décalcifiés.

1. Ass. *Pleuridio - Ditrichetum pallidi ass. nov.*
(*Ditrichum pallidum, Pleuridium acuminatum, Fissidens exilis*)

2. Ass. *Diphyscietum foliosi* (Amann 1928) Philippi 1963
(*Diphyscium foliosum*)

3. Ass. *Diplophyllo albicantis-Scapanietum nemorosae* (Schade 1923) Šmarda 1947
(*Scapania nemorosa*)

4. Ass. *Calypogeietum fissae* (Schumacher 1944) Philippi 1956
(*Calypogeia fissa, Plagiochila asplenioides*)

5. Ass. *Dicranello heteromallae - Polytrichetum formosi ass. nov.*
(*Polytrichum formosum, Rhytidiadelphus loreus ?*)

4. Cl. *Hylocomietea cl. nov. prov.*
Associations humicoles sciaphiles à héliophiles de bryochamaephytes des forêts, landes, prairies et pelouses.

1. O. *Hylocomietalia ord. nov. prov.*
(*Rhytidiadelphus triqueter, Thuidium tamariscinum,...*)
Associations épigéiques humicoles des forêts et fruticées.

1. All. *Eurhynchion striati* Waldheim 1944
(*Eurhynchium striatum, Mnium undulatum, Mnium affine, Oxyrrhynchium swartzii,...*)
Associations humicoles neutrophiles à acidoclines, mésophiles à hygroclines.

1. Ass. *Fissidento taxifolii - Eurhynchietum striati* ass. nov.
(*Fissidens taxifolius*)

2. Ass. *Cirriphyllo piliferi - Eurhynchietum striati* (Herzog et Höfler 1944) *ass. nov.*
(*Cirriphyllum piliferum*)

3. Ass. *Thuidio recogniti - Loeskeobryetum brevirostris ass. nov.*
(*Thuidium recognitum, Loeskeobryum brevirostre*)

2. All. *Pleurozion schreberi* Von Krusenstjerna 1945
(*Hylocomium splendens* (opt.), *Pleurozium schreberi, Dicranum scoparium,...*)
Associations épigéiques acidophiles de l'humus brut des forêts et des landes, essentiellement montagnardes.

1. Ass. *Ptilio - Hylocomietum* (Herzog 1943) Von Krusenstjerna 1945
(*Ptilium crista-castrensis*)

2. Ass. *Pseudoscleropodio - Hylocomietum ass. nov.*
(*Pseudoscleropodium purum*)

12.3. SYSTÈME RÉGIONAL PROVISOIRE DES ASSOCIATIONS HERBACÉES INTRAFORESTIÈRES

Contrairement aux associations muscinales, la plupart des associations herbacées intraforestières n'ont jamais été décrites et classées en un synsystème autonome. Cependant, beaucoup de groupements développés sur les rochers et les éboulis en "ambiance" forestière, ainsi que les ourlets internes hémisciaphiles, ont progressivement été isolés des "associations forestières", et ont été rangés dans des classes indépendantes.

La comparaison floristique entre ces associations herbacées spécialisées et les "associations forestières" multistrates n'a pratiquement jamais été envisagée dans la démarche classique. L'application d'une démarche "synusiale", par contre, nécessite et rend possible la comparaison floristique, écologique, etc., de végétations structuralement homogènes : il conviendra de définir le degré de parenté entre les associations herbacées de sous-bois et les autres catégories de groupements herbacés intraforestiers (ourlets internes, coupes, groupements d'éboulis et de rochers ombragés,...) ou extraforestiers (ourlets externes, prairies, pelouses, groupements rudéraux,...). L'application de cette conception ouvre donc des perspectives syntaxonomiques et structuralistes ("systémique" au sens de DE FOUCAULT 1984) très prometteuses.

Dans ce travail préliminaire, nous n'envisagerons que les rapports entre les différents syntaxons herbacés intraforestiers de notre dition, tout en essayant d'évaluer les conséquences prévisibles sur la structuration du synsystème général.

Notre tableau synthétique régional (tab. LXX), construit exclusivement à partir de nos propres données, propose une structuration possible, et très provisoire, des associations herbacées intraforestières.

Il fait apparaître trois classes de représentation très inégale. Les deux premières sont bien connues par ailleurs et réunissent des associations saxicoles des rochers (*Asplenietea trichomanis* Br.-Bl. 34 corr. Oberd. 77) et éboulis

(*Thlaspietea rotundifolii* Br.-Bl. *et al.* 47). La troisième, nouvellement créée ici à titre provisoire, est de très loin la plus largement représentée dans les phytocoenoses forestières; elle regroupe l'ensemble des associations humicoles-terricoles sciaphiles à hémisciaphiles du sous-bois des forêts caducifoliées de notre dition.

La classe des *Asplenietea trichomanis* est représentée dans les forêts du Jura nord-occidental par quelques groupements rupicoles calcicoles de l'ordre des *Potentilletalia caulescentis* Br.-Bl. 26.

L'alliance du *Potentillion caulescentis* Br.-Bl. 26, fondamentalement héliophile, n'est représentée dans les phytocoenoses forestières que par des éléments fragmentaires à répartition ponctuelle (pitons rocheux isolés) ou linéaire (base des falaises faiblement ombragées). Une association nouvelle, l'*Asplenio fontani-Ceterachetum officinarum* trouve sa place dans cette alliance, malgré certaines affinités floristiques et écologiques avec la suivante.

L'alliance du *Cystopteridion* J.L. Rich. 72 a été récemment créée pour regrouper des associations rupicoles calcicoles sciaphiles et plus ou moins psychrohygrophiles. Outre le très classique *Asplenio-Cystopteridetum* Oberd. 36 et le *Carici brachystachyos-Asplenietum* J.L. Rich. 72 (exceptionnel dans notre dition), nous y avons provisoirement annexé le *Moehringio-Geranietum robertiani ass. nov.*, malgré quelques analogies avec certains syntaxons d'ourlets internes thérophytiques nitrophiles (*Geranio-Cardaminetalia hirsutae* BRULLO 85 ?).

La classe des *Thlaspietea rotundifolii* est quant à elle représentée par quatre syntaxons élémentaires, que nous avons rattachés, faute de mieux, à l'ancienne alliance du *Stipion calamagrostis* Jenny-Lips 30, en l'attente d'une synthèse plus générale que celle de BEGUIN (1970), qui néglige les groupements collinéens.

Les différentes associations herbacées terricoles du sous-bois des forêts de notre dition (à l'exception du *Carici*

piluliferae-Pteridietum aquilini ass. nov.) possèdent une proportion appréciable d'espèces en commun, pour la plupart des "neutroclines" dont on reconnaîtra beaucoup de caractéristiques des *"Fagetalia"* ou des *"Querco-Fagetea"* (comme *Galium odoratum, Anemone nemorosa, Polygonatum multiflorum, Viola reichenbachiana, Lamium galeobdolon*, etc.), qui justifient à notre avis leur réunion en une classe unique des *Anemono-Caricetea sylvaticae cl. nov. prov.*, que nous avons divisée en trois ordres provisoires.

L'ordre des *Mercurialietalia ordo nov. prov.* se différencie par un lot important d'espèces calcicoles au sens large (calcaricoles, neutrocalcicoles...), dont les plus constantes sont *Mercurialis perennis, Lathyrus vernus, Euphorbia amygdaloides* et *Carex digitata*. Certaines d'entre elles transgressent régulièrement dans le *Carici montanae-Galietum odorati ass. nov.* (association acidocline montagnarde du *Luzulion pilosae*). Cet ordre est constitué de trois alliances.

Le *Scillion bifoliae all. nov. prov.* rassemble des associations à développement essentiellement vernal, à caractère eutrophe. Cette alliance se différencie des deux suivantes, d'abord par un lot important d'espèces caractéristiques (essentiellement des géophytes printanières), classiquement considérées par ailleurs comme des caractéristiques du *"Carpinion"* calcicole (*Ornithogalum pyrenaicum, Scilla bifolia, Pulmonaria montana,...*), et ensuite par un ensemble de taxons neutrophiles qu'elle partage avec le *Luzulion pilosae* (*Carex sylvatica, Phyteuma spicatum, Euphorbia dulcis, Potentilla sterilis, Paris quadrifolia,...*), que l'on peut considérer, dans le système proposé, comme des caractéristiques transgressives de ces deux alliances.

L'*Actaeo-Mercurialion all. nov. prov.* correspond à des associations psychrohygroclines essentiellement montagnardes. Cette deuxième alliance calcicole des *Mercurialietalia* est différenciée par quelques grandes Fougères "lithocalcaricoles" du *Cystopteridion* (*Phyllitis scolopendrium, Polypodium vulgare*), ainsi que par des espèces hémicryptophytiques ou géophytiques estivales de grande taille (*Dryopteris filix mas, Polystichum*

lobatum, Actaea spicata, Aruncus dioicus, Dentaria heptaphyllos,...).

Enfin, le *Seslerio-Mercurialion all. nov. prov.* réunit des associations à caractère thermoxérophile. Il se différencie par des espèces "xérocalcaricoles", comme *Melittis melissophyllum, Sesleria varia, Convallaria majalis* (optimum régional !), etc.

L'ordre des *Luzuletalia ord. nov. prov.* rassemble des associations acidoclines à acidophiles. Les espèces réputées calcicoles en sont généralement exclues, sauf dans le cas particulier du *Carici montanae-Galietum odorati ass. nov.* Les espèces différentielles de cet ordre sont pour la plupart des compagnes acidophiles, qui peuvent se développer dans d'autres types de végétation (landes, ourlets externes, etc.) : *Luzula sylvatica, L. luzuloides, Pteridium aquilinum, Lonicera periclymenum*, etc. Deux alliances s'individualisent nettement dans cet ensemble.

Le *Luzulion pilosae all. nov. prov.* est formé de plusieurs associations acidoclines à mésoacidophiles des sols limoneux ou argileux plus ou moins décalcifiés. Il est caractérisé par les espèces herbacées acidoclines du *"Carpinion"* mésotrophe (*Luzula pilosa, Deschampsia coespitosa, Milium effusum, Viola riviniana, Oxalis acetosella, Lathyrus montanus, Dryopteris carthusiana, Epipactis purpurata*), ainsi que par un grand nombre de caractéristiques de classe. Le *Ficario-Anemonetum nemorosae ass. nov.*, malgré l'absence des caractéristiques calcicoles des *Mercurialietalia* et la bonne représentation des caractéristiques acidoclines du *Luzulion pilosae*, s'avère très affine du *Scillion bifoliae* (*Ficaria verna, Isopyrum thalictroides, Arum maculatum, Ranunculus auricomus*).

Le *Carici piluliferae-Pteridietum aquilini ass. nov.* est l'unique repésentant régional de l'alliance acidophile du *Teucrion scorodoniae* (Jouanne 29) De Fouc. *et al.* 83. Seules les espèces acidophiles sont présentes à ce niveau, à l'exclusion des acidoclines du *Luzulion pilosae* et même des neutroclines à large amplitude. La représentation très faible des caractéristiques de classe peut sérieusement faire douter de l'appartenance de ce syntaxon à la classe des *Anemono-Caricetea*

sylvaticae. Dans leur synthèse, DE FOUCAULT, RAMEAU et ROYER (1983) ont proposé de rattacher les ourlets acidophiles à l'alliance du *Teucrion scorodoniae*, subordonnée aux *Trifolio-Geranietea sanguinei* (à partir d'arguments plus structuraux et dynamiques que floristiques). PASSARGE (1979) a créé une classe particulière pour les ourlets acidophiles, les *Melampyro-Holcetea mollis* Pass. 79 *prov.*, à laquelle il semblerait plus oppurtun de rattacher cette alliance, qui englobe selon nous non seulement des ourlets externes, mais aussi des ourlets internes et des groupements de sous-bois herbacés acidophiles. Le rattachement aux pelouses acidophiles des *Nardetea strictae* Riv.-God. 61 n'est pas à exclure *a priori*, en raison d'une certaine parenté floristique (qui reste bien sûr à démontrer !).

L'ordre des *Fragarietalia ord. nov. prov.* réunit trois associations d'ourlets internes hémisciaphiles, possédant en commun un grand nombre d'espèces différentielles : *Fragaria vesca, Vicia sepium, Stellaria holostea, Geum urbanum, Teucrium scorodonia, Eupatorium cannabinum, Melampyrum pratense, Bromus ramosus*, etc. Les caractéristiques de classe sont assez bien représentées.

Chacune des associations définies semble pouvoir être isolée dans une alliance séparée. Le *Calamintho-Brachypodietum sylvatici* Royer et Ram. 83, rangé par ses auteurs dans le *Trifolion medii* Th. Müll. 61 représenterait une alliance neutrophile et mésophile; le *Festuco giganteae-Brachypodietum sylvatici* De Fouc. et Fril. 83 *nom. inv.* devrait être isolé dans une alliance acidocline et hygrocline; le *Laserpitio latifolii-Teucrietum scorodoniae ass. nov.*, proche du *Geranion sanguinei* Tx. ap. Th. Müll. 61, relèverait d'une alliance à caractère calcicole et thermophile.

Le synsystème régional provisoire que nous proposons n'est certes pas le seul possible. Il est probable que de nouvelles données viendront modifier plus ou moins profondément la structuration adoptée ici. On peut d'ores et déjà se risquer à prévoir, sinon les résultats de futures synthèses élargies,tout au moins leurs orientations possibles.

Tout d'abord, il conviendra de s'interroger sur la validité des ordres des *Mercurialietalia*, des *Luzuletalia* et des *Fragarietalia*. En particulier, notre tableau synthétique permet de mettre en évidence le rapprochement possible du *Scillion bifoliae* et du *Luzulion pilosae*, au détriment de l'ordre des *Mercurialietalia*.

Quant aux *Luzuletalia*, leur unité régionale tient surtout à la présence de certaines espèces acidophiles qui ne sont pas liées spécifiquement aux phytocoenoses forestières sur l'ensemble de leur aire. Une synthèse partielle à l'échelle de l'Europe (domaines atlantique et médioeuropéen) incluant les groupements de landes, de pelouses, d'ourlets et de sous-bois acidophiles, sera nécessaire pour préciser le statut exact du *Teucrion scorodoniae* : soit cette alliance doit être rapportée aux *Melampyro-Holcetea mollis* Passarge 79 *prov.* (incluant selon son auteur les alliances du *Melampyrion pratensis* Passarge 67 ex 79 et du *Potentillo-Holcion mollis* Passarge 79), soit elle se rattache aux *Nardetea strictae* Riv.-God. 61, soit elle a sa place, comme nous le proposons, dans les *Anemono-Caricetea sylvaticae*, aux côtés du *Luzulion pilosae*.

Le problème des *Fragarietalia vescae* est encore plus complexe, car ce nouvel ordre rassemble selon nous des syntaxons actuellement répartis dans des *unités* très différentes : *Trifolion medii* Th. Müll. 61 et *Geranion sanguinei* Tx. ap. Th. Müll. 61 de la classe des *Trifolio-Geranietea* Th. Müll. 61; *Geo-Alliarion* (Oberd. 57) Siss. 73 et *Aegopodion podagrariae* Tx. 67 de l'ordre des *Glechometalia hederaceae* Tx. et Brun-Hool 75 et de la classe des *Galio-Urticetea* (Passarge 67) Kopecký 69; *Atropion belladonnae* (Br.-Bl. 30) Oberd. 57 de la classe des *Epilobietea angustifolii* Tx. et Prsg. 50, etc. (*cf.* OBERDORFER 1979 & 1983, PASSARGE 1967 & 1979a, KOPECKÝ 1969, DE FOUCAULT, RAMEAU & ROYER 1983). Si le rattachement d'une partie de ces unités à la classe des *Anemono-Caricetea sylvaticae* se confirme comme nous avons de bonnes raisons de le penser, on peut s'attendre à de profonds remaniements du synsystème, probablement dans le sens d'une épuration et d'une meilleure définition des classes.

Ce résultat ne pourra être obtenu qu'après une synthèse

portant à la fois sur les ourlets intraforestiers (nitrophiles ou non), les groupements herbacés de coupes forestières, de sous-bois (xérophiles à hygrophiles, calcicoles à acidoclines). Encore faut-il que ces derniers soient étudiés en les disjoignant des "associations forestières" !

Pour l'heure, nous nous limiterons à la présentation synthétique de notre synsystème régional provisoire des associations herbacées intraforestières. Les espèces figurant entre parenthèses correspondent aux caractéristiques et différentielles *régionales* des différents syntaxons définis, leur statut général ne pouvant évidemment être envisagé dans ce travail.

1. Cl. *Asplenietea trichomanis* Braun-Blanquet 1934 corr. Oberdorfer 1977
(Asplenium trichomanes)
Associations des fissures de rochers non suintants.

   1. O. *Potentilletalia caulescentis* Braun-Blanquet 1926
   (Asplenium ruta-muraria, Saxifraga paniculata, Cardaminopsis arenosa borbasii, Arabis turrita)
   Associations des rochers calcaires.

      1. All. *Potentillion caulescentis* Braun-Blanquet 1926
      (Athamantha cretensis, Draba aizoides, Primula auricula)
      Associations héliophiles et thermoxéroclines des rochers calcaires ensoleillés.

         1. Ass. *Potentillo - Hieracietum* (Braun-Blanquet 1933) J.L. Richard 1972
         (Draba aizoides, Hieracium humile, Daphne alpina, Potentilla caulescens, Hieracium bupleuroides)

         2. Ass. *Asplenio fontani-Ceterachetum officinarum ass. nov.*
         (Ceterach officinarum, Asplenium fontanum)

      2. All. *Cystopteridion* J.L. Richard 1972
      (Asplenium viride, Phyllitis scolopendrium, Polypodium vulgare, Moehringia muscosa, Mycelis muralis)
      Associations sciaphiles et psychrohygroclines des rochers calcaires ombragés.

         1. Ass. *Asplenio - Cystopteridetum fragilis* Oberdorfer 1936
         (Cystopteris fragilis)

         2. Ass. *Moehringio trinerviae - Geranietum robertiani ass. nov.*
         (Moehringia trinervia, Cardamine impatiens)

      3. Ass. *Carici brachystachyos - Asplenietum* J.L. Richard 1972
      (Carex brachystachys)

2. Cl. *Thlaspietea rotundifolii* Braun-Blanquet 1947
(Rumex scutatus)
Associations des éboulis et des pierriers non stabilisés.

   1. O. *Thlaspietalia rotundifolii* Braun-Blanquet 1926
   (Adenostyles glabra)
   Associations des éboulis calcaires ou marno-calcaires.

      1. All. *Stipion calamagrostis* Jenny-Lips 1930
      (Galeopsis angustifolia)
      Associations des étages collinéen et montagnard.

         1. Ass. *Gymnocarpietum robertiani* Kuhn 1937
         (Gymnocarpium robertianum)

         2. Ass. *Scrophulario - Rumicetum scutati* (Breton 1956) Royer 1972
         (Scrophularia hoppei)

         3. Ass. *Iberidetum intermediae* J.L. Richard 1971
         (Iberis intermedia fa contejeani)

         4. Groupement à *Stipa calamagrostis* J.L. Richard 1972
         (Stipa calamagrostis)

3. Cl. *Anemono - Caricetea sylvaticae cl. nov. prov.*
(Galium odoratum, Anemone nemorosa, Polygonatum multiflorum, Viola reichenbachiana, Lamium galeobdolon, Brachypodium sylvaticum, Carex sylvatica, Phyteuma spicatum, Euphorbia dulcis,...)
Associations terricoles-humicoles intraforestières.

   1. O. *Mercurialietalia perennis ord. nov. prov.*
   (Mercurialis perennis, Lathyrus vernus, Euphorbia amygdaloides, Carex digitata, Melica nutans, Helleborus foetidus, Pulmonaria obscura, Elymus europaeus, Orchis mascula, Asarum europaeum, Bromus benekenii, Lilium martagon)
   Associations calcicoles à neutrophiles, thermoxérophiles à psychrohygroclines, sur sols calcimagnésiques ou brunifiés à mull eutrophe.

      1. All. *Scillion bifoliae all. nov. prov.*
      (Ornithogalum pyrenaicum, Scilla bifolia, Pulmonaria montana, Melica uniflora, Campanula trachelium, Narcissus pseudonarcissus, Allium ursinum, Arum maculatum (opt.), *Ranunculus auricomus* (opt.), *Ficaria verna* (opt.))
      Associations héliophiles vernales neutronitroclines, xéroclines à hygroclines, essentiellement collinéennes.

         1. Ass. *Scillo bifoliae - Ornithogaletum pyrenaici ass. nov.*

2. Ass. *Rusco aculeati - Ornithogaletum pyrenaici ass. nov.*
(Ruscus aculeatus, Iris foetidissima, Carex depauperata)

3. Ass. *Polygonato verticillati - Ornithogaletum pyrenaici ass. nov.*
(Polygonatum verticillatum, Asarum europaeum, Carex pilosa,...)

4. Ass. *Leucojo verni - Scilletum bifoliae ass. nov.*
(Leucojum vernum, Anemone ranunculoides, Lathraea squamaria, Corydalis solida, C. cava)

2. All. *Actaeo - Mercurialion all. nov. prov.*
(Dryopteris filix-mas, Polystichum lobatum, P. setiferum, Actaea spicata, Aruncus dioicus)
Associations sciaphiles estivales psychrohygrophiles des stations d'ubac, sur sols colluviaux carbonatés humifères.

1. Ass. *Dentario heptaphylli - Mercurialietum ass. nov.*
(Dentaria heptaphyllos, Polygonatum verticillatum, Prenanthes purpurea)

2. Ass. *Phyllitido - Mercurialietum ass. nov.*
(Phyllitis scolopendrium, Polypodium vulgare)

3. All. *Seslerio - Mercurialion all. nov. prov.*
(Melittis melissophyllum, Sesleria varia, Convallaria majalis, Tamus communis, Lithospermum purpurocaeruleum,...)
Associations hémisciaphiles estivales thermoxérophiles des stations d'adret, sur rendzines ou sols apparentés.

1. Ass. *Cephalanthero - Caricetum albae ass. nov.*
(Carex alba, Hepatica nobilis, Cephalanthera damasonium, C. longifolia, Rubus saxatilis)

2. Ass. *Convallario - Mercurialietum ass. nov.*

3. Ass. *Thlaspio montani - Seslerietum variae ass. nov.*
(Thlaspi montanum, Primula veris canescens,...)

4. Ass. *Lathyro nigri - Caricetum montanae ass. nov.*
(Molinia arundinacea, Pulmonaria montana, Pteridium aquilinum, Lathyrus niger)

2. O. *Luzuletalia sylvaticae ord. nov. prov.*
(Luzula sylvatica, L. luzuloides, Pteridium aquilinum, Maianthemum bifolium, Lonicera periclymenum,...)
Associations acidoclines à acidophiles, mésophiles à mésohygrophiles, sur sols brunifiés ou lessivés à mull mésotrophe, mull acide, ou moder.

1. All. *Luzulion pilosae all. nov. prov.*
(Luzula pilosa, Deschampsia caespitosa, Milium effusum, Viola riviniana, Oxalis acetosella, Lathyrus montanus, Dryopteris carthusiana, Epipactis purpurata)
Associations acidoclines à mésoacidophiles sur sols limoneux ou argileux à mull mésotrophe ou acide.

1. Ass. *Ficario vernae - Anemonetum nemorosae ass. nov.*
(Adoxa moschatellina, Ficaria verna, Ranunculus auricomus,...)

2. Ass. *Carici brizoidis - Milietum effusi ass. nov.*
(Carex brizoides, Stellaria holostea ?)

3. Ass. *Carici montanae - Galietum odorati ass. nov.*
(Carex umbrosa, Carex montana, Polygonatum verticillatum)

2. All. *Teucrion scorodoniae* (Jouanne 1929) De Foucault *et al.* 1983 ?
(Deschampsia flexuosa, Teucrium scorodonia,...)
Associations des sous-bois et ourlets des forêts acidophiles.

1. Ass. *Carici piluliferae - Pteridietum aquilini ass. nov.*
(Carex pilulifera, Hypericum pulchrum, Calluna vulgaris)

3. O. *Fragarietalia vescae ord. nov. prov.*
(Fragaria vesca, Vicia sepium, Geum urbanum, Stellaria holostea, Eupatorium cannabinum, Lapsana communis, Torilis japonica, Dactylis glomerata, Teucrium scorodonia,...)
Associations héliophiles et nitroclines d'ourlets internes estivaux, des forêts calcicoles à acidoclines (plusieurs alliances à définir).

1. All. ? (*cf. Trifolion medii* Th. Müller 1961 *pro parte*)

   Ass. *Calamintho - Brachypodietum sylvatici* Royer et Rameau 1983
   (Calamintha sylvatica, Campanula trachelium, Aquilegia vulgaris,...)

2. All. ? (*cf. Dactylo - Aegopodion* Passarge 1967)

   Ass. *Festuco giganteae - Brachypodietum sylvatici* De Foucault et Frileux 1983 *nom. inv.*
   (Festuca gigantea, Veronica montana, Circaea lutetiana, Lysimachia nemorum, Carex pendula, Scrophularia nodosa,...)

3. All. ? (*cf. Geranion sanguinei* Th. Müller 1961 *pro parte*)

   Ass. *Laserpitio latifolii - Teucrietum scorodoniae ass. nov.*
   (Laserpitium latifolium, Vincetoxicum hirundinaria, Anthericum ramosum, Knautia dipsacifolia, Melittis melissophyllum,...)

12.4. SYSTÈME RÉGIONAL PROVISOIRE DES ASSOCIATIONS ARBUSTIVES INTRAFORESTIÈRES

L'étude des associations arbustives sciaphiles de sous-bois présente un grand intérêt pour la compréhension de la classe des *Rhamno-Prunetea* Rivas-Goday et Borja-Carbonell 61 : elle permet tout à la fois d'en justifier l'individualité et d'en élargir sensiblement la signification.

Les liens floristiques (et écologiques !) entre les associations arbustives de sous-bois décrites dans le chapitre 11 et les syntaxons de manteaux attribués à cette classe sont évidents. C'est d'ailleurs sur de telles analogies que se fonde le rattachement traditionnel des *Prunetalia spinosae* Tüxen 52 à la classe des *Querco-Fagetea* Br.-Bl. et Vlieg. 37.

Si l'on considère les deux synthèses partielles les plus récentes concernant les végétations arbustives préforestières de l'Europe occidentale (GEHU, DE FOUCAULT & DELELIS-DUSOLLIER 1983, ARLOT 1985), on constate que la classification se fait presque exclusivement sur les espèces arbustives, même si les herbacées sont (partiellement) intégrées dans les relevés. Dans les deux cas, la structuration proposée reflète clairement les grandes coupures phytogéographiques (domaines atlantique, subatlantique et médioeuropéen, étages bioclimatiques), ainsi que l'opposition entre manteaux calcicoles et acidoclines.

La comparaison des associations de manteaux et de sous-bois arbustifs définies dans notre dition, entre elles et avec les deux synsystèmes de référence précédents, nous amène à formuler trois remarques générales préliminaires.

La première remarque est qu'il est difficile de retrouver dans le Jura nord-occidental les coupures géographiques sur lesquelles se basent les classifications précédentes. Notre dition se caractérise en effet par un mélange d'influences subatlantiques et subcontinentales, qui se manifeste particulièrement an niveau de la flore arbustive : des taxons d'origine occidentale, répandues dans les régions atlantiques et subatlantiques, comme *Tamus communis, Ilex aquifolium, Lonicera periclymenum, Daphne laureola, Buxus sempervirens, Ruscus aculeatus, Rosa micrantha,...* voisinent avec des taxons d'origine orientale (médioeuropéennes ou subméditerranéennes) comme *Ribes alpinum, Daphne mezereum, Sambucus racemosa, Berberis vulgaris, Amelanchier ovalis, Rhamnus alpinus, Coronilla emerus,...*

Un deuxième problème tient au comportement sensiblement différent de nombreuses espèces d'arbustes, dans le domaine atlantique d'une part, et dans le domaine médioeuropéen (dans lequel est inclus le Jura) d'autre part : des taxons comme *Cornus sanguinea, Ligustrum vulgare, Viburnum lantana* ou *Rosa arvensis* ne s'écartent pas des lisières forestières et caractérisent les manteaux externes dans les régions atlantiques (observations personnelles dans le nord et le centre de la France), tandis qu'ils participent de façon très régulière, voire élective à quasi exclusive (*Rosa arvensis, Ilex aquifolium,...*) aux synusies arbustives intraforestières sciaphiles dans le Jura nord-occidental. Le synsystème général devra nécessairement tenir compte de ce comportement différentiel des espèces arbustives.

La troisième remarque se rapporte à des considérations structurales. Rappelons que les synusies arbustives intraforestières intègrent trois éléments structuraux fondamentaux : l'ensemble forestier du présent, que l'on peut subdiviser en deux ensembles structuraux (ensemble structural arbustif inférieur, de hauteur généralement inférieure à 2 m, et ensemble structural arbustif supérieur de hauteur comprise en moyenne entre 2 et 8 m), et l'ensemble de l'avenir constitué par les stades juvéniles arbustifs des espèces arborescentes (*cf.* chapitre 11, introduction). Ces différentes composantes n'ont, provisoirement, pas été distinguées au niveau des relevés floris-

tiques, par souci de simplification. Nonobstant ce choix méthodologique, il apparaît que les associations arbustives tendent à refléter cette compartimentation structurale, ce qui pourrait justifier à l'avenir une analyse plus fine de la stratification aérienne lors de l'échantillonnage floristique. Les jeunes arbres de l'ensemble d'avenir peuvent jouer un rôle physionomique et sociologique important dans les syntaxons arbustifs de la strate arbustive supérieure.

L'ensemble des associations arbustives que nous avons pu décrire dans notre dition peut se rattacher à la classe des *Rhamno-Prunetea* Riv.-God. et Borja-Carb. 61, comme l'atteste la bonne représentation des caractéristiques de classe (*Corylus avellana, Crataegus monogyna, C. laevigata,...*). La comparaison floristique de ces syntaxons dans un tableau synthétique régional (tab. LXXI) permet d'individualiser trois ordres bien distincts.

L'ordre des *Prunetalia spinosae* Tx. 52 correspond aux associations de manteaux externes, aujourd'hui devenues classiques. Cet ordre est caractérisé par des espèces héliophiles, telles que *Prunus spinosa, Rosa canina*, etc.. Si l'on se réfère au synsystème de GEHU *et al.* (1983), toutes les associations reconnues s'inscrivent dans l'alliance neutrocalcicole du *Berberidion vulgaris* Br.-Bl. 50, caractérisée par *Rhamnus catharticus, Berberis vulgaris,...* et à la sous-alliance thermocontinentale du *Berberidenion vulgaris* (Br.-Bl. 50) Géhu *et al.* 83 (*Prunus mahaleb, Juniperus communis,...*). Dans une synthèse plus récente, ARLOT (1985) a démembré le *Berberidion* (élevé au rang de sous-ordre) en quatre alliances géovicariantes; si le *Cotoneastro-Amelanchieretum* Faber 38 se range incontestablement dans l'*Amelanchierion* Arlot 85, le *Tamo-Coryletum avellanae* (Moor 60) J.L. Rich. 75 et le *Coronillo-Prunetum mahaleb* Gall. 72 de notre dition se situent à mi-chemin entre cette alliance submontagnarde-continentale et le *Rosion micranthae* Arlot 85 subatlantique (*Rosa micrantha, Tamus communis, Buxus sempervirens, Laburnum anagyroides, Taxus baccata,...*); quant à notre *Ligustro-Prunetum spinosae* Tx. 52,

son statut est incertain. Ces difficultés nous ont incité à opter provisoirement pour la solution d'une alliance unique (*Berberidion*).

Les associations arbustives développées en sous-bois dans les forêts que nous avons étudiées peuvent être réunies en un ordre unique, baptisé provisoirement *Rosetalia arvensis ord. nov. prov.*, différencié régionalement par *Crataegus laevigata, Rosa arvensis* (espèces quasi absentes des manteaux externes héliophiles et très fréquentes en sous-bois), et dans une moindre mesure par *Ilex aquifolium, Evonymus europaeus* et *Lonicera xylosteum* (espèces préférentielles, à la fois plus constantes et plus abondantes en sous-bois que dans les manteaux); dans l'ensemble d'avenir, *Fagus sylvatica* (juv.) peut également être considéré comme une différentielle de cet ordre de groupements arbustifs sciaphiles. Deux alliances provisoires, à déterminisme édaphique, peuvent être définies. Le *Daphno-Rosion arvensis all. nov. prov.* regroupe des associations arbustives sciaphiles neutrocalcicoles; il est caractérisé par *Ribes alpinum, Daphne mezereum, D. laureola, Lonicera xylosteum*, et différencié par *Acer platanoides* (juv.). Cette alliance peut elle-même être subdivisée en deux sous-alliances : *Viburnenion lantanae suball. nov. prov.* à caractère mésophile à thermophile, regroupant les associations riches en arbustes calcicoles de l'ensemble structural arbustif inférieur (différentielles : *Cornus sanguinea, Ligustrum vulgare, Viburnum lantana, Evonymus europaeus, Crataegus monogyna, Acer campestre* (juv.),...), et *Sambucenion nigrae suball. nov. prov.*, à caractère psychroneutronitrocline, beaucoup plus pauvre floristiquement, et représenté essentiellement par des arbustes de l'ensemble structural supérieur (*Sambucus nigra, Corylus avellana, Tilia platyphyllos* (juv.),...). La deuxième alliance, le *Lonicero-Crataegion laevigatae all. nov. prov.*, correspond aux sous-bois arbustifs pauvres des forêts acidoclines ou acidophiles (différentielles : *Lonicera periclymenum, Ribes rubrum sylvestre, Populus tremula* (juv.), *Carpinus betulus* (juv.),...).

Enfin, l'ordre des *Sambucetalia racemosae* Oberd. 57 *emend.* se rapproche de l'alliance précédente par son caractère acido-

cline (qui tend à s'atténuer avec l'altitude) et sa pauvreté en espèces arbustives de l'ensemble du présent, mais s'en distingue par la présence d'arbustes hémisciaphiles submontagnards et continentaux (*Sambucus racemosa*,*Rubus idaeus*,*Crataegus curvisepala*, cette dernière espèce, méconnue en France, restant à découvrir dans le Jura !), et la participation de nombreuses espèces arborescentes pionnières héliophiles, représentées par leurs stades juvéniles (*Salix capraea*, *Sorbus aucuparia*, *Betula pendula*, *Populus tremula*,...). Cet ordre est représenté dans notre dition par le *Sambucetum racemosae* (Noirfalise 49) Oberd. 73, de l'alliance du *Sambuco-Salicion capraeae* Tx. et Neum. 50, au niveau des manteaux internes et des coupes forestières des hêtraies-chênaies acidophiles de l'étage collinéen et des hêtraies de l'étage montagnard. Certains "manteaux arborescents" ou accrues à *Populus tremula*, *Prunus avium*, *Salix capraea*, *Corylus avellana*, *Betula pendula*, *Carpinus betulus*, etc. (que nous n'avons pas étudiés dans ce travail), qui semblent correspondre au *Corylo-Populion* (Br.-Bl. 61) Arlot 85, pourraient se rattacher à cet ordre des *Sambucetalia racemosae* de conception élargie.

La structuration proposée repose donc sur la distinction entre les syntaxons arbustifs héliophiles de manteaux externes (ou exceptionnellement de sous-bois de certains types de forêts claires, chênaies pubescentes ou érablières thermophiles), essentiellement calcicoles dans notre dition (*Prunetalia spinosae*), les syntaxons sciaphiles de sous-bois, calcicoles à acidophiles (*Rosetalia arvensis*), et les syntaxons de manteaux internes hélioclines, impliqués dans les phases dynamiques de cicatrisation de certaines phytocoenoses forestières (*Sambucetalia racemosae*).

Nous avons vu que la structuration phytogéographique du synsystème d'ARLOT (1985) ne s'applique pas sans difficulté aux syntaxons du Jura nord-occidental. Cependant, si l'on considère le fait que la végétation arbustive intraforestière s'appauvrit très sensiblement en direction du domaine atlantique, où la plupart des arbustes tendent à se localiser très étroitement au niveau des lisières préforestières, on peut s'attendre à ce que l'ordre des *Rosetalia arvensis* perde tout

ou partie de son individualité dans une synthèse qui intègre ces régions. Dans ces conditions, on peut envisager le rapprochement de notre *Lonicero periclymeni-Crataegion laevigatae* et des syntaxons de manteaux acidoclines eu- et sub-atlantiques (*Lonicerion periclymeni* Géhu *et al.* 83 ou *Lonicero-Rubion ulmifolii* Del. ex Arlot 85), tandis que les associations que nous rangeons provisoirement dans le *Viburnenion lantanae* seraient peut-être à rapprocher des *Berberidenalia* (Tx. 52) Arlot 85 (ARLOT considère *Ribes alpinum* comme une caractéristique de l'*Amelanchierion* Arlot 85, et *Daphne laureola*, *Ruscus aculeatus*, *Buxus sempervirens* comme des caractéristiques du *Rosion micranthae* Arlot 85 !).

L'individualité floristique, structurale, dynamique et écologique des *Sambucetalia racemosae*, à mi-chemin entre les syntaxons arbustifs et arborescents, devrait être confirmée par de nouvelles données sur les accrues et manteaux internes des forêts collinéennes et montagnardes du domaine médioeuropéen.

Ainsi, le synsystème régional provisoire que nous résumons ci-dessous ne constitue qu'une bien modeste esquisse de ce qu'on peut espérer d'un synsystème partiel des groupements arbustifs européens. Quoi qu'il en soit, les premiers résultats obtenus nous incitent à encourager vivement les recherches phytosociologiques sur les communautés arbustives, non seulement en lisière, mais surtout à l'intérieur des forêts, avant d'entreprendre une synthèse, en éliminant définitivement des relevés les espèces herbacées, qui peuvent masquer certaines analogies fondamentales et qui n'ont pas leur place à ce niveau.

1. Cl. *Rhamno - Prunetea* Rivas-Goday et Borja-Carbonell 1961
(Corylus avellana, Crataegus monogyna, Cornus sanguinea, Ligustrum vulgare, Viburnum lantana, Viburnum opulus,...)
Associations arbustives péri- et intraforestières eurosibériennes.

   1. O. *Prunetalia spinosae* Tüxen 1952
   (Prunus spinosa, Rosa canina,...)
   Associations héliophiles de manteaux externes, haies et fruticées.

1. All. *Berberidion vulgaris* Braun-Blanquet 1950
(Coronilla emerus, Prunus mahaleb, Rhamnus catharticus, Berberis vulgaris, Juniperus communis, Amelanchier ovalis, Rhamnus alpinus, Sorbus aria (juv.), *Acer opalus* (juv.), *Quercus pubescens* (juv.),...)
Associations thermocalcicoles essentiellement médioeuropéennes.

1. Ass. *Tamo - Coryletum avellanae* (Moor 1960) J.L. Richard 1975
(Sambucus nigra, Tamus communis)

2. Ass. *Cotoneastro - Amelanchieretum ovalis* Faber 1938
(Rosa pimpinellifolia, Frangula alnus, Cotoneaster tomentosus)

3. Ass. *Coronillo - Prunetum mahaleb* Gallandat 1972
(Buxus sempervirens, Rosa micrantha, Laburnum anagyroides (juv.))

4. Ass. *Ligustro - Prunetum spinosae* Tüxen 1952
(Rubus fruticosus coll., Evonymus europaeus, Lonicera periclymenum, Tamus communis, Carpinus betulus (juv.),...)

2. O. *Rosetalia arvensis ord. nov. prov.*
(Crataegus laevigata, Rosa arvensis, Ilex aquifolium, Fagus sylvatica (juv.), *Hedera helix ?)*
Associations arbustives sciaphiles de sous-bois, médioeuropéennes et subatlantiques.

1. All. *Daphno mezerei - Rosion arvensis all. nov. prov.*
(Ribes alpinum, Daphne mezereum, Daphne laureola, Lonicera xylosteum (opt.), *Acer platanoides* (juv.))
Associations neutrocalcicoles.

1. Sous-all. *Viburnenion lantanae suball. nov. prov.*
(Evonymus europaeus, Cornus sanguinea, Ligustrum vulgare, Viburnum lantana, Crataegus monogyna, Acer campestre (juv.), *Carpinus betulus* (juv.), *Prunus avium* (juv.))
Associations mésophiles à thermophiles du sous-bois des chênaies-charmaies calcicoles.

1. Ass. *Daphno mezerei - Ligustretum vulgaris ass. nov.*
(Daphne mezereum)

2. Ass. *Coronillo emeri - Daphnetum laureolae ass. nov.*
(Daphne laureola, Ruscus aculeatus, Buxus sempervirens)

2. Sous-all. *Sambucenion nigrae suball. nov. prov.*
(Sambucus nigra)
Associations neutronitroclines du sous-bois des érablières et hêtraies calcicoles psychrohygroclines submontagnardes.

1. Ass. *Sambuco nigrae - Coryletum avellanae ass. nov.*
(Tilia platyphyllos (juv.))

2. All. *Lonicero periclymeni - Crataegion laevigatae all. nov. prov.*
(Lonicera periclymenum, Ribes rubrum sylvestre, Carpinus betulus (juv.), *Populus tremula* (juv.),...)
Associations acidoclines à acidophiles, sciaphiles à hémisciaphiles, d'affinités subatlantiques.

1. Ass. *Lonicero periclymeni - Coryletum avellanae ass. nov.*

3. O. *Sambucetalia racemosae* Oberdorfer 1957 *emend.*
(Sambucus racemosa, Rubus idaeus, Sorbus aucuparia,...)
Associations médioeuropéennes héliophiles pionnières de manteaux internes et accrues intervenant dans la cicatrisation des forêts acidoclines collinéennes et des hêtraies ou hêtraies-sapinières montagnardes.

1. All. *Sambuco - Salicion capraeae* Tüxen et Neumann 1950
(Salix capraea, Betula pendula,...)
Associations de manteaux internes sur sols pauvres, des étages collinéen et montagnard inférieur.

1. Ass. *Sambucetum racemosae* (Noirfalise 1949) Oberdorfer 1973

12.5. SYSTÈME RÉGIONAL PROVISOIRE DES ASSOCIATIONS ARBORESCENTES INTRAFORESTIÈRES

Les synusies arborescentes jouent un rôle particulier dans les phytocoenoses forestières. Depuis des millénaires, l'Homme est intervenu pour favoriser certaines essences au détriment des espèces jugées inutiles, voire nuisibles à son économie. Cette sélection concerne tous les stades du développement des arbres (semis, plantations, rejets, arbustes et jeunes arbres de l'ensemble d'avenir...). Néanmoins, nous avons vu (*cf.* § 11.4.) que le nombre de syntaxons élémentaires, *i.e.* de combinaisons floristiques statistiques originales, dans les forêts semi-naturelles du Jura nord-occidental, était relativement restreint, en raison du comportement "solidaire" de certaines espèces.

La mise en évidence d'un véritable *linkage* synécologique

nous a incité à rechercher la signification structurale, écologique et biogéographique d'un tel phénomène. Cette démarche nous semble dans un premier temps plus heuristique qu'une synthèse phytosociologique inductive fondée sur la recherche d'espèces caractéristiques régionales d'unités supérieures. En effet, comme nous le verrons plus loin, les syntaxons élémentaires définis régionalement se prêtent difficilement à une classification hiérarchique linéaire.

Nous nous sommes donc attaché à définir, de façon déductive et synthétique à partir d'un ensemble de données bibliographiques et inédites disponibles, un certain nombre de groupes d'espèces arborescentes. Les caractéristiques structurales, dynamiques, écologiques, chorologiques, historiques des espèces d'un même groupe s'avèrent suffisamment convergentes pour concourir à leur assigner un comportement sociologique cohérent et solidaire. Dans les conditions naturelles, ces différents groupes pourront se combiner diversement selon les particularités locales de l'histoire du peuplement ligneux et des contraintes écologiques (macroclimat, mésoclimat, édaphisme, traitement sylvicole,...). Toutefois, la plupart de ces ensembles spécifiques peuvent se développer isolément dans certaines conditions optimales, ce qui les distingue, parmi d'autres particularités, des "groupes écologiques" classiques (DUVIGNEAUD 1946).

Dans un premier groupe, on peut isoler des espèces d'origine supraméditerranéenne (*Quercus pubescens, Acer monspessulanum, Sorbus domestica*), qui ont pu s'étendre vers le nord pendant l'Holocène sur la bordure occidentale du domaine médioeuropéen. Il s'agit d'arbres de petite taille, thermoxérophiles, relativement indifférents au substrat dans leur aire d'origine (région méditerranéenne), mais strictement calcicoles en dehors de celle-ci. Seul le chêne pubescent (et ses hybrides) est représenté dans notre dition, où sa répartition, ponctuelle à linéaire, se limite aux stations de corniches ensoleillées sur rendzine.

Un deuxième groupe, proche du précédent, est constitué

par *Acer opalus, Sorbus aria, Laburnum anagyroides* et *Laburnum alpinum*, qui représentent des orophytes subméditerranéens à répartition essentiellement occidentale. Ces éléments sont fréquents dans le Jura et les Préalpes de l'étage collinéen jusqu'au subalpin. Moins exigeants que les précédents, ils préfèrent néanmoins les versants d'adret, sur divers types de sols (roche-mère calcaire ou marno-calcaire).

Un troisième groupe, renfermant *Tilia platyphyllos, Acer platanoides* et *Taxus baccata*, représente une végétation thermocontinentale essentiellement collinéenne-submontagnarde, que certains auteurs (J.L. RICHARD 1975, MOOR 1977, etc.) considèrent comme relictuelle de l'époque Boréale (période de la "corylaie"). Son optimum correspond aux stations thermoxérophiles d'éboulis mobiles. Malgré leur pouvoir de dissémination élevé (anémochorie ou zoochorie), les espèces de ce groupe semblent aujourd'hui en régression dans l'ensemble de l'Europe.

Fraxinus excelsior, Acer pseudoplatanus et Ulmus glabra constituent un groupe d'espèces à large répartition : d'origine montagnarde (*Acer, Ulmus*) ou collinéenne (*Fraxinus*), leur aire actuelle, qui semble en extension, englobe la majeure partie de l'Europe médioeuropéenne et atlantique. Il s'agit de grands arbres de l'ensemble structural arborescent supérieur, dont le vigoureux comportement pionnier, favorisé par leur dissémination anémochore, leur adaptation à la colonisation de stations de colluvions ou d'alluvions caillouteuses mal stabilisées (puissant enracinement) et leur croissance rapide, vient compenser une faible compétitivité. Leurs stations de prédilection sont délaissées par les essences dites "climaciques" (hêtre et chênes). Ces espèces neutrophiles et psychrohygroclines préfèrent particulièrement les stations d'éboulis à couche superficielle mobile, bien aérés mais relativement humides et fertiles, principalement à l'étage montagnard. En dehors de ces biotopes spécialisés ("climaxes stationnels"), elles ne sont jamais dominantes, bien que régulièrement représentées dans une gamme étendue de syntaxons arborescents.

Les espèces du cinquième groupe, *Fagus sylvatica* et *Abies alba*, sont des orophytes montagnardes de l'Europe centrale et méridionale; favorisé par le climat de la période Subatlan-

tique, le hêtre s'est récemment répandu dans les plaines nord-atlantiques. Dans leur aire originelle (chaînes alpiennes et hercyniennes de l'Europe moyenne), ces espèces caractérisent l'étage montagnard, où elles présentent une grande plasticité écologique : elles constituent le tissu de base des synusies arborescentes des "climaxes climatiques" montagnards. Ces éléments de l'ensemble structural arborescent supérieur se distinguent des essences du groupe précédent par leur croissance lente, leurs exigences édaphiques (elles ne peuvent se développer sur les sols d'éboulis non stabilisés), et leur dissémination capricieuse (barochorie, difficultés de germination,...).

Le sixième groupe, dans lequel nous réunissons *Quercus petraea*, *Sorbus torminalis* et *Tilia cordata*, est largement distribué dans les étages planitiaire et collinéen des domaines médioeuropéen et atlantique, ainsi qu'à l'étage supraméditerranéen, jusqu'en Asie du SW. Il pourrait représenter l'héritage de la "chênaie mixte", largement développée pendant la période Atlantique, à climat chaud et sec. D'un point de vue écologique, il se caractérise par un caractère thermoxérocline, qui explique qu'il soit représenté électivement dans des stations thermophiles, calcicoles ou acidophiles, à sol relativement sec et filtrant. D'un point de vue structural, ce groupe est assez composite, puisqu'il rassemble une espèce "climacique" barochore dominante de l'ensemble arborescent supérieur (*Quercus petraea*), et deux espèces anémochores plus discrètes de l'ensemble arborescent inférieur.

Les espèces réputées caractéristiques des "chênaies-charmaies", *i.e. Carpinus betulus*, *Prunus avium*, *Acer campestre* et *Quercus robur*, constituent un groupe cohérent, largement répandu aux étages collinéen et planitiaire des domaines médioeuropéen et atlantique. Evitant les stations extrêmes (sécheresse, hydromorphie, acidité,...), ces espèces se développent sur des sols brunifiés, fertiles et bien pourvus en eau. Tandis que le chêne pédonculé est une essence barochore appartenant à l'ensemble structural supérieur, les autres espèces sont des arbres à dissémination anémochore ou zoochore, de taille moyenne, constituant le plus souvent une strate arborescente inférieure. Tous ces ligneux présentent un vigoureux comportement pionnier (héliophilie des semis et des jeunes arbres, croissance juvénile rapide, rejets de souche, etc.) qui les rend aptes à reconstituer rapidement un couvert arborescent dans les phytocoenoses forestières climaciques perturbées.

Enfin, dans un huitième groupe, il est possible de réunir des espèces à large répartition boréale, eurosibérienne et atlantique, comme *Sorbus aucuparia*, *Betula pendula*, *B. pubescens*, *Salix* capraea et *Populus tremula*. Ces arbres de petite taille interviennent fréquemment dans le cycle sylvigénétique d'une grande variété de phytocoenoses forestières, où ils jouent le rôle de pionniers à dynamisme élevé au niveau des accrues (voir § 12.4.), en vertu de leur croissance très rapide, de leur dissémination à distance aisée et abondante (anémochorie ou zoochorie), et de leur comportement fondamentalement héliophile. Ce n'est qu'exceptionnellement que ces espèces participent à l'ensemble structural arborescent supérieur de certaines forêts climaciques (en ce qui concerne le comportement des Bétulacées et des Salicacées, voir LHOTE 1985).

Si l'on considère comment se répartissent ces différents groupes d'espèces dans les syntaxons élémentaires régionaux (tab. LXXI bis), on constate qu'il n'est guère possible de réaliser un enchaînement linéaire des unités, en raison de la multiplicité des rapports qui les unissent. Chaque groupe présente un comportement sociologique autonome, et son optimum coïncide avec les syntaxons dans lesquels il est représenté par la totalité des espèces constitutives, dont au moins une dominante, et dans lesquels les autres groupes sont absents ou très subordonnés (en nombre, en fréquence et en abondance).

Ainsi, il est possible de distinguer six alliances à partir de notre synthèse régionale. Nous avons pris soin de nous assurer de la légitimité de ces coupures en consultant un grand nombre de monographies concernant les forêts de toute l'Europe (du domaine atlantique aux provinces balkaniques). Même si elle peut paraître peu rigoureuse, cette méthode rapide présente pour nous l'avantage d'éviter certaines erreurs d'interprétation dues à la considération d'un matériel trop local, tout en suggérant un modèle hypothétique susceptible de motiver une syn-

thèse partielle plus approfondie.

La première alliance, baptisée provisoirement *Aceri opali-Quercion pubescentis all. nov. prov.*, est essentiellement constituée par une combinaison des groupes 1, 2 et 6. Il s'agit des chênaies pubescentes submontagnardes, dont le *Sorbo ariae-Quercetum pubescentis typicum* constitue le représentant le plus typique dans notre région. Cette alliance semble répartie essentiellement dans la zone supraméditerranéenne occidentale, ainsi que dans les Préalpes, le Jura, la Bourgogne, etc.

La deuxième alliance, l'*Aceri platanoidis-Tilion platyphylli all. nov. prov.*, correspond aux tiliaies-érablières thermophiles (incluant certaines chênaies-charmaies et hêtraies); elle est caractérisée par les espèces du groupe 3. Toutefois, celles-ci sont presque toujours associées à d'autres groupes, et particulièrement dans notre dition au groupe 4, et partiellement aux groupes 2, 5 et 7. Cette alliance relictuelle semble aujourd'hui surtout développée en Europe centrale et sud-orientale, à l'étage montagnard inférieur, où le groupe 2 (ouest-subméditerranéen) est absent, le groupe 4 (montagnard psychrohygrocline) très subordonné, tandis que le groupe 6 (thermocontinental) est beaucoup mieux représenté que dans notre dition (*cf.* HORANSZKY 1964, HUSOVÁ 1968, MAJER 1981, A.O. HORVAT 1972, I. HORVAT *et al.* 1974, etc.).

La troisième alliance, l'*Ulmo glabrae-Acerion pseudoplatani all. nov. prov.*, s'avère très affine de la précédente, en raison de convergences structurales et écologiques (éboulis instables). Elle se caractérise par la suprématie quasi-absolue des espèces du groupe 4. Les pentes ombragées garnies de colluvions de l'étage montagnard constituent son centre de gravité. A l'étage montagnard inférieur, le groupe 3 introgresse régulièrement dans ces érablières psychrohygroclines. Sur des substrats plus stabilisés, s'installent progressivement des éléments des groupes 5 (hêtraies) ou 7 (chênaies-charmaies).

L'alliance de l'*Abieti-Fagion sylvaticae all. nov. prov.* est représentée dans notre dition par une association de l'étage montagnard inférieur, dans laquelle introgressent des éléments des groupes 4 (surtout *Fraxinus excelsior*) et 7. Dans le domaine de prédilection de cette alliance (étage montagnard moyen et

supérieur des Alpes, du Jura, des Vosges, des Pyrénées, du Massif Central, etc.), le groupe 5 peut être quasiment exclusif; la hêtraie-sapinière est classiquement considérée comme le "climax climatique" de cet étage.

Très proche floristiquement de la précédente (au moins dans notre dition), l'alliance du *Betulo pendulae-Quercion petraeae all. nov. prov.* s'en différencie par son caractère essentiellement acidophile et collinéen, qui se manifeste par la codominance des groupes 5 et 6, et par la présence régulière d'éléments du groupe 8 (surtout *Betula pendula* et *Sorbus aucuparia*).

Enfin l'alliance de l'*Aceri campestris-Carpinion betuli all. nov. prov.* réunit des syntaxons dont l'ensemble spécifique complet est essentiellement constitué par le groupe 7. Ces chênaies-charmaies collinéennes se différencient les unes des autres par la représentation des groupes 6 (xérophile à mésophile), 5 et 4. La combinaison la plus pure est représentée par les chênaies pédonculées-charmaies hygroclines (surtout *Querco roboris-Carpinetum typicum*), dans lesquelles introgresse fréquemment *Populus tremula* (groupe 8).

Sur la foi de nos données régionales, étayées par nos connaissances générales sur le comportement sociologique des espèces arborescentes en Europe, nous pouvons proposer le schéma syntaxonomique suivant, qui restera à confirmer par une prochaine synthèse. Comme dans le cas des synsystèmes régionaux provisoires précédents, la liste des syntaxons et des taxons caractéristiques et différentiels s'applique en priorité au cadre régional que nous nous sommes fixé.

1. Cl. *Fraxino - Quercetea cl. nov. prov.*
(Fraxinus excelsior, Quercus petraea, Fagus sylvatica,...)
Associations arborescentes climaciques ("climatiques" ou "stationnelles") planitiaires, collinéennes et montagnardes européennes.

   1. O. *Sorbo - Quercetalia pubescentis ord. nov. prov.*
   (Quercus pubescens,...)
   Chênaies pubescentes subméditerranéennes *sensu lato*.

1. All. *Aceri opali - Quercion pubescentis all. nov. prov.*
(Acer opalus, Sorbus aria, Laburnum anagyroides,...)
Associations supraméditerranéennes et des basses montagnes calcaires de l'Europe occidentale.

1. Ass. *Sorbo ariae - Quercetum pubescentis ass. nov.*
(Quercus petraea ?, Fraxinus excelsior ?)

2. O. *Aceri - Fraxinetalia excelsioris ord. nov. prov.*
(Ulmus glabra, Acer pseudoplatanus)
Associations à frêne, tilleuls, érables et ormes des substrats colluviaux ou alluviaux non stabilisés.

1. All. *Aceri platanoidis - Tilion platyphylli all. nov. prov.*
(Tilia platyphyllos, Acer platanoides, Taxus baccata)
Tiliaies-érablières et hêtraies-tiliaies thermoxérophiles sur éboulis mobiles.

1. Ass. *Aceri opali - Tilietum platyphylli ass. nov.*
(Acer opalus, Sorbus aria)

2. Ass. *Tilio platyphylli - Fagetum sylvaticae ass. nov.*
(Fagus sylvatica, Abies alba)

2. All. *Ulmo glabrae - Acerion pseudoplatani all. nov. prov.*
(Acer pseudoplatanus (opt.), *Ulmus glabra* (opt.))
Erablières et érablières-frênaies psychrohygrophiles essentiellement montagnardes.

1. Ass. *Aceri pseudoplatani - Tilietum platyphylli ass. nov.*
(Tilia platyphyllos)

2. Ass. *Aceri pseudoplatani - Fraxinetum excelsioris* (W. Koch 26) *st. nov.*
(Fraxinus excelsior (opt.))

3. O. *Abieti - Fagetalia sylvaticae ord. nov. prov.*
(Fagus sylvatica, Abies alba)
Hêtraies et hêtraies-sapinières montagnardes.

1. All. *Abieti - Fagion sylvaticae all. nov. prov.*

1. Ass. *Fraxino excelsioris - Fagetum sylvaticae ass. nov.*
(Fraxinus excelsior)

4. O. *Betulo - Quercetalia petraeaa ord. nov. prov.*
Associations planitiaires à submontagnardes acidophiles.

1. All. *Betulo pendulae - Quercion petraeae all. nov. prov.*
(Quercus petraea (opt.), *Betula pendula)*
Associations mésophiles à xérophiles.

1. Ass. *Betulo pendulae - Fagetum sylvaticae ass. nov.*
(Fagus sylvatica, Sorbus aucuparia)

5. O. *Pruno - Carpinetalia betuli ord. nov. prov.*
(Carpinus betulus, Acer campestre, Prunus avium, Quercus robur)
Chênaies-charmaies planitiaires et collinéennes.

1. All. *Aceri campestris - Carpinion betuli all. nov. prov.*
(Acer campestre, Fraxinus excelsior ?)
Associations neutrophiles à calcicoles.

1. Ass. *Querco petraeae - Carpinetum betuli* (Tüxen 1930) *st. nov.*
(Quercus petraea, Sorbus torminalis, Tilia cordata)

2. Ass. *Querco roboris - Carpinetum betuli ass. nov.*
(Quercus robur (opt.), *Populus tremula)*

12.6. CONCLUSIONS SUR LE SYNSYSTÈME

Nonobstant son caractère provisoire sur lequel nous avons cru devoir beaucoup insister, le synsystème régional des associations intraforestières présenté dans les paragraphes précédents met en évidence la réactivité différentielle des grandes catégories de végétaux aux facteurs d'individuation sociologique. En effet, si l'on considère la logique du déterminisme des syntaxons de rang supérieur, on se rend compte que la différenciation des synusies muscinales, herbacées, arbustives et arborescentes obéit à des lois fondamentalement divergentes.

Les synusies muscinales apparaissent en premier lieu déterminées par les différents microbiotopes intraforestiers : la structuration du synsystème des associations muscinales reflète d'abord la compartimentation écologique à l'intérieur des phyto-

coenoses forestières (nature physico-chimique du substrat, microclimat,...). En particulier, ce n'est qu'au rang des associations, voire des sous-associations, que se manifestent les facteurs stationnels mésoclimatiques ou macroclimatiques.

En raison de leurs particularités biologiques (espace vital, enracinement,...), les synusies herbacées intraforestières sont susceptibles de coloniser une variété beaucoup plus restreinte de biotopes que les précédentes : la grande majorité d'entre elles se développent sur le sol, où elles sont très sensibles aux propriétés géochimiques et biochimiques des horizons superficiels, et particulièrement de l'humus. Elles s'avèrent également fortement réactives au facteur lumière. Le synsystème reflète cette sensibilité particulière : l'ordre des *Fragarietalia vescae* correspond aux synusies héliophiles estivales dont le déterminisme fait intervenir une ouverture localisée de la strate arborescente; les syntaxons humicoles sciaphiles se répartissent selon les grands types d'humus (mull eutrophe carbonaté pour les *Mercurialietalia*, mull mésotrophe, mull acide ou moder pour les *Luzuletalia*). Notons également l'individualisation de syntaxons héliophiles vernaux sur "mull actif" (*Scillion bifoliae*, *Ficario-Anemonetum*). Par rapport aux syntaxons muscinaux humicoles, les syntaxons herbacés s'avèrent davantage sensibles à la richesse en azote.

Les syntaxons arbustifs réagissent en priorité à l'éclairement (dont les variations peuvent être d'origine microclimatique ou mésoclimatique) ainsi qu'aux propriétés géochimiques des horizons profonds du sol (influence de la roche-mère, profondeur du sol,...), et dans une moindre mesure aux propriétés des horizons superficiels (teneur en azote, décalcification,...).

Quant aux syntaxons arborescents, leur déterminisme est typiquement lié aux caractéristiques générales de la station forestière, et particulièrement aux grands types de sols : les sols calcimagnésiques entretiennent des associations spécialisées des *Sorbo-Quercetalia pubescentis* (rendzines superficielles d'érosion) ou des *Aceri-Fraxinetalia* (rendzines colluviales et sols humo-calcaires des éboulis à couche superficielle non stabilisée); les sols brunifiés, de loin les mieux représentés, correspondent aux associations des *Pruno-Carpinetalia* et des *Abieti-Fagetalia*; les sols lessivés profonds caractérisent les stations des associations des *Betulo-Quercetalia petraeae*. Les facteurs mésoclimatiques (exposition, topographie,...) et macroclimatiques (gradient altitudinal, climat particulier des petites régions naturelles) jouent également un rôle fondamental dans la répartition des types de synusies arborescentes.

Si l'on compare notre synsystème "synusial" aux synsystèmes des "associations forestières" classiques, on ne manquera pas de constater certains parallélismes.

En particulier, la correspondance entre l'ordre synusial arborescent des *Sorbo-Quercetalia pubescentis* et l'ordre classique des *Quercetalia pubescenti-petraeae* Br.-Bl. 31 est évidente, de même que celle entre notre *Abieti-Fagion* et l'*Asperulo-Fagenion* Tx. 55, ou entre les *Aceri-Fraxinetalia* et le *Tilio-Acerion* Klika 55, etc. D'une manière générale, on constate que, dans leurs grandes lignes, les différents synsystèmes des "associations forestières" publiés se calquent davantage sur la structuration des synusies arborescentes que sur celle des synusies herbacées.

Ce résultat inattendu est à mettre en relation avec l'ancienne conception physionomique de l'association, qui attribue à la strate dominante une importance privilégiée (*cf. Aceri-Fraxinetum auct.*, *Querco-Carpinetum auct.*, *Abieti-Fagetum auct.*, etc.), en dépit de la diversité floristique beaucoup plus importante de la strate herbacée. Certains auteurs, comme MOOR (1977, 1978,...), n'hésitent pas à proposer une hiérarchisation des "associations forestières" sur la base de considérations structurales sur le peuplement dendrologique.

En revanche, certains auteurs tentent d'améliorer le synsystème en se basant sur des comparaisons floristiques globales, dans lesquelles le "poids" des espèces herbacées est déterminant (BRAQUE 1979, RAMEAU 1981, S. MÜLLER 1982, etc.). Il est intéressant de constater que certaines des unités définies par ces auteurs coïncident avec des syntaxons herbacés intraforestiers (correspondance entre notre *Scillion bifoliae* et le

Mercurialo-Carpinenion Braque 78 ou le *Daphno-Carpinenion* Rameau 81, entre notre *Luzulion pilosae* et le *Lonicero-Carpinenion* (S. Müll. 78) Rameau 81,...).

Puisque l'application de la démarche synusiale met en évidence une relative indépendance de comportement sociologique entre les différents compartiments structuraux des phytocoenoses forestières, elle permet du même coup d'expliquer les difficultés de la phytosociologie forestière classique, source d'éternels débats entre spécialistes.

Mais il nous reste à envisager la manière dont se combinent les différents syntaxons élémentaires muscinaux, herbacés, arbustifs et arborescents dans les phytocoenoses forestières du Jura nord-occidental, ce qui nous permettra d'éclairer sous un autre angle le problème des corrélations sociologiques entre les compartiments structuraux.

* *
*

Quatrième Partie

TYPOLOGIE DES PHYTOCOENOSES FORESTIÈRES

Chapitre Treizième

RECHERCHE DES DISCONTINUITÉS ENTRE PHYTOCOENOSES

RÉSUMÉ

Le problème des limites, contacts et transitions entre phytocoenoses forestières est abordé à partir de l'analyse d'un transect synusial linéaire orienté, le long duquel sont repérés les seuils d'apparition et de disparition des individus d'associations. Plusieurs types de discontinuités peuvent ainsi être mis en évidence, dont la signification structurale, écologique et dynamique est brièvement évoquée.

Avant d'entreprendre l'analyse comparative des phytocoenoses forestières à partir d'un échantillonnage ponctuel stratifié, il est nécessaire d'appréhender l'*individualité concrète* de celles-ci, ce qui suppose la recherche de discontinuités dans la composition synusiale de la végétation forestière selon des méthodes appropriées.

13.1. OBJECTIFS ET MÉTHODOLOGIE

La théorie phytosociologique intégrée suppose l'existence de *discontinuités* fondamentales au niveau de la couverture végétale, d'abord à l'échelle des synusies, puis à celle des phytocoenoses.

De la même manière que la limite entre deux synusies adjacentes est repérée par un changement plus ou moins brutal de la composition floristique, la frontière entre deux phytocoenoses contiguës doit théoriquement correspondre à une modification sensible de la composition synusiale. La recherche de telles discontinuités passera donc par une analyse de la distribution des syntaxons élémentaires le long d'un axe de différenciation phytocoenotique.

Outre le problème pratique de la "coupure optimale" entre deux phytocoenoses, il sera intéressant d'aborder à cette occasion les phénomènes de transition (écotones, écoclines) et de télescopage spatiaux entre phytocoenoses.

D'autre part, on pourra ainsi repérer les portions des phytocoenoses à composition synusiale homogène (situées entre deux zones de transition) qui seront particulièrement propices à l'établissement des relevés synusiaux.

A ce jour, il apparaît que la meilleure méthode pour l'analyse objective des discontinuités de la végétation à toutes les échelles de perception est celle des *transects linéaires orientés* (GOUNOT 1969). Plus précisément, dans le cas du problème spécifique de la délimitation des phytocoenoses qui nous intéresse, il s'agira d'étudier la répartition des individus d'associations le long d'un axe orienté recoupant plusieurs phytocoenoses forestières distinctes.

Le principe de la méthode préconisée (GILLET 1985a & 1986a) repose sur la recherche de seuils d'apparitions et de disparitions simultanées de plusieurs syntaxons élémentaires, susceptibles d'être interprétés comme des limites entre phytocoenoses adjacentes.

Pratiquement, après avoir choisi l'emplacement d'un transect recoupant le maximum de diversité écologique, le travail consiste à délimiter des placettes contiguës d'environ 20 m de longueur (dans l'axe du transect) et 10 m de largeur (de manière à obtenir pour chacune d'elles une surface approximative de 200 m), à l'intérieur desquelles on procède à un inventaire des syntaxons élémentaires, normalement développés ou seulement fragmentaires.

Sur un schéma annexe, on repère le plus précisément que possible (à 5 m près environ) les seuils d'apparition et de disparition de chaque individu d'association (et non de chaque synusie !) le long de l'axe linéaire du transect.

Pour l'analyse quantitative des discontinuités, nous avons récemment proposé (GILLET 1985a) une technique très simple et rapide qui consiste à comptabiliser la somme des apparitions et des disparitions des syntaxons élémentaires au niveau de chaque segment de longueur déterminée (par exemple 10 m). Une représentation graphique (diagramme en bâtons, etc.) permet de visualiser des pics correspondant à autant de discontinuités.

Il est possible d'appliquer à ces transects différents traitements numériques (calcul des distances de Hamming, calcul de la "valeur relative à la limite" tiré de la théorie de l'information, etc., *cf.* GOUNOT 1969, GODRON 1971, GAUTHIER & GODRON 1976). Faute de temps et de moyens, nous nous contenterons d'appliquer la technique des distances de Hamming en regroupement monogame à une portion du transect analysé.

Nous avons réalisé plusieurs transects synusiaux de ce type dans différentes régions de notre dition. Certains ont déjà été présentés par ailleurs (GILLET 1985a & 1986a). Leur étude sera reprise ultérieurement de façon plus détaillée. Pour l'heure, nous nous limiterons à un seul exemple, qui nous suffira pour montrer la pertinence du modèle synusial intégré pour l'analyse des toposéquences phytocoenotiques.

13.2. ANALYSE D'UN TRANSECT SYNUSIAL

Le transect considéré, orienté ENE-WSW, a été effectué sur le plateau d'Amancey (communes de Chassagne-Saint-Denis et de Cléron); il débute sur le plateau (Bois de Curon) et recoupe la partie amont de la reculée de Valbois jusqu'à la corniche et la bordure du Bois de Lavoutre. Le profil géomorphologique correspondant est schématisé sur la figure 28.

Figure 28 : Profil géomorphologique du transect synusial de la reculée de Valbois. L'échelle des distances inférieure repère l'implantation des placettes d'échantillonnage synusial (en correspondance avec le diagramme de la figure 29).

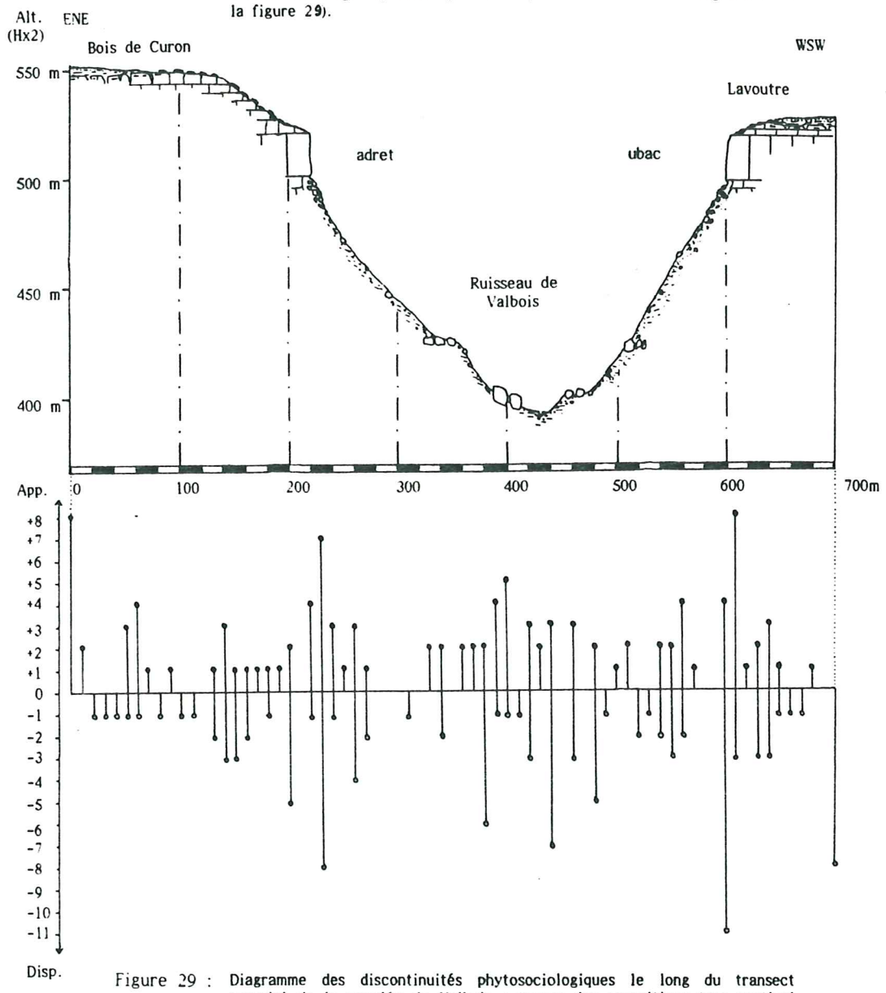


Figure 29 : Diagramme des discontinuités phytosociologiques le long du transect synusial de la reculée de Valbois : somme des apparitions (axe vertical positif) et des disparitions (axe vertical négatif) des synusies par segments de 10 m (axe horizontal).

Le tableau C représente les résultats de l'échantillonnage synusial linéaire. Les syntaxons élémentaires observés sont repérés par un trait plein continu quand ils sont normalement développés, ou par un tireté discontinu dans le cas où ils sont représentés par des fragments ou/et mal caractérisés.

Les types de synusies ont été classés ici d'abord en fonction de leurs caractéristiques structurales (synusies arbo-

rescentes, arbustives, herbacées et muscinales), et ensuite par ordre d'apparition le long du transect.

Ce tableau met clairement en évidence un fort degré de liaison entre certains types de synusies, qui apparaissent et disparaissent presque simultanément le long du transect, tandis que d'autres semblent plus ubiquistes. Le comportement des syntaxons élémentaires tel qu'on peut le mettre en évidence ici à l'échelle des phytocoenoses est tout à fait analogue à celui des espèces à l'échelle des individus d'associations, ce qui nous paraît constituer une bonne justification de l'approche synusiale intégrée.

En vis-à-vis du profil topographique, nous avons représenté le diagramme des discontinuités phytosociologiques (figure 29), qui comptabilise les apparitions et les disparitions des syntaxons par segments de 10 m du transect (demi-placettes).

Il fait apparaître nettement des pics, d'amplitude et de largeur variables (zones de contact entre deux ou plusieurs phytocoenoses), séparés par des sections beaucoup plus "stables" (zones statistiquement homogènes, où les discontinuités ne sont pas significatives).

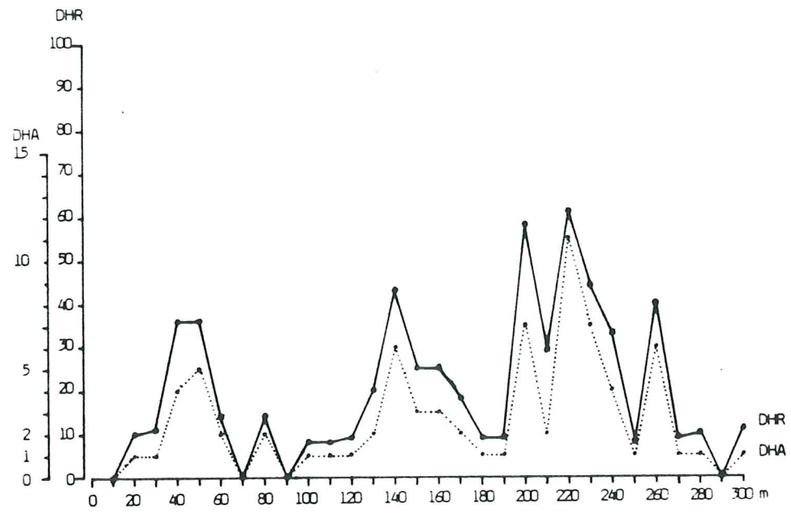


Figure 30 : Distances de Hamming absolues (DHA) et relatives (DHR) entre 30 placettes de 10 X 10m alignées sur une portion du transect synusial de la reculée de Valbois.

Des résultats similaires sont obtenus par le calcul des distances de Hamming absolues et relatives selon un regroupement "monogame" (GODRON 1971). Dans la figure 30, seuls les 300 premiers mètres de notre transect sont concernés par ce calcul (30 placettes de 10 m sur 10 m). La distance de Hamming absolue (DHA) se définit comme la valeur absolue des différences de composition synusiale entre deux segments contigus du transect, tandis que la distance de Hamming relative (DHR) est le rapport exprimé en pourcentage entre la DHA et le nombre total de syntaxons qui existent dans l'ensemble de ces deux segments (ce coefficient de dissemblance est le complément à l'unité du coefficient de similitude de Jaccard).

Les discontinuités les plus importantes, correspondant à l'apparition ou/et la disparition simultanées de 8 à 15 syntaxons élémentaires, coïncident avec des accidents géomorphologiques majeurs (bord de plateau en corniche, fond du vallon), que nous avons précédemment (GILLET 1985a) interprétés comme les limites possibles des individus de géosigmassociations. En réalité, cette interprétation doit être nuancée par le fait que le passage entre deux phytocoenoses à structure verticale très différente (forêt-pelouse) s'accompagne toujours de profonds contrastes dans la composition synusiale, même si ces deux phytocoenoses appartiennent à la même sigmassociation, donc *a fortiori* à la même géosigmassociation.

Les discontinuités d'amplitude moyenne (entre 5 et 7 apparitions-disparitions simultanées dans le cas étudié) correspondent incontestablement aux limites entre phytocoenoses forestières. Entre ces limites, les discontinuités sont très faibles et paraissent en partie aléatoires (1 ou 2 apparitions-disparitions simultanées).

Selon l'allure des pics de discontinuités (figures 29 et 30), différents types de transitions peuvent être distingués.

Tout d'abord, il existe des transitions très rapides et brutales, qui se traduisent par des pics d'amplitude élevée encadrés par des creux prononcés; c'est le cas par exemple du contact entre la chênaie pubescente et la pelouse de corniche

(vers 200 m), ou encore entre la tiliaie-érablière thermophile et la hêtraie-tiliaie thermocline (vers 260 m).

Dans d'autres cas, la transition est plus progressive; on observe alors une série de pics "étagés", le pic des apparitions précédant souvent le pic des disparitions (exemple du passage de la hêtraie thermophile de plateau à la chênaie pubescente de corniche, vers 140 m).

Enfin, dans le cas de phytocoenoses à développement linéaire très étroit (corniches,...), on assiste à un télescopage des phytocoenoses, dont les pics de discontinuités ne sont pas clairement isolés les uns des autres, malgré une évidente zonation apparente (voir passage de la pelouse à la falaise et à la tiliaie-érablière thermophile, vers 220 m). Ce télescopage n'est qu'un artefact lié au choix du dimensionnement des placettes d'échantillonnage.

Ainsi, en confrontant les données précédentes, nous avons pu circonscrire 14 phytocoenoses sur le transect considéré, que l'on peut regrouper, sur la base de leurs ressemblances de composition synusiale, en 10 coenotaxons différents (GILLET 1986a). Les résultats de cette interprétation apparaissent dans la partie inférieure du tableau C (pour la description des coenassociations forestières, voir chapitre 14).

13.3. CONCLUSIONS

Des résultats précédents, nous pouvons d'abord conclure que les phytocoenoses forestières s'individualisent clairement les unes des autres, en réalisant chacune une combinaison synusiale originale développée dans un espace déterminé.

Le contact entre deux phytocoenoses forestières de type différent se traduit par l'existence d'une zone écotonale plus ou moins large dans laquelle on observe une interpénétration des synusies respectives des deux phytocoenoses, la plupart

se trouvant représentées à ce niveau à l'état fragmentaire. Cet appauvrissement relatif des synusies aux abords des écotones peut être mis en relation avec la régression quantitative et qualitative des coenopopulations mise en évidence par certains auteurs (FALIŃSKA 1979).

En revanche, la lisière externe d'une phytocoenose forestière (en contact avec la pelouse de corniche dans notre exemple) se caractérise par un brusque accroissement de la richesse floristique et de la vitalité des coenopopulations de l'ourlet externe et du manteau, bien que l'individualité phytocoenotique de cette lisière n'apparaisse pas clairement avec la méthode utilisée. Des études structurales et dynamiques approfondies devraient permettre à l'avenir de considérer ces écoclines (au sens de VAN DER MAAREL & WESTHOFF 1964 et de VAN LEEUWEN 1966) de lisière comme des phytocoenoses de type particulier.

Quoi qu'il en soit, l'approche phytosociologique intégrée permet d'envisager de nouvelles bases méthodologiques pour l'étude des transitions entre écosystèmes.

Moyennant quelques aménagements (réduction de la longueur et augmentation du nombre des placettes élémentaires, prise en compte des aspects phénologiques et dynamiques,...), la méthode des transects synusiaux pourrait s'avérer du plus grand intérêt pour l'analyse de la structure horizontale de la végétation : étude de la dispersion des synusies dans une phytocoenose, structure des écotones et des écoclines ...

L'utilisation de placettes plus grandes permettrait un travail à plus petite échelle, apte à fournir rapidement des informations précieuses sur les grandes coupures phytocoenotiques (intérêt dans la cartographie, etc.).

Enfin, comme on pouvait s'y attendre, on constate que les discontinuités entre phytocoenoses forestières coïncident assez bien avec les limites empiriques des "individus d'associations forestières" (GILLET & MICHALET 1984, GILLET 1986a).

* *
*

Chapitre Quatorzième

DESCRIPTION DES COENASSOCIATIONS FORESTIÈRES

RÉSUMÉ

Les phytocoenoses forestières non hygrophiles du Jura nord-occidental sont classées en 30 coenotaxons élémentaires, définis par leur composition synusiale, leur écologie et leur chorologie. On peut les regrouper en trois grandes catégories selon les caractères stationnels prépondérants : les forêts calcicoles psychrohygrophiles (9 coenassociations) sont bien représentées sur les versants d'ubac et dans les vallées sèches; les forêts calcicoles thermoxéroclines (11 coenassociations) sont surtout liées aux versants d'adret et aux affleurements calcaires des plateaux; enfin, les forêts mésoneutrophiles à acidophiles (7 coenassociations) dominent sur les plateaux recouverts de formations superficielles décalcifiées.

Nous présenterons dans ce chapitre les 30 coenotaxons élémentaires (27 coenassociations) que nous avons pu définir à partir de la comparaison d'environ 350 coenorelevés effectués dans les phytocoenoses forestières de notre dition. Beaucoup de ces relevés ont du être écartés, en raison de leur caractère soit fragmentaire, soit "aberrant". Nous n'avons tenu compte que de ceux qui apparaissaient représenter une combinaison répétitive et bien caractérisée de syntaxons élémentaires. Ainsi, nous décrirons dans ce travail préliminaire les principaux types de phytocoenoses forestières observables dans notre dition, dans les limites de notre échantillonnage et sans pré-

tendre à l'exhaustivité.

Le faible nombre de coenotaxons élémentaires définis ne doit donc pas faire illusion. Il est plus que probable qu'un complément d'échantillonnage ferait apparaître de nouvelles coenassociations, et surtout de nombreuses subdivisions que nous n'avons pas pu mettre clairement en évidence ici. Par prudence, nous n'évoquerons que les sous-coenassociations les plus nettement individualisées.

D'autre part, il faut rappeler que nous avons volontairement exclu de notre dition les forêts hygrophiles (riveraines et marécageuses), ainsi que les forêts par trop artificialisées (plantations de résineux ou de feuillus exotiques, forêts pâturées et piétinées, etc.), en concentrant prioritairement notre attention sur des phytocoenoses forestières peu perturbées et supposées les plus proches que possible de leur composition synusiale naturelle (même si la physionomie et les cycles sylvigénétiques restent très influencés par l'homme).

Chaque coenassociation sera décrite par un tableau (hors-texte) et un commentaire de ses caractères essentiels (*cf.* § 8.3.6.). En préambule à cette description, nous commencerons par un aperçu général du coenosystème provisoire des coenassociations forestières régionales, qui sera discuté ultérieurement (chapitre 15).

14.1. COENOSYSTÈME GÉNÉRAL

HEDERO - FAGOCOENETEA coenocl. nov. prov.

TAXIPHYLLO - ACERICOENETALIA PSEUDOPLATANI coenord. nov. prov.

CORYDALIDO - FRAXINOCOENION EXCELSIORIS coenall. nov. prov.
- ** Corydalido solidae - Quercocoenetum roboris coenass. nov.*
- ** Corydalido cavae - Acericoenetum pseudoplatani coenass. nov.*

PHYLLITIDO - TILIOCOENION PLATYPHYLLI coenall. nov. prov.
- ** Lunario - Acericoenetum pseudoplatani coenass. nov.*
- ** Phyllitido - Tiliocoenetum platyphylli coenass. nov.*
- ** Phyllitido - Carpinocoenetum betuli coenass. nov.*
- ** Leucojo - Tiliocoenetum platyphylli coenass. nov.*

ACTAEO - FAGOCOENION SYLVATICAE coenall. nov. prov.
- ** Phyllitido - Fagocoenetum sylvaticae coenass. nov.*
- ** Scillo bifoliae - Fagocoenetum sylvaticae coenass. nov.*
- ** Dentario heptaphylli - Fagocoenetum sylvaticae coenass. nov.*
  - *- typicum subcoenass. nov.*
  - *- moehringiocoenetosum subcoenass. nov.*

HOMOMALLIO - QUERCOCOENETALIA PETRAEAE coenord. nov. prov.

SESLERIO - ACERICOENION OPALI coenall. nov. prov.
- ** Convallario - Fagocoenetum sylvaticae coenass. nov.*
- ** Convallario - Tiliocoenetum platyphylli coenass. nov.*
  - *- porellocoenetosum laevigatae subcoenass. nov.*
  - *- frullaniocoenetosum tamarisci subcoenass. nov.*
- ** Carici albae - Fagocoenetum sylvaticae coenass. nov.*
  - *- typicum subcoenass. nov.*
  - *- luzulocoenetosum subcoenass. nov.*
- ** Thlaspio montani - Quercocoenetum pubescentis coenass. nov.*
- ** Rusco - Quercocoenetum pubescentis coenass. nov.*

PULMONARIO MONTANAE - CARPINOCOENION BETULI coenall. nov. prov.
- ** Lathyro nigri - Quercocoenetum petraeae coenass. nov.*
- ** Rusco - Carpinocoenetum betuli coenass. nov.*
- ** Melittio - Carpinocoenetum betuli coenass. nov.*
- ** Moehringio - Carpinocoenetum betuli coenass. nov.*
- ** Scillo bifoliae - Carpinocoenetum betuli coenass. nov.*
- ** Asaro - Fagocoenetum sylvaticae coenass. nov.*

ATRICHO - FAGOCOENETALIA SYLVATICAE coenord. nov. prov.

LUZULO PILOSAE - CARPINOCOENION BETULI coenall. nov. prov.
- ** Carici brizoidis - Carpinocoenetum betuli coenass. nov.*
- ** Carici umbrosae - Fagocoenetum sylvaticae coenass. nov.*

PTERIDIO - FAGOCOENION SYLVATICAE coenall. nov. prov.
- ** Carici brizoidis - Fagocoenetum sylvaticae coenass. nov.*
- ** Luzulo luzuloidis - Quercocoenetum petraeae coenass. nov.*

PRIMULO ELATIORIS - QUERCOCOENION ROBORIS coenall. nov. prov.
- ** Primulo elatioris - Fagocoenetum sylvaticae coenass. nov.*
- ** Ficario - Fraxinocoenetum excelsioris coenass. nov.*
- ** Primulo elatioris - Quercocoenetum roboris coenass. nov.*

14.2. COENASSOCIATIONS DE FORÊTS CALCICOLES PSYCHROHYGROCLINES

Nous regroupons dans cette catégorie des types de phytocoenoses forestières liées à des stations à mésoclimat frais, à ensoleillement réduit et à hygrométrie importante. Du point

de vue topographique, il s'agit de versants d'ubac, de flancs de dolines ou de fonds de vallons. Les sols, colluviaux de granulométrie variable (colluvions fines argilo-sableuses, éboulis fins à grossiers...), sont profonds, aérés, calcaires et eutrophes.

Les phytocoenoses forestières qui se développent dans ces types de stations présentent elles-mêmes des caractères communs qui justifient leur rapprochement (cf. chapitre 15). Ce sont essentiellement des érablières-frênaies, des érablières-tiliaies ou des hêtraies, qui partagent un certain nombre de syntaxons élémentaires communs, surtout muscinaux et arbustifs.

La périodicité des synusies herbacées est parfois spectaculaire, particulièrement dans le cas où se développe une synusie vernale (fonds de vallons et parfois flancs de dolines).

La dynamique interne de ces forêts est encore mal connue : les ourlets et manteaux internes y sont généralement mal différenciés, et présentent un caractère nitrophile plus ou moins marqué.

14.2.1. *Corydalido solidae - Quercocoenetum roboris coenass. nov.* (Tab. LXXII)

Composition synusiale - Physionomie

Syntaxons différentiels de coenassociation : *Querco roboris-Carpinetum fraxinetosum, Leucojo verni-Scilletum bifoliae corydalidetosum solidae.*

Cette chênaie pédonculée-frênaie-charmaie est très facilement reconnaissable au printemps, pendant la période de développement du *Leucojo-Scilletum*, association typiquement vernale représentée soit par la sous-association *corydalidetosum solidae* (partie occidentale de notre dition), soit par la sous-association *corydalidetosum cavae* (Pays de Montbéliard). Ces groupements sont remplacés en été par une forme appauvrie du *Scillo-Ornithogaletum primuletosum.*

Le sous-bois étant normalement dépourvu de blocs rocheux affleurants, les associations muscinales épilithiques ne sont représentées que par quelques fragments de *Taxiphyllo-Rhynchostegietum.* Le *Cirriphyllo piliferi-Eurhynchietum thamnietosum* peut former typiquement des peuplements très recouvrants.

Ce type de phytocoenose semble assez bien correspondre à l'"association forestière" *Aconito vulpariae-Quercetum pedunculatae* Bugnon et Rameau 74 (BUGNON & RAMEAU 1974, GILLET 1978, RAMEAU & TIMBAL 1979).

Répartition - Ecologie

Dans notre dition, le *Corydalido solidae-Quercocoenetum roboris* présente une distribution typiquement collinéenne (du Plateau Bisontin au Pays de Montbéliard), bien qu'il puisse ponctuellement s'observer à l'étage montagnard inférieur (rel. 1). Si l'équivalence avec l'*Aconito-Quercetum* est confirmée, l'aire de cette coenassociation peut être étendue à la Bourgogne et à la Lorraine (*cf.* RAMEAU & TIMBAL *op. cit.*). Elle a tendance à régresser dans notre région, en raison des déboisements (dus le plus souvent à la construction de routes et chemins d'accès) et surtout aux enrésinements intempestifs (monocultures d'épicéa).

Les stations où prospère le *Corydalido-Quercocoenetum roboris* sont bien caractérisées du point de vue écologique. Elles se localisent au niveau de fonds de combes (pour la plupart des vallées sèches qui entaillent les plateaux calcaires), généralement exposées au nord.

Le substrat pédologique est toujours constitué d'un colluvium riche en éléments fins (de texture limono-argileuse à limono-sableuse, sans éléments grossiers), profond, bien aéré, bien alimenté en eau, et très riche en substances nutritives minérales et azotées. La grande fertilité du sol est responsable d'une forte productivité primaire, qui se manifeste entre autres par l'alternance de synusies herbacées nettement différenciées, à l'intérieur desquelles s'échelonnent pendant plus de 9 mois sur 12 les cycles végétatifs et reproductifs d'une grande variété d'espèces végétales.

Les particularités du mésoclimat des fonds de vallées sèches sont bien connues, depuis les travaux d'HAGENE (1931), BUGNON *et al.* (1974) et RAMEAU & TIMBAL (1979). Par rapport au mésoclimat du plateau, celui du fond de combe est plus contrasté (fortes amplitudes thermiques hebdomadaires), la température moyenne est nettement plus basse (les températures minimales sont constamment inférieures de 2 à 3°C en moyenne), et l'hygrométrie plus élevée. Au printemps, les gelées tardives sont très fréquentes et l'évaporation est plus forte que sur le plateau; en été, les températures maximales atteignent des valeurs plus élevées que sur le plateau, tandis que l'évaporation y est plus faible. Ces particularités du mésoclimat, qui lui confèrent une certaine tonalité continentale et montagnarde, permettent sans doute d'expliquer la fréquence d'espèces à affinités submontagnardes.

Du point de vue sylvicole, le chêne pédonculé et le frêne constituent les essences les mieux adaptées à ces stations forestières très productives, où le hêtre (et l'érable sycomore ?) est naturellement éliminé par les gelées printanières.

Localisation des relevés (annexe du tableau LXXII)

Rel.1 : Mouillevillers, sous le Fondereau; fond de combe, vallée sèche, expo. SSW, pente 5°. *Rel.2 :* Solemont, Val de Neuvier; fond de combe, vallée sèche, expo. N, pente 5°. *Rel.3 :* Valentigney, Bois de Belchamp; fond de combe, vallée sèche, expo. N, plat. *Rel.4 :* Montferrand-le-Château, Bois de Montferrand; bas de versant près ruisseau, expo. SSE, pente 5°. *Rel.5 :* Vaux-les-Prés, Combe de Rix; fond de combe, vallée sèche, expo. N, plat.

14.2.2. *Corydalido cavae - Aceri-coenetum pseudoplatani coenass. nov.* (Tab. LXXIII)

Composition synusiale - Physionomie

Syntaxons différentiels de coenassociation : *Aceri pseudoplatani-Fraxinetum, (Pylaisietum polyanthae).*

Ce type de phytocoenose se distingue d'emblée du précédent par la composition de la synusie arborescente, qui relève de l'*Aceri pseudoplatani-Fraxinetum* (érablière-frênaie sans tilleul, ni chêne, ni charme). La strate arbustive est pauvre et présente un caractère nitrophile (*Sambuco nigrae-Coryletum typicum,* ou *daphnetosum laureolae* dans les stations "abyssales" de la basse vallée du Doubs).

Plusieurs types de synusies herbacées se succèdent durant la période de végétation. Le plus caractéristique est le *Leucojo-Scilletum corydalidetosum cavae,* qui recouvre totalement la surface du sol avant la feuillaison de la strate arborescente. Ce groupement luxuriant disparaît aussi vite qu'il est apparu, et cède la place dès la fin du printemps à une végétation herbacée plus ouverte, que l'on peut assimiler à une forme appauvrie du *Phyllitido-Mercurialietum actaeetosum.*

Une relative instabilité du substratum permet à quelques syntaxons muscinaux épilithiques (*Taxiphyllo-Rhynchostegietum* et *Cirriphylletum vaucheri typicum*) de s'installer sur les cailloux calcaires, tandis que le *Cirriphyllo piliferi-Eurhynchietum thamnietosum* ne se maintient que sous une forme fragmentaire.

Le *Corydalido cavae-Acericoenetum pseudoplatani* évoque fortement le *Corydalido-Aceretum* Wilmanns 56 ("association forestière" décrite par WILMANNS 1956, MOOR 1973, J.L. RICHARD 1975).

Répartition - Ecologie

Le centre de répartition de l'érablière-frênaie à corydale est situé à l'étage montagnard inférieur. Cette coenassociation d'affinité continentale est relativement fréquente dans le Jura suisse septentrional. Elle se raréfie fortement vers l'ouest. Dans notre dition, elle s'observe régulièrement dans la partie montagnarde du Pays de Montbéliard (vers 500 m d'altitude) et de là elle "redescend" vers l'ouest le long de la vallée du Doubs jusqu'à l'aval de Besançon; ces stations "abyssales" sont toutefois rares et ponctuelles.

Les sites de prédilection du *Corydalido cavae-Acericoenetum pseudoplatani* sont les bas de versants d'ubac, les pentes abruptes (jusqu'à 50°) au fond des reculées. Le mésoclimat de ces stations est relativement froid et humide.

Le sol colluvial est très fertile, profond, frais et bien aéré, riche en éléments fins et en petits cailloux calcaires.

L'érable sycomore et le frêne sont les essences les mieux adaptées à ces stations productives, quoi que très localisées.

Localisation des relevés (annexe du tableau LXXIII)

Rel.1 : Roches-lès-Blamont, Fontaine de Roches; mi-versant expo. E, pente 20°, dans fond de reculée, prox. cascade, sur colluvium fin. *Rel.2 :* Villars-sous-Dampjoux, Sous aux Porcs; bas de versant sur colluvions fines, expo. SE, pente 40°, dans ravin encaissé expo. NE. *Rel.3 :* Beure, sous la Maltournée; bas de versant prox. Doubs, expo. NNW, pente 10°, colluvions argilo-caillouteuses. *Rel.4 :* Montfaucon, Côte d'Arbais; couloir de colluvionnement à mi-versant prox. ruisseau, expo. NNW, pente 30°, sol argilo-caillouteux. *Rel.5 :* Aveney, Bois Chamblon; bas de versant, expo. NW, pente 10°, prox. Doubs.

14.2.3. *Lunario - Acericoenetum pseudoplatani* coenass. nov.

(Tab. LXXIV)

Composition synusiale - Physionomie

Syntaxon caractéristique de coenassociation : *Phyllitido-Mercurialietum lunarietosum.*
Syntaxons différentiels de coenassociation : *Asplenio-Cystopteridetum oxalidetosum, Seligerietum pusillae,* Groupement à *Cardamine amara* et *Impatiens noli-tangere.*

Il s'agit de phytocoenoses dont la synusie arborescente relève de l'*Aceri pseudoplatani-Tilietum platyphylli typicum* (érablières-tiliaies). La strate arbustive est paucispécifique (*Sambuco nigrae-Coryletum typicum*).

Parmi les synusies herbacées, le *Phyllitido-Mercurialietum lunarietosum* forme en été une strate vigoureuse et recouvrante. Contrairement aux coenotaxons précédents, aucune synusie herbacée vernale ne peut être distinguée. Par contre, un syntaxon herbacé saxicole typiquement montagnard (*Asplenio-Cystopteridetum oxalidetosum*) s'observe régulièrement sur les parois verticales à la base des falaises et sur les blocs calcaires éboulés. La présence localisée de suintements et ruisselets se repère par l'apparition d'un groupement à *Cardamine amara* et *Impatiens noli-tangere,* que l'on peut rapprocher de l'"association à *Cardamine amara*" d'IMCHENETZKY (1926) ou de l'*Impatientetum noli-tangere* Tx. 75 (*cf.* PASSARGE 1979b); voici, à titre indicatif, un relevé de ce groupement original :
Localisation : Mouthier-Hautepierre, Gorges de Noailles; zone de suintement dans éboulis calcaire fin, en sous-bois d'une érablière-tiliaie (tab. LXXIV, rel.1), expo. NE, pente 40°; août 1985; altitude 470 m; recouvrement 90%; *Impatiens noli-tangere 5.5, Cardamine amara 2.2, Chrysosplenium oppositifolium 2.2, Geranium robertianum 2.2, Knautia dipsacifolia 1.2, Lamium galeobdolon 1.2, Angelica sylvestris 1.2.*

La végétation muscinale épilithique est très diversifiée. Les syntaxons les plus constants sont le *Thamnietum alopecuri neckeretosum* (sur les parois subverticales des blocs et falaises), et le *Cirriphylletum vaucheri typicum* (sur les surfaces horizontales ou faiblement inclinées des blocs calcaires). Les éboulis fins à moyens, plus ou moins recouverts d'une fine couche d'humus noir, sont colonisés par la sous-association *thamnietosum* du *Cirriphyllo piliferi-Eurhynchietum striati* (beaucoup plus rarement par la sous-association *loeskeobryetosum*).

La végétation muscinale épiphytique est généralement assez fragmentaire. On remarquera la présence çà et là de quelques syntaxons typiquement montagnards (*Frullanio tamarisci-Neckeretum crispae antitrichietosum, Orthotricho straminei-Pterigynandretum filiformis*).

Les phytocoenoses que nous rattachons au *Lunario-Acericoenetum pseudoplatani* sont décrites classiquement comme des "individus d'association forestière" et rapportées au *Phyllitido-Aceretum* Moor 52.

Répartition - Ecologie

Les érablières-tiliaies psychrophiles du *Lunario-Acericoenetum pseudoplatani* sont répandues dans l'ensemble de l'étage montagnard du Jura septentrional et central. Elles sont normalement exclues du domaine collinéen proprement dit.

Elles se développent électivement sur des éboulis fins à moyens plus ou moins humides, dans des stations ombragées et fraîches, à hygrométrie constamment élevée (versants d'ubac et cirques rocheux des reculées). Des ruissellements localisés (affleurements sous-jacents de marnocalcaires) ne sont pas rares dans ces stations. L'éboulis est alimenté par une falaise dont la base est intégrée à la phytocoenose forestière. Différents types de sols peuvent être décrits au niveau de ces stations d'éboulis calcaires (humocalcaire, lithocalcique...). Ils sont pour la plupart assez profonds et fertiles, mais le renouvellement régulier de l'éboulis opère une sélection draconienne sur la flore.

Acer pseudoplatanus et *Tilia platyphyllos* s'avèrent particulièrement bien adaptés à ces conditions stationnelles.

Localisation des relevés (annexe du tableau LXXIV)

Rel.1 : Mouthier-Hautepierre, Gorges de Noailles; éboulis fin centimétrique (2-15 cm) de calcaire et de marnocalcaire, plus ou moins humide, à mi-versant, expo. NE, pente 40°. *Rel.2 :* Nans-sous-Sainte-Anne, Creux Billard; flanc du cirque, éboulis moyen (5-30 cm) et base falaise, expo. E, pente 30°. *Rel.3 :* Nods, le Dérochoir; éboulis décimétrique (10-40 cm) et base falaise, expo. N, pente 35°. *Rel.4 :* Sancey-le-Long, reculée de la Baume; éboulis fin à moyen base falaise au fond de la reculée, expo. NNE, pente 40°. *Rel.5 :* Saint-Hippolyte, Bief de Fovet; éboulis décimétrique (10-30 cm) en bas de versant de reculée encaissée, expo. NNE, pente 40°. *Rel.6 :* Montgesoye, reculée de Vau; éboulis fin à moyen (5-20 cm) au fond du cirque, prox. cascade, expo. SW, pente 30°.

14.2.4. *Phyllitido - Tilio-coenetum platyphylli coenass. nov.* (Tab. LXXV)

Composition synusiale - Physionomie

Syntaxon caractéristique de coenassociation : *Phyllitido-Mercurialietum typicum.*

Assez proche de la précédente, cette coenassociation de tiliaie-érablière s'en distingue entre autres par la composition synusiale de la strate herbacée. Celle-ci est dominée par le *Phyllitido-Mercurialietum typicum,* physionomiquement moins exubérant et floristiquement plus pauvre que la sous-association *lunarietosum* qui caractérise le type précédent. L'*Asplenio-Cystopteridetum* est représenté, sur les parois rocheuses des falaises et des gros blocs, par la sous-association *polypodietosum,* plus collinéenne. Dans les stations les plus mésophiles, la surface horizontale de ces blocs peut parfois héberger le *Moehringio-Geranietum robertiani.*

Les éboulis les moins grossiers sont envahis par une synusie muscinale humicole luxuriante, le *Cirriphyllo piliferi-Eurhynchietum striati loeskeobryetosum.* Les synusies muscinales épilithiques sont, comme dans le cas précédent, très diversifiées. Parmi les syntaxons épiphytiques, on remarquera surtout le *Metzgerio-Zygodontetum borealis neckeretosum,* qui se développe à la partie moyenne des troncs des grands arbres.

Ces érablières-tiliaies peuvent être décrites selon la méthodologie classique des "associations forestières" et rattachées dans ce cas au *Phyllitido-Aceretum* Moor 52.

Répartition - Ecologie

Ce type de phytocoenose forestière est plus largement répandu que le précédent, principalement à l'étage collinéen, dans des stations à mésoclimat relativement plus chaud et moins humide.

Il est particulièrement bien développé sur les éboulis moyens à grossiers garnissant la base des falaises qui dominent

les versants en exposition N à E (plus rarement W) des vallées "ouvertes".

Les types de sols sont analogues à ceux du *Lunario-Aceri-coenetum*. Les éboulis semblent toutefois sensiblement plus secs.

Les conditions stationnelles du *Phyllitido-Tiliocoenetum* sont très propices au développement du tilleul à grandes feuilles, qui domine aisément ici l'érable sycomore.

Localisation des relevés (annexe du tableau LXXV)

Rel.1 : Longeville, Bois des Bouges; éboulis grossier (0,2-1,5 m) à mi-versant, expo. N, pente 30°. *Rel.2 :* Servin, le Rûcher; éboulis grossier (0,3-1 m) sous crête rocheuse, expo. N, pente 30°. *Rel.3 :* Villars-sous-Dampjoux, Sous aux Porcs; éboulis moyen (10-50 cm) dans ravin, expo. E, pente 20°. *Rel.4 :* Laissey, Cascade du Rougnon; éboulis moyen instable (10-30 cm) en haut de versant sous falaise, expo. N, pente 40°. *Rel.5 :* Thoraise, sous Notre-Dame du Mont; éboulis grossier instable (20-60 cm) sous la crête, expo. N, pente 35°. *Rel.6 :* Montfaucon, Côte d'Arbais; éboulis fin à moyen (5-30 cm) sous falaise, expo. N, pente 35°. *Rel.7 :* Mouthier-Hautepierre, Gorges de Noailles; éboulis moyen à grossier à mi-versant, expo. E, pente 30-40°.

14.2.5. *Phyllitido - Carpinocoenetum betuli* coenass. nov.

(Tab. LXXVI)

Composition synusiale - Physionomie

Syntaxons différentiels de coenassociation : *Phyllitido-Mercurialietum actaeetosum, Moehringio-Geranietum robertiani, Scillo-Ornithogaletum pyrenaici primuletosum.*

Souvent fragmentaire, cette coenassociation n'en est pas moins bien caractérisée. La strate arborescente relève de la sous-association *carpinetosum* de l'*Aceri pseudoplatani-Tilietum platyphylli*. Les synusies arbustives et muscinales sont très semblables à celles des tiliaies-érablières du *Phyllitido-Tiliocoenetum*.

L'originalité de la coenassociation tient à la combinaison originale de différentes communautés herbacées. La plus recouvrante correspond au *Phyllitido-Mercurialietum actaeetosum* (éboulis fins à moyens); elle est accompagnée généralement par le *Scillo-Ornithogaletum pyrenaici primuletosum* (colluvions argilo-limoneuses de bas de pente), par le *Moehringio-Geranietum robertiani* (surface horizontale ou peu inclinée des blocs rocheux) et par l'*Asplenio-Cystopteridetum polypodietosum* (sur les parois subverticales des microfalaises et des gros blocs).

Ce type de phytocoenose à structure complexe (hétérogénéité de la strate herbacée) est généralement négligé dans les études phytosociologiques classiques.

Répartition - Ecologie

Les érablières-charmaies du *Phyllitido-Carpinocoenetum betuli* se rencontrent dans notre dition à la partie supérieure de l'étage collinéen (Plateau de Montrond, Faisceau bisontin dans la région de Baume-les-Dames...).

Elles se développent typiquement sur les flancs rocheux des dolines des plateaux calcaires. Ces stations ponctuelles (forme "en croissant") se caractérisent par un assemblage complexe de biotopes représentant une toposéquence "téléscopée" : une microfalaise plus ou moins régulière de calcaire compact surmonte une courte pente d'éboulis cryoclastiques très hétérogènes (comprenant des gros blocs et des colluvions argilo-caillouteuses). La dissymétrie habituelle des dolines s'explique par une érosion différentielle d'origine climatique (l'accumulation de la neige sur le flanc exposé au NE accentue à ce niveau les processus de dissolution et de gélifraction). Le mésoclimat de ces stations est relativement plus froid et plus humide qu'à la surface du plateau.

Ce type de phytocoenose forestière peut aussi, quoi que plus rarement, se développer spatialement à la base de versants d'ubac garnis de colluvions riches en éléments fins et en gros blocs (rel. 5 et 6).

Les types de sols sont très variés (mosaïques de sol brun colluvial calcaire ou calcique, de sol humo-calcaire ou humo-calcique, de sol lithocalcique...).

Les stations de flancs de dolines, peu productives et trop ponctuelles, sont généralement négligées par les aménagements forestiers. Les stations plus spatiales de bas de versant, par contre, pourraient avantageusement être converties en hêtraies-tiliaies.

Localisation des relevés (annexe du tableau LXXVI)

Rel.1 : Epeugney, Bois des Cordées; flancs rocheux de deux dolines, expo. NE, pente 20-40°. *Rel.2 :* Epeugney, Bois des Cordées; flanc de doline, expo. NE, pente 40°. *Rel.3 :* Tarcenay, Bois l'Essart; flanc de doline, expo. ENE, pente 30°, micro-falaise, gros blocs et éboulis fins. *Rel.4 :* Tarcenay, Bois l'Essart; flanc de doline, expo. NE, pente 30°. *Rel.5 :* Laissey, Cascade du Rougnon; éboulis grossier en bas de versant, expo. N, pente 5-10°, gros blocs et colluvions fines. *Rel.6 :* Silley-Bléfond, vallée de l'Audeux; mi-versant sous falaise, expo. NNE, pente 20°, colluvions argilo-caillouteuses et gros blocs.

14.2.6. *Leucojo - Tiliocoenetum platyphylli coenass. nov.* (Tab. LXXVII)

Composition synusiale - Physionomie

Syntaxons différentiels de coenassociation : *Leucojo verni-Scilletum bifoliae corydalidetosum solidae, Rusco-Ornithogaletum pyrenaici phyllitidetosum, Sambuco nigrae-Coryletum daphnetosum laureolae.*

Comme la précédente, cette coenassociation rassemble des phytocoenoses dont la strate arborescente, souvent fragmentaire, est assimilable à l'*Aceri pseudoplatani-Tilietum platyphylli carpinetosum*. Elle se distingue des autres érablières-tiliaies de la dition par un caractère subatlantique qui se manifeste dans la composition des strates arbustive (*Sambuco nigrae-Coryletum daphnetosum*) et herbacée.

Celle-ci présente la particularité de comporter une phénophase vernale spectaculaire, qui s'individualise en une synusie autonome, le *Leucojo-Scilletum corydalidetosum solidae* (qui peut se développer également dans certaines chênaies pédonculées-frênaies de fond de vallon, *cf.* § 14.2.1.). Le *Rusco-Ornithogaletum phyllitidetosum* colonise les portions du sous-bois délaissées par le syntaxon précédent au printemps, et le remplace après sa disparition dès la feuillaison de la strate arborescente.

Les groupements herbacés saxicoles (*Asplenio-Cystopteridetum polypodietosum* et *Moehringio-Geranietum*) sont généralement plus discrets et fragmentaires que dans le *Phyllitido-Carpinocoenetum*. Les synusies muscinales épigéiques, épilithiques et épiphytiques sont semblables.

Ce type de phytocoenose original ne semble correspondre à aucune "association forestière" connue.

Répartition - Ecologie

Le *Leucojo-Tiliocoenetum platyphylli* peut être considéré comme un géovicariant du *Phyllitido-Carpinocoenetum betuli*. Il remplace en effet cette dernière coenassociation dans la partie nord-ouest de notre dition (Plateau bisontin, forêt de Chailluz...), à une altitude inférieure à 400 m (étage collinéen).

La partie rocheuse et ombragée des flancs de dolines constitue le biotope le plus typique de ces phytocoenoses. Les individus de coenassociation adoptent généralement la forme d'un croissant, d'orientation moyenne NW (NE à W). Les conditions stationnelles, mis à part le climat général plus doux, sont analogues à celles du type précédent.

Plus rarement, le *Leucojo-Tiliocoenetum* peut se développer à la base de certains versants recouverts de colluvions argilo-caillouteuses (rel.5).

Localisation des relevés (annexe du tableau LXXVII)

Rel.1 : Thise, le Coutelot; flancs de 2 dolines, expo. NE à WNW, pente 10-30°. *Rel.2 :* Thoraise, Sur le Mont; flanc de doline, expo. N à W, pente 10-50°. *Rel.3 :* Villars-Saint-Georges, Aux Planches; flanc escarpé de doline, expo. NE, pente 30-90°. *Rel.4 :* Besançon, Forêt de Chailluz; flancs de 2 dolines, expo. NE à NW, pente 10-30°. *Rel.5 :* Vaux-les-Prés, Le Côtard; bas de versant, expo. WNW, pente 30°.

14.2.7. *Phyllitido - Fagocoenetum sylvaticae coenass. nov.* (Tab. LXXVIII)

Composition synusiale - Physionomie

Syntaxons différentiels de coenassociation : *Phyllitido-Mercurialietum actaeetosum, Phyllitido-Mercurialietum polystichetosum setiferi.*

Cette coenassociation se situe à la charnière entre les érablières-tiliaies précédentes et les hêtraies. Le syntaxon arborescent le plus constant et le plus typique est le *Tilio platyphylli-Fagetum sylvaticae typicum,* mais le traitement sylvicole peut provoquer le remplacement de ce sylvofaciès hêtraie-tiliaie (probablement proche de la composition dendrologique climacique) par des sylvofaciès d'érablière-charmaie (*Aceri pseudoplatani-Tilietum carpinetosum*) ou d'érablière-tiliaie (*Aceri pseudoplatani-Tilietum typicum*). La strate arbustive est essentiellement constituée par le *Sambuco nigrae-Coryletum daphnetosum laureolae.*

Selon le type de synusie herbacée dominante, il est possible de distinguer deux races faiblement différenciées (sous-coenassociations ?) : une race occidentale collinéenne caractérisée par le *Phyllitido-Mercurialietum polystichetosum setiferi,* et une race orientale et "submontagnarde" caractérisée par le *Phyllitido-Mercurialietum actaeetosum.*

Les associations muscinales épigéiques sont faiblement représentées (effet inhibiteur de la litière de hêtre). Les petites pierres au ras du sol sont colonisées par le *Taxiphyllo-Rhynchostegietum muralis.* Les associations muscinales épiphytiques sont surtout représentées par le *Metzgerio-Zygodontetum neckeretosum* (exclusivement sur les troncs à écorce rugueuse).

Ce type de phytocoenose correspond *pro parte* à l'"association forestière" classique du *Tilio-Fagetum* Moor 52.

Répartition - Ecologie

Les hêtraies-tiliaies rattachées au *Phyllitido-Fagocoenetum sylvaticae,* malgré leur caractère "submontagnard", se localisent

de préférence à l'étage collinéen. Dans notre dition, elles sont particulièrement bien développées sur le versant nord du faisceau bisontin jouxtant la vallée du Doubs entre Clerval et Besançon. A l'étage montagnard inférieur, où cette coenassociation est progressivement remplacée par le *Dentario-Fagocoenetum typicum* (*cf.* § 14.2.9.), elle se localise sur les versants les plus raides des vallées encaissées.

Les stations de prédilection du *Phyllitido-Fagocoenetum sylvaticae* sont les pentes fortes (30-50°) et ombragées (exposition nord en général) d'éboulis fins et instables en surface.

Le sol, relativement profond, est toujours riche en graviers et en cailloux calcaires de petite taille (rendzine colluviale); la teneur en argile est plus variable.

Les conditions stationnelles sont favorables au hêtre, qui est très compétitif, mais dont la qualité technologique est moyenne.

Localisation des relevés (annexe du tableau LXXVIII)

Rel.1 : Montfaucon, Côte d'Arbais; éboulis terreux à mi-versant, expo. N, pente 40-50°. *Rel.2* : Thoraise, sous N.D. du Mont; haut de versant, expo. NNE, pente 30-50°, sur colluvions argilo-caillouteuses fines. *Rel.3* : Vaire-le-Grand, les Guérinots; mi-versant, expo. N, pente 30°, sur colluvions argilo-caillouteuses. *Rel.4* : Baume-les-Dames, Bois de la Côte Envers; mi-versant, expo. N, pente 30-40°, sur groises. *Rel.5* : Laissey, Cascade du Rougnon; mi-versant sous falaise, expo. NNW, pente 40°, éboulis terreux très fin, brun chocolat. *Rel.6* : Baume-les-Dames, la Grange Villotey; éboulis fin terreux sous falaise, expo. NE, pente 30°. *Rel.7* : Baume-les-Dames, Roche de Châtard; haut de versant, expo. NNW, pente 40-50°, sur groises.

14.2.8. *Scillo bifoliae - Fagocoenetum sylvaticae coenass. nov.* (Tab. LXXIX)

Composition synusiale - Physionomie

Syntaxons différentiels de coenassociation : *Scillo bifoliae-Ornithogaletum pyrenaici primuletosum elatioris, Querco petraeae-Carpinetum betuli fagetosum.*

Cette coenassociation est assez proche par sa composition synusiale de la précédente. Un type de synusie arborescente, le *Querco petraeae-Carpinetum fagetosum*, constitue un sylvofaciès fréquent qui l'en différencie aisément. La strate arbustive est plus riche en espèces.

La strate herbacée elle-même est beaucoup plus riche et recouvrante, surtout au printemps, où le *Scillo-Ornithogaletum primuletosum elatioris* est à son développement optimal.

Ces hêtraies-chênaies-charmaies sont classiquement décrites comme des syntaxons de l'"alliance forestière" du *Carpinion betuli* Issl. 31 *emend.* Oberd. 53 (*cf. Scillo-Carpinetum fagetosum* Rameau 74).

Répartition - Ecologie

Le *Scillo-Fagocoenetum* est disséminé dans tout l'étage collinéen, à la base des versants d'ubac recouverts de colluvions fines. Le sol est sensiblement plus riche en argile que dans les stations du *Phyllitido-Fagocoenetum*, les cailloux sont moins nombreux en surface et, la pente étant moins forte, les phénomènes d'ablation superficielle sont limités.

Les potentialités sylvicoles sont proches de celles du *Phyllitido-Fagocoenetum* (hêtre, tilleul à grandes feuilles, frêne, érables); en outre, le chêne sessile et le tilleul à feuilles cordées peuvent fournir des produits appréciables dans ces stations fertiles.

Localisation des relevés (annexe du tableau LXXIX)

Rel.1 : Baume-les-Dames, Bois de la Côte Envers; bas de versant, expo. NNE, pente 20°, sur colluvions argilo-limoneuses jaunes. *Rel.2* : Montfaucon, Côte d'Arbais; bas de versant, expo. NW, pente 10-20°, sur colluvions fines argilo-caillouteuses. *Rel.3* : Cléron, Châtel-Saint-Denis; mi-versant, expo. NW, pente 30°, sur colluvions argilo-caillouteuses.

14.2.9. *Dentario heptaphylli - Fagocoenetum sylvaticae* *coenass. nov.* (Tab. LXXX)

Composition synusiale - Physionomie

Syntaxon caractéristique de coenassociation : *Dentario-Mercurialietum.*
Syntaxons différentiels de coenassociation : *Tortello-Ctenidietum mollusci scapaniet.*, *Orthotricho straminei-Pterigynandretum filiformis*, *Sambucetum racemosae.*

Le *Dentario-Fagocoenetum sylvaticae* rassemble des phytocoenoses dont la strate arborescente est hyperdominée par le hêtre (*Tilio platyphylli-Fagetum typicum*), plus rarement par le sapin pectiné (groupement à *Abies alba* et *Fagus sylvatica*, représentant un sylvofaciès de hêtraie-sapinière). Les synusies arbustives sont fragmentaires; on notera la différenciation de manteaux internes relevant du *Sambucetum racemosae.*

L'association herbacée dominante du sous-bois de ces hêtraies, le *Dentario-Mercurialietum* (à caractère montagnard accusé), la différencie nettement des coenassociations voisines.

Les associations muscinales épigéiques sont souvent fragmentaires (accumulation de la litière de hêtre). Le *Tortello-Ctenidietum scapanietosum* est fréquent sur les rochers affleurant à la surface du sol. Parmi les synusies épiphytiques, on notera la fréquence de syntaxons nettement montagnards (*Orthotricho straminei-Pterigynandretum filiformis*, *Frullanio tamarisci-Neckeretum crispae antitrichietosum*). Les associations muscinales saprolignicoles (notamment le *Riccardio-Nowellietum curvifoliae*) trouvent dans ces phytocoenoses des conditions climatiques (hygrométrie élevée, etc.) favorables à leur développement.

La sous-association typique de cette *coenassociation* correspond, selon les conceptions classiques, à une partie du *Dentario heptaphyllidi-Fagetum* (Moor 52) Th. Müll. 66, "association forestière" composite et mal délimitée.

Répartition - Ecologie

Le *Dentario heptaphylli-Fagocoenetum* est un coenotaxon

typiquement montagnard, particulièrement développé dans notre dition sur les versants d'ubac de l'étage montagnard inférieur (surtout entre 500 et 800 m d'altitude). Dans les stations les plus pentues et à l'étage collinéen, il est remplacé par le *Phyllitido-Fagocoenetum sylvaticae* (*cf.* § 14.2.7.).

Le traitement sylvicole des stations où prospère ce type de phytocoenose ne fait généralement qu'exploiter le comportement très compétitif et productif du hêtre, qui tend à constituer des peuplements arborescents monospécifiques.

14.2.9.1. Sous-coenassociation *typicum* *subcoenass. nov.* (Tab. LXXX, rel.1-5)

Le *Dentario-Fagocoenetum typicum* représente la sous-coenassociation la plus répandue. Cette hêtraie psychrophile recouvre les pentes moyennes à fortes exposées au nord des versants des faisceaux, des grandes vallées ou des reculées, dans le domaine de l'étage montagnard inférieur. Le substrat est constitué de colluvions argilo-caillouteuses stabilisées.

14.2.9.2. Sous-coenassociation *moehringiocoenetosum* *subcoenass. nov.* (Tab. LXXX, rel.6-8)

Syntaxons différentiels : *Moehringio-Geranietum robertiani, Asplenio-Cystopteridetum oxalidetosum, Thamnietum alopecuri neckeretosum crispae, Ptilio-Hylocomietum.*

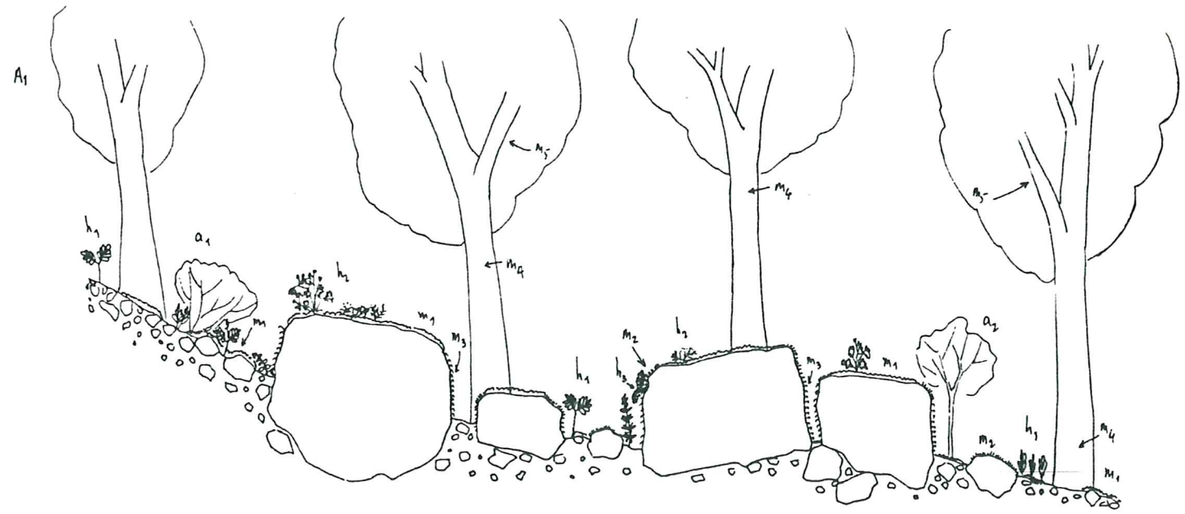
Le *Dentario-Fagocoenetum moehringiocoenetosum* se rencontre, assez rarement dans notre dition, à la partie inférieure des versants des reculées encombrée de gros blocs éboulés, ou encore sur les lapiaz "ouverts" des plateaux au-dessus de 700 m d'altitude. La présence de gros blocs rocheux permet à de nombreux groupements herbacés et muscinaux saxicoles de s'installer. On notera particulièrement l'accumulation d'un humus noir épais (sol lithocalcique) à la surface horizontale des rochers calcaires, et une légère tendance à l'acidification : le *Ptilio-Hylocomietum*, montagnard et acidophile, tend à se substituer dans ce microbiotope au *Cirriphyllo piliferi-Eurhynchietum*

loeskeobryetosum collinéen-submontagnard et neutrophile, qui conserve néanmoins nettement la suprématie à une altitude où cette succession dynamique est très lente.

Ces hêtraies psychrophiles sur lapiaz ou sur gros blocs sont très intéressantes car elles représentent l'homologue à l'étage montagnard inférieur (et moyen ?) des chênaies-charmaies sur lapiaz collinéennes (*cf.* § 14.3.9.) et des "pessières à doradille" subalpines (*cf. "Asplenio-Piceetum"* Kuoch 54).

On constate que la présence des gros blocs qui, contrairement aux éboulis grossiers sur lesquels se développent les érablières, sont stabilisés n'altère pas sensiblement la composition synusiale globale du *Dentario-Fagocoenetum*.

La figure 31 représente l'organisation structurale des synusies intraforestières dans les différents microbiotopes d'une station du *Dentario-Fagocoenetum moehringiocoenetosum* (exemple correspondant au rel. 6).



DENTARIO - FAGOCOENETUM SYLVATICAE MOEHRINGIOCOENETOSUM

A1 : *Tilio platyphylli-Fagetum typicum*

a1 : *Daphno mezerei-Ligustretum viburnetosum opuli*
a2 : *Sambuco nigrae-Coryletum typicum*

h1 : *Dentario-Mercurialietum*
h2 : *Moehringio-Geranietum robertiani*

m1 : *Cirriphyllo piliferi-Eurhynchietum loeskeobryetosum*
m2 : *Cirriphylletum vaucheri typicum*
m3 : *Thamnietum alopecuri neckeretosum crispae*
+ *Tortello-Ctenidietum mollusci scapanietosum*
+ *Porello laevigatae-Neckeretum crispae*
m4 : *Frullanio tamarisci-Neckeretum antitrichietosum*
m5 : *Ulotetum crispae typicum*
+ *Orthotricho straminei-Pterigynandretum filiformis*

Figure 31 : Distribution des synusies dans une hêtraie calcicole psychrophile à gros blocs.

Localisation des relevés (annexe du tableau LXXX)

Rel.1 : Soulce-Cernay, Côtard aux Choux; bas de versant, expo. NW, pente 30°. *Rel.2 :* Villers-Chief, la Faye; versant, expo. N, pente 30°. *Rel.3 :* Cour-Saint-Maurice, Sur Antier; haut de versant, expo. NW, pente 40°. *Rel.4 :* Rosureux, vallée du Dessoubre; mi-versant, expo. N, pente 30°. *Rel.5 :* Cléron, reculée de Valbois; mi-versant, expo. ENE, pente 30°. *Rel.6 :* Cléron, reculée de Valbois; bas de versant, sur colluvions fines et gros blocs éboulés stabilisés (1-3 m), expo. ENE, pente 10°. *Rel.7 :* Plénise, Forêt de la Joux; lapiaz ouvert, plat. *Rel.8 :* Mouthier-Hautepierre, Gorges de Noailles; bas de versant, expo. N, pente 10°, éboulis grossier métrique (1-4 m) stabilisé recouvrant un colluvium argilo-caillouteux.

14.3. COENASSOCIATIONS DE FORÊTS CALCICOLES THERMOXÉROCLINES

Par opposition aux précédentes, les phytocoenoses forestières que nous décrivons dans ce paragraphe sont inféodées aux stations calcicoles à mésoclimat relativement chaud, ensoleillé et sec. Les plus exigentes se localisent sur les corniches bien exposées et les versants d'adret. La plupart s'accomodent des conditions "mésophiles" des plateaux calcaires, des versants d'exposition et de pente variables, mais évitent les stations ombragées, fraîches et humides. Les types de sols, souvent superficiels, varient de la rendzine au sol brun "à pellicule calcaire".

Parmi les caractères biocoenotiques communs qui justifient le rapprochement de ces différentes catégories de phytocoenoses, on compte une bonne proportion de syntaxons arbustifs et surtout muscinaux épilithiques et épiphytiques (*cf.* chapitre 15). D'un point de vue physionomique, il s'agit de chênaies pubescentes, de tiliaies-érablières, de hêtraies ou de chênaies-charmaies.

Les cycles dynamiques internes font intervenir des groupements herbacés et arbustifs spécialisés (ourlets et manteaux internes, groupements éphémères de coupes forestières) généralement bien différenciés structuralement et floristiquement. La diversité floristique est globalement plus élevée que dans les autres types de phytocoenoses forestières rencontrés dans la dition.

14.3.1. *Convallario - Fagocoenetum sylvaticae* coenass. nov.
(Tab. LXXXI)

Composition synusiale - Physionomie

Syntaxons différentiels de coenassociation : *Tilio platyphylli-Fagetum sorbetosum ariae, Frullanio tamarisci-Neckeretum crispae antitrichietosum, Convallario-Mercurialietum gymnocarpietosum.*

Cette coenassociation fait en quelque sorte la transition entre les hêtraies-tiliaies psychrophiles précédentes et les tiliaies-érablières thermophiles (*cf.* § 14.3.2.). La strate arborescente, de belle venue, est largement dominée par *Fagus sylvatica,* qu'accompagnent *Tilia platyphyllos, Acer opalus, A. platanoides, Sorbus aria* et *Taxus baccata,* dont la vitalité est remarquable dans ce type de station (*Tilio platyphylli-Fagetum sorbetosum ariae*). La strate arbustive, clairsemée, se rattache au *Daphno mezerei-Ligustretum coronilletosum emeri* (variante montagnarde à *Viburnum opulus*).

La strate herbacée, paucispécifique et peu recouvrante, est proche de celle des tiliaies-érablières thermophiles (*Convallario-Mercurialietum typicum* et *gymnocarpietosum,* cette dernière sous-association présentant un caractère montagnard et légèrement psychrohygrocline).

Le *Thuidio recogniti-Loeskeobryetum brevirostris* se développe sur les plages caillouteuses du sol forestier non recouvertes par la litière de hêtre. Les associations épilithiques sont faiblement représentées.

Sur les troncs, on remarque la présence régulière du *Frullanio tamarisci-Neckeretum crispae antitrichietosum,* moins exubérant toutefois que dans les stations à hygrométrie plus élevée (ubacs et ripisylves).

On peut rapprocher ces hêtraies-tiliaies thermoclines de l'"association forestière" du *Taxo-Fagetum* Moor 52.

Répartition - Ecologie

Le *Convallario-Fagocoenetum sylvaticae* est rare dans notre

dition, où il se localise sur les pentes abruptes en exposition légèrement méridionale (il évite cependant l'exposition plein sud), notamment sur les versants "chauds" de certaines reculées à l'étage montagnard inférieur. Il semblerait que cette coenassociation soit beaucoup mieux représentée dans le Jura gessien, à macroclimat plus sec, que dans le Jura nord-occidental et central (voir GILLET, LHOTE & TRIVAUDEY 1984).

Les trois relevés que nous présentons proviennent de la Réserve du ravin de Valbois (Plateau d'Ornans), mais nous connaissons des stations ponctuelles de cette hêtraie à if jusque dans la région de Saint-Hippolyte.

Le sol colluvial, assez profond, est riche en argile et en cailloux calcaires.

Localisation des relevés (annexe du tableau LXXXI)

Rel.1 : Cléron, reculée de Valbois; haut de versant dans le fond de la reculée, expo. WSW, pente 50°. *Rel.2 :* Cléron, reculée de Valbois; mi-versant, expo. WSW, pente 40°. *Rel.3 :* Cléron, reculée de Valbois; mi-versant, vers le fond du cirque, expo. W, pente 20°.

14.3.2. *Convallario - Tiliocoenetum platyphylli coenass. nov.*
(Tab. LXXXII)

Composition synusiale - Physionomie

Syntaxons caractéristiques de coenassociation : *Aceri opali-Tilietum platyphylli typicum, Convallario-Mercurialietum polygonatetosum odorati, Tamo-Coryletum avellanae.*

Le *Convallario-Tiliocoenetum platyphylli* est une coenassociation très bien caractérisée par sa composition synusiale. La strate arborescente, de hauteur réduite et souvent clairiérée, est riche en espèces thermoxérophiles (*Aceri opali-Tilietum platyphylli*). Deux syntaxons en constituent généralement la strate arbustive : le *Tamo-Coryletum avellanae,* héliophile, manifeste un comportement dynamique très vigoureux (il peut se rencontrer en dehors de la forêt, formant alors un haut-

manteau externe), tandis que le *Daphno mezerei-Ligustretum coronilletosum emeri* (dans sa variante à *Viburnum opulus* le plus souvent), composé d'arbustes de petite taille, joue un rôle plus effacé en sous-strate sciaphile des groupements précédents.

Les deux sous-associations du *Convallario-Mercurialietum* se partagent l'essentiel du sous-bois herbacé, toujours pauci-spécifique; la plus constante et la plus caractéristique est la sous-association *polygonatetosum odorati,* thermoxérophile et héliocline. Des associations herbacées spécialisées plus ou moins héliophiles se développent sur les éboulis mobiles et les pitons rocheux. Le *Gymnocarpietum robertiani* se comporte ici comme un groupement d'ourlet interne à la périphérie des petites clairières naturelles garnies d'éboulis mobiles.

Les éboulis fins abrités, partiellement recouverts d'une fine couche d'humus, hébergent le *Thuidio recogniti-Loeskeobryetum brevirostris.* Les éboulis plus grossiers sont largement colonisés par le *Cirriphylletum vaucheri camptothecietosum,* remplacé sur les pitons rocheux les plus saillants par le *Frullanio tamarisci-Ctenidietum mollusci.* Le *Camptothecietum lutescentis* préfère quant à lui les éboulis fins mobiles relativement ensoleillés.

Les groupements muscinaux épiphytiques sont bien développés. La plupart mettent en évidence la richesse de l'écorce en éléments minéraux, en relation avec les caractéristiques édaphiques de la station.

L'"association forestière" qui correspond le mieux à ce type de phytocoenose est classiquement décrite sous le nom d'*Aceri-Tilietum* Faber 36, bien que ce vocable semble recouvrir des types de végétation sensiblement différents.

Répartition - Ecologie

Les tiliaies-érablières thermophiles du *Convallario-Tiliocoenetum platyphylli* sont réparties de façon plus ou moins ponctuelle à l'étage montagnard inférieur de notre dition.

Elles se localisent sur les éboulis calcaires fins à grossiers au pied des falaises en adret. Les caractères écologiques essen-

tiels de ces stations sont le mésoclimat ensoleillé avec des contrastes thermiques importants, la pente généralement forte et le sol très caillouteux et instable (rendzine), à faibles réserves hydriques.

La faible productivité de ces stations forestières et leur difficulté d'accès expliquent que le traitement sylvicole se limite le plus souvent à une exploitation très irrégulière du taillis.

14.3.2.1. Sous-coenassociation *porello-coenetosum laevigatae*

subcoenass. nov. (Tab. LXXXII, rel.1-3)

Syntaxons différentiels : *Convallario-Mercurialietum typicum, Porello laevigatae-Neckeretum crispae, Homomallietum incurvati, Neckero-Anomodontetum viticulosi typicum, Moehringio-Geranietum robertiani.*

Le *Convallario-Tiliocoenetum porellocoenetosum*, à tendance mésophile, s'installe électivement sur les éboulis grossiers ou hétéroclastiques substabilisés. La strate arborescente est vigoureuse et généralement relativement dense, ce qui explique l'absence de groupements strictement héliophiles au niveau du sous-bois. Par sa composition synusiale et son écologie, cette sous-coenassociation présente certaines analogies avec le *Moehringio-Carpinocoenetum betuli* des lapiaz (*cf.* § 14.3.9.), ainsi qu'avec certaines tiliaies-érablières psychroclines sur éboulis grossiers (*cf.* § 14.2.4.).

14.3.2.2. Sous-coenassociation *frullanio-coenetosum tamarisci*

subcoenass. nov. (Tab. LXXXII, rel.4-7)

Syntaxons différentiels : *Convallario-Mercurialietum polygonatetosum odorati, Frullanio tamarisci-Ctenidietum mollusci, Camptothecietum lutescentis, Frullanio tamarisci-Neckeretum crispae typicum.*

Ce coenotaxon élémentaire se distingue du précédent par la présence de nombreux syntaxons héliophiles qu'il partage avec le *Thlaspio-Quercocoenetum pubescentis* (*cf.* § 14.3.4.). Le substrat est essentiellement constitué d'éboulis calcaires fins, dont l'instabilité détermine une certaine ouverture de la couverture arborescente et la persistance de groupements spécialisés d'éboulis mobiles.

Localisation des relevés (annexe du tableau LXXXII)

Rel.1 : Scey-en-Varais, le Souillet; éboulis grossier (20-100 cm) sous falaise, expo. SE, pente 25°. *Rel.2 :* Baume-les-Dames, Fente de Babre; mi-versant, expo. S, pente 30°, sur éboulis fin à grossier. *Rel.3 :* Vellevans, le Fays de Vellevans; éboulis fin à grossier substabilisé sous falaise, expo. SSE, pente 35°. *Rel.4 :* Nans-Sous-Sainte-Anne, Bois de Falouse; éboulis moyen (5-30 cm) à mi-versant, expo. S, pente 35°. *Rel.5 :* Cléron, reculée de Valbois; éboulis fin mobile sous falaise, expo. SW, pente 40°. *Rel.6 :* Cléron, reculée de Valbois; éboulis fin à moyen en haut de versant, expo. WSW, pente 35°. *Rel.7 :* Baume-les-Dames, Fente de Babre; éboulis fin mobile sous falaise, expo. SW, pente 45°.

14.3.3. *Carici albae - Fagocoenetum sylvaticae* *coenass. nov.*

(Tab. LXXXIII)

Composition synusiale - Physionomie

Syntaxons caractéristiques de coenassociation : *Cephalanthero-Caricetum albae, Fraxino-Fagetum sylvaticae sorbetosum ariae, Laserpitio latifolii-Teucrietum scorodoniae.*

La composition dendrologique climacique du *Carici albae-Fagocoenetum*, typiquement dominée par le hêtre, correspond au *Fraxino-Fagetum sylvaticae sorbetosum ariae*. A cet aspect normal peuvent se substituer différents sylvofaciès, dont le plus fréquent est dominé par le *Querco petraeae-Carpinetum betuli sorbetosum ariae* (taillis de chênes et charmes); les sylvofaciès à chêne pubescent (*Sorbo-Quercetum pubescentis tilietosum* ou *typicum*) peuvent s'observer aux abords des corniches traités en taillis.

Le sous-bois arbustif, riche en espèces calcicoles, est souvent exubérant (*Daphno mezerei-Ligustretum coronilletosum emeri*, variante à *Viburnum opulus*). Les manteaux internes se rattachent au *Cotoneastro-Amelanchieretum*.

L'essentiel de la strate herbacée est occupé par un type de synusie caractéristique exclusif de cette coenassociation, le *Cephalanthero-Caricetum albae*. Des ourlets internes de composition originale (*Laserpirtio latifolii-Teucrietum scorodoniae*) se développent aisément au sein de ces hêtraies thermophiles (bords de layons forestiers, petites clairières...).

Les groupements muscinaux épigéiques et épilithiques sont assez variés, mais fragmentaires. Les plus constants sont le *Fissidento taxifolii-Eurhynchietum striati typicum* (syntaxon argilicole, xérocline, neutrophile et paucispécifique) et l'*Homomallietum incurvati* (colonisant les petits cailloux éparpillés à la surface du sol).

La base des troncs, quelle que soit l'espèce à laquelle appartient le phorophyte, héberge typiquement un groupement muscinal à caractère "calcicole", l'*Homalio trichomanoidis-Isothecietum myuri tortelletosum*, très constant.

Le *Carici albae-Fagocoenetum sylvaticae* présente des analogies évidentes avec l'"association forestière" classique connue sous le nom de *Carici albae-Fagetum* Moor 52.

Répartition - Ecologie

Ce type de phytocoenose est très caractéristique de l'étage montagnard inférieur du Jura. Dans notre dition, il est assez bien représenté, surtout aux abords des reculées de la haute vallée de la Loue (Plateau d'Ornans) et dans la région de Pierrefontaine-les-Varans, entre 500 et 700 m d'altitude.

Il se développe sur les rebords des plateaux calcaires ou les pentes faibles à moyennes en exposition sud, sur des sols calcaires superficiels (de type rendzine brunifiée), à faibles réserves hydriques.

Le hêtre peut être favorisé dans ces stations où la faible productivité est compensée par une qualité technologique appréciable.

14.3.3.1. Sous-coenassociation ***typicum*** *subcoenass. nov.* (Tab. LXXXIII, rel.1-6)

Syntaxon différentiel : *Frullanio tamarisci-Ctenidietum mollusci.*

Le *Carici albae-Fagocoenetum typicum* se développe électivement sur les pentes faibles à moyennes en haut de versant d'adret. Aucune falaise ne surplombe ces stations, dont le sol reste superficiel. Les bancs rocheux affleurants sont colonisés par un groupement muscinal thermoxérocline et légèrement héliophile, le *Frullanio tamarisci-Ctenidietum mollusci*, constant bien que le plus souvent fragmentaire.

14.3.3.2. Sous-coenassociation ***luzulocoenetosum*** *subcoenass. nov.* (Tab. LXXXIII, rel.7-10)



CARICI ALBAE - FAGOCOENETUM SYLVATICAE LUZULOCOENETOSUM

A1 : *Fraxino-Fagetum sorbetosum ariae*

a1 : *Daphno mezerei-Ligustretum coronilletosum*

h1 : *Cephalanthero-Caricetum albae*
h2 : *Carici montanae-Galietum odorati typicum*
h3 : *Laserpitio latifolii-Teucrietum scorodoniae*

m1 : *Fissidento-Eurhynchietum striati typicum*
m2 : *Thuidio recogniti-Loeskeobryetum*
m3 : *Homomallietum incurvati*
m4 : *Homalio-Isothecietum myuri tortelletosum*
m5 : *Metzgerio-Zygodontetum borealis neckeretosum*
m6 : *Ulotetum crispae typicum*

Figure 32 : Distribution des synusies dans une hêtraie calcicole thermoxérophile de plateau.

Syntaxon différentiel : *Carici montanae-Galietum odorati typicum.*

Ce coenotaxon est fréquent sur les rebords des plateaux calcaires, en arrière des corniches exposées au sud, ainsi que sur certaines crêtes. De très légères dépressions à la surface du plateau permettent localement l'accumulation d'argiles de décarbonatation, qui se manifeste dans la strate herbacée par l'apparition de synusies à caractère acidocline, relevant du *Carici montanae-Galietum typicum.*

La répartition des synusies dans ce type de phytocoenose est schématisée dans la **figure 32**(exemple du rel.8).

Localisation des relevés (annexe du tableau LXXXIII)

Rel.1 : Sancey-le-Long, reculée de la Baume; haut de versant, expo. SSW, pente 20°. *Rel.2 :* Pont-de-Roide, Crêt des Roches; haut de versant et crête, expo. N, pente 10°. *Rel.3 :* Cour-Saint-Maurice, Bois des Chêneaux; mi-versant, expo. S, pente 30°. *Rel.4 :* Cour-Saint-Maurice, Bois des Chêneaux; haut de versant, expo. S, pente 30°. *Rel.5 :* Rosières-sur-Barbêche, sous Chapelle de la Roche; haut de versant, expo. S-SW, pente 10-30°. *Rel.6 :* Villars-sous-Dampjoux, Côte de Varjoulot; haut de versant, expo. S, pente 10-20°. *Rel.7* : Flagey, Bois des Rappes; rebord de plateau, expo. SW. *Rel.8 :* Chassagne-Saint-Denis, Bois de Curon; rebord de plateau, expo. SW. *Rel.9 :* Flagey, Bois des Rappes; rebord de plateau, en arrière de la corniche de Noirvaux, expo. S. *Rel.10 :* Cour-Saint-Maurice, les Plains; plateau ou large crête.

14.3.4. *Thlaspio montani - Quercocoenetum pubescentis coenass. nov.* (Tab. LXXXIV)

Composition synusiale - Physionomie

Syntaxons caractéristiques de coenassociation : *Sorbo ariae-Quercetum pubescentis typicum, Thlaspio montani-Seslerietum variae.*

Syntaxons différentiels de coenassociation : *Frullanio tamarisci-Neckeretum crispae typicum* (opt.), *Frullanio tamarisci-Ctenidietum mollusci* (opt.), *Iberidetum intermediae.*

La végétation des chênaies pubescentes du *Thlaspio-Quercocoenetum pubescentis* s'avère généralement assez complexe, en raison de l'ouverture de la strate arborescente (héliophilie) et du développement linéaire de ces phytocoenoses, favorisant les contacts et intrications avec les phytocoenoses adjacentes (hêtraie thermoxérophile de plateau ou pelouse de corniche). Cependant, certains sites permettent le développement d'individus de coenassociation relativement purs, dont l'originalité est incontestable.

La strate arborescente, qui n'est jamais très élevée, souvent traitée en taillis, et toujours dominée par le chêne pubescent (plus ou moins introgressé avec *Q. petraea*), se rattache au *Sorbo ariae-Quercetum pubescentis typicum.* La strate arbustive, très exubérante, présente la particularité d'être esentiellement constituée d'un type de synusie héliophile (*Cotoneastro-Amelanchieretum*), dont le développement optimal s'observe au niveau des manteaux externes au contact des phytocoenoses de pelouse. Au voisinage du *Carici albae-Fagocoenetum sylvaticae,* le sous-bois arbustif s'enrichit en éléments sciaphiles du *Daphno mezerei-Ligustretum coronilletosum emeri.*

Une association herbacée originale se développe sous ce couvert phanérophytique clair, le *Thlaspio montani-Seslerietum variae.* Des fragments de groupements d'ourlets externes (*Geranio-Peucedanetum cervariae* Th. Müll. 61) complètent parfois la composition de la strate herbacée.

Le caractère héliophile et thermoxérophile de la végétation est également très apparent au niveau des synusies muscinales épigéiques (fragments d'*Hypno elatae-Rhytidietum rugosae* Vadam 83, élément introgressif des phytocoenoses de pelouses sèches), épilithiques (la surface du sol, de nature essentiellement rocheuse, est largement colonisée par le *Frullanio tamarisci-Ctenidietum mollusci*), et épiphytiques (le *Frullanio tamarisci-Neckeretum crispae typicum* constitue d'épais manchons à la base des troncs rabougris des arbres et des arbustes).

L'"association forestière" correspondant à ce type de chênaies pubescentes jurassiennes est connue sous le nom de *Coronillo emeri-Quercetum pubescentis* Först. 79.

Répartition - Ecologie

Le *Thlaspio montani-Quercocoenetum pubescentis* est une coenassociation d'affinité subméditerranéenne à répartition essentiellement montagnarde, tout au moins dans notre dition. Elle est particulièrement fréquente sur les corniches ensoleillées de la haute vallée de la Loue, du Lomont et de la vallée du Dessoubre.

Elle forme un liseré plus ou moins continu à la partie supérieure des corniches d'exposition variable; la largeur et le degré de différenciation de ces phytocoenoses dépendent de l'exposition : le développement optimal s'observe sur les falaises orientées plein sud. Dans les stations favorables, la chênaie pubescente s'étend fréquemment en contrebas de la falaise, où elle côtoie le *Convallario-Tiliocoenetum platyphylli frullaniocoenetosum* (*cf.* § 14.3.2.2.). Les éperons rocheux qui se dressent sur les versants d'adret constituent des stations ponctuelles de ce type de phytocoenose.

Le sol est très superficiel et squelettique (rendzine d'érosion).

Les stations de chênaies pubescentes sont très peu productives, les conditions édaphiques et mésoclimatiques étant fort peu favorables à la croissance des arbres, qui adoptent volontiers un port rabougri et tortueux.

La figure 33 schématise l'organisation structurale des synusies intraforestières dans un individu de coenassociation (rel.6) du *Thlaspio-Quercocoenetum pubescentis*.

Localisation des relevés (annexe du tableau LXXXIV)

Rel.1 : Cléron, reculée de Noirvaux; haut de versant directement sous la falaise, expo. SW, pente 30°. *Rel.2 :* Mouthier-Haute-pierre, près cascade du Syratu; éperon rocheux sur versant, expo. S, pente 10-30°. *Rel.3 :* Flagey, Bois des Rappes; corniche de la reculée de Noirvaux, expo. SSW, pente 5-20°. *Rel.4 :* Cléron, reculée de Valbois; base de la falaise, expo. SW, pente 20-40°. *Rel.5 :* Bonnevaux-le-Prieuré, Rocher du Tourbillon; crête, expo. S. *Rel.6 :* Chassagne-Saint-Denis, Bois de Curon; corniche de la reculée de Valbois, expo. S, pente 5-20°. *Rel.7 :* Villars-sous-Dampjoux, Côte de Varjoulot; éperon rocheux sur versant, expo. S, pente 10°. *Rel.8 :* Fleurey, la Roche Fendue; haut de versant et crête, expo. S, pente 5-20°.



THLASPIO - QUERCOCOENETUM PUBESCENTIS

A1 : *Sorbo ariae-Quercetum pubescentis typicum*

a1 : *Cotoneastro-Amelanchieretum*

h1 : *Thlaspio montani-Seslerietum variae*

m1 : *Frullanio tamarisci-Ctenidietum mollusci*
m2 : *Frullanio tamarisci-Neckeretum crispae typicum*
m3 : *Ulotetum crispae typicum*

Figure 33 : Distribution des synusies dans une chênaie pubescente.

14.3.5. *Rusco - Quercocoenetum pubescentis coenass. nov.* (Tab. LXXXV)

Composition synusiale - Physionomie

Syntaxons caractéristiques de coenassociation : *Sorbo ariae-Quercetum pubescentis tilietosum platyphylli, Rusco aculeati-Ornithogaletum pyrenaici melittietosum.*

Ce type de chênaies pubescentes se distingue du précédent par la participation du charme et du tilleul à grandes feuilles à la composition de la strate arborescente (*Sorbo-Quercetum pubescentis tilietosum*). Le buis entre fréquemment dans la constitution de la strate arbustive (*Coronillo emeri-Daphnetum laureolae*). Les manteaux externes développés en lisière de ces forêts relèvent typiquement du *Coronillo-Prunetum mahaleb.*

La strate herbacée, riche en espèces, présente un caractère nettement collinéen et subméditerranéen-subatlantique (*Rusco-Ornithogaletum melittietosum*). Les pitons rocheux et lambeaux

de falaises hébergent des fragments d'une association saxicole originale, l'*Asplenio fontani-Ceterachetum officinarum*.

Les groupements muscinaux épilithiques sont très diversifiés; les plus constants sont le *Cirriphylletum vaucheri camptothecietosum* (sur les rochers calcaires ombragés) et le *Tortulo montanae-Grimmietum orbicularis* (groupement introgressif des falaises ensoleillées n'apparaissant que ponctuellement en sous-bois).

La végétation muscinale épiphytique rappelle davantage celle des chênaies-charmaies calcicoles que celle de la chênaie pubescente submontagnarde décrite dans le paragraphe précédent (le *Frullanio tamarisci-Neckeretum crispae* est rare et mal développé).

Aucune "association forestière" correspondant à ce type de phytocoenose n'a, à notre connaissance, été décrite dans le Jura.

Répartition - Ecologie

Le *Rusco-Quercocoenetum pubescentis* remplace le *Thlaspio-Quercocoenetum pubescentis* dans la partie occidentale de l'étage collinéen de notre dition (à l'ouest de Baume-les-Dames).

Il se localise sur les pentes fortement déclives (en haut de versant) et les corniches exposées au sud, stations fréquentes le long de la vallée du Doubs.

Le sol, caillouteux et superficiel, est une rendzine brunifiée d'érosion.

L'intérêt sylvicole de ce type de station est très faible, surtout quand le buis tend à envahir la strate arbustive. L'intérêt floristique et biocoenotique est par contre considérable.

Localisation des relevés (annexe du tableau LXXXV)

Rel.1 : Laissey, Mont Souvance; versant, expo. S, pente 30°, sur calcaire oolithique. *Rel.2 :* Baume-les-Dames, Fente de Babre; corniche, expo. SW, pente 5°. *Rel.3 :* Besançon, colline du Rosemont; haut de versant, expo. S, pente 30°. *Rel.4 :* Besançon, colline du Fort de Planoise; haut de versant, expo. S, pente 30°, avec microfalaises.

14.3.6. *Lathyro nigri - Quercocoenetum petraeae coenass. nov.*

(Tab. LXXXVI)

Composition synusiale - Physionomie

Syntaxons caractéristiques de coenassociation : *Lathyro nigri-Caricetum montanae, Cirriphyllo piliferi-Eurhynchietum striati typicum.*
Syntaxons différentiels de coenassociation : *Daphno mezerei-Ligustretum viburnetosum opuli,* groupement à *Molinia arundinacea.*

Cette coenassociation originale présente le plus souvent l'aspect d'une chênaie-charmaie relativement claire et riche en essences arborescentes héliophiles et thermoxéroclines (*Querco petraeae-Carpinetum sorbetosum ariae*). La flore arbustive, à caractère nettement calcicole, est très diversifiée, incluant des éléments thermophiles (*Coronilla emerus*), hygroclines (*Viburnum opulus* est très abondant), et même acidocline (*Lonicera periclymenum*). Les manteaux externes qui se développent à la périphérie de ces phytocoenoses forestières au contact des pelouses marnicoles relèvent d'une forme de *Ligustro-Prunetum* avec *Frangula alnus.*

La strate herbacée, très recouvrante en été où elle est dominée par *Molinia arundinacea,* rassemble des espèces rarement associées par ailleurs (*Lathyro nigri-Caricetum montanae*). Les ourlets internes, eux-mêmes, illustrent le curieux caractère à la fois hygrophile et thermophile de la flore, comme en témoigne le relevé suivant, correpondant à ce que nous appellerons provisoirement "groupement à *Molinia arundinacea*".
Localisation : Chassagne-Saint-Denis, Bois de Curon; ourlet interne en contrebas d'une chênaie-charmaie sur marnes séquaniennes (tab. LXXXVI, rel.2), expo. S, pente 30°; septembre 1984; altitude 550 m; recouvrement 100%; *Molinia arundinacea 4.4, Carex montana 3.3, Brachypodium sylvaticum 2.2, Trifolium medium 1.2, Melittis melissophyllum 1.2, Origanum vulgare 1.2, Fragaria vesca 1.2, Bromus ramosus 1.2, Lathyrus niger 1.1, Vincetoxicum hirundinaria 1.1, Stachys officinalis 1.1, Solidago*

virgaurea 1.1, Pulmonaria montana 1.1, Angelica sylvestris 1.1, Geranium sylvaticum +.2, Potentilla erecta +.2, Filipendula vulgaris +.2, Vicia sepium +, Veronica chamaedrys +, Colchicum automnale +.

La strate muscinale épigéique présente un caractère argilicole neutrophile (*Fissidento taxifolii-Eurhynchietum striati typicum*), parfois hygrocline (*Cirriphyllo piliferi-Eurhynchietum striati typicum*). La nature du substrat marneux explique l'absence totale des associations épilithiques. Les synusies muscinales épiphytiques sont du même type que celles des chênaies-charmaies calcicoles.

Le *Lathyro nigri-Quercocoenetum petraeae* semble bien représenter l'équivalent phytocoenotique de l'"association forestière" du *Lathyro-Quercetum* J.L. Rich. 62, décrite dans le Jura suisse mais non encore signalée dans le Jura français central et nord-occidental.

Répartition - Ecologie

Le *Lathyro-Quercocoenetum petraeae* est rare dans notre dition (Plateau d'Ornans, Pays de Montbéliard). Il est spécifiquement lié aux stations de pentes marneuses (marnes oxfordiennes, argoviennes ou séquaniennes), moyennes à fortes, exposées au sud (versants de certaines reculées, "buttes-témoin" sur les plateaux, etc.).

Le fait que ces stations aient été le plus souvent depuis longtemps défrichées, pâturées, et partiellement reboisées en pin sylvestre, explique qu'elles soient devenues exceptionnelles. Pourtant, les chênes sessile et pédonculé ainsi que le merisier semblent s'adapter très bien aux conditions stationnelles particulières des pentes marneuses, qui sont par ailleurs d'un grand intérêt écologique.

Localisation des relevés (annexe du tableau LXXXVI)

Rel.1 : Amondans, la Haute Craie; mi-versant, expo. SW, pente 10°, sur marnes argoviennes. *Rel.2* : Chassagne-Saint-Denis, sud du Bois de Curon; versant sur marnes séquaniennes, expo. S, pente 30°. *Rel.3* : Coulans-sur-Lison, Dessous Petit Trem-

blois; versant sur marnes oxfordiennes, expo. SW, pente 10°. *Rel.4* : Fertans, reculée de la Mée; mi-versant, expo. SW, pente 25°, sur marnes argoviennes. *Rel.5* : Cléron, reculée de Valbois; mi-versant, expo. WSW, pente 50°, sur marnes argoviennes.

14.3.7. *Rusco - Carpinocoenetum betuli coenass. nov.* (Tab. LXXXVII)

Composition synusiale - Physionomie

Syntaxon caractéristique de coenassociation : *Rusco aculeati-Ornithogaletum pyrenaici typicum.*
Syntaxons différentiels de coenassociation : *Aceri opali-Tilietum platyphylli carpinetosum, Coronillo emeri-Daphnetum laureolae.*

Ce type de chênaies-charmaies calcicoles se différencie nettement des suivants, d'abord par la composition de la strate arborescente, riche en érables, tilleul et orme (*Aceri opali-Tilietum platyphylli carpinetosum*), et de la strate arbustive qui comprend *Daphne laureola* et *Ruscus aculeatus* (*Coronillo emeri-Daphnetum laureolae*).

Le sous-bois herbacé, bien développé au printemps, est lui-même constitué d'un syntaxon très original, riche en espèces subméditerranéennes-subatlantiques, le *Rusco aculeati-Ornithogaletum pyrenaici typicum*. Les ourlets internes, qui se rattachent au *Calamintho-Brachypodietum sylvatici*, sont fréquents en bordure des layons forestiers et dans les trouées héliophiles.

Le *Fissidento taxifolii-Eurhynchietum striati typicum* se développe, à l'état dilué, à la surface du sol à texture argileuse. Le *Cirriphylletum vaucheri camptothecietosum* est le groupement épilithique le plus fréquent sur les pierres de taille moyenne jonchant le sol forestier.

Les associations muscinales épiphytiques sont assez diversifiées; par rapport aux phytocoenoses précédentes, plus thermoxérophiles, on remarquera l'apparition du *Metzgerio-Zygodontetum borealis typicum* et de l'*Homalio-Isothecietum myuri typicum*.

Cette coenassociation n'a pas d'équivalent dans la littérature phytosociologique classique, sinon la très éclectique "association forestière" du *Scillo-Carpinetum* Rameau 74.

Répartition - Ecologie

Le *Rusco-Carpinocoenetum betuli* semble étroitement localisé sur la bordure occidentale du Jura (on peut l'oberver en dehors de notre dition jusqu'au sud de Lons-le-Saunier). Dans la région étudiée, sa distribution se limite au Vignoble de Quingey-Besançon, aux Avant-Monts occidentaux (Côte de Chailluz, etc.) et au Faisceau bisontin jusqu'à Baume-les-Dames vers l'est.

Ce type de phytocoenose se développe sutout sur les pentes faibles à moyennes d'exposition variée (de préférence à dominante sud ou est), mais aussi sur les plateaux, les crêtes, etc..

Le sol, de type brun calcique, est souvent superficiel, relativement caillouteux et sec en surface.

Les aménagements forestiers actuels tendent à substituer au traitement traditionnel en taillis un enrésinement (pin noir d'Autriche...) total ou partiel, pour tenter de rentabiliser l'exploitation de ces stations peu productives.

Localisation des relevés (annexe du tableau LXXXVII)

Rel.1 : Montferrand-le-Château, sous le Château; bas de versant, expo. S, pente 25°, sous microfalaise, nombreux blocs et cailloux calcaires de toutes tailles. *Rel.2 :* Besançon, Côte de Chailluz; mi-versant, expo. SE, pente 10°. *Rel.3 :* Thoraise, Sur le Mont; haut de versant, expo. WSW, pente 5-10°. *Rel.4 :* Aveney, Rocher de Valmy; haut de versant, expo. E, pente 5°. *Rel.5 :* Fourg, Bois de la Côte; versant, expo. SSE, pente 25°. *Rel.6 :* Montfaucon, Bois des Rattes; versant, expo. SSE, pente 15°. *Rel.7 :* Quingey, la Côte de Moini; mi-versant, expo. ESE, pente 20-30°.

14.3.8. *Melittio - Carpinocoenetum betuli* coenass. nov.

(Tab. LXXXVIII)

Composition synusiale - Physionomie

Syntaxon caractéristique de coenassociation : *Scillo bifoliae-Ornithogaletum pyrenaici melittietosum.*

Physionomiquement, le *Melittio-Carpinocoenetum betuli* est une chênaie-charmaie de hauteur moyenne, riche en essences arborescentes thermoxérophiles (*Querco petraeae-Carpinetum sorbetosum ariae*).

Le sous-bois arbustif (*Daphno mezerei-Ligustretum coronilletosum emeri* ou, plus rarement, *Coronillo emeri-Daphnetum laureolae*) et herbacé (*Scillo-Ornithogaletum pyrenaici melittietosum*) révèle également le caractère fondamentalement calcicole, thermoxérocline et héliocline de la végétation.

Les synusies muscinales épigéiques, épilithiques et épiphytiques sont du même type que dans la coenassociation précédente.

Le *Melittio-Carpinocoenetum betuli* correspond à l'aile thermophile de l'"association forestière" du *Scillo-Carpinetum* Rameau 74.

Répartition - Ecologie

Le *Melittio-Carpinocoenetum betuli* est assez répandu dans la partie orientale de l'étage collinéen de notre dition (Pays de Montbéliard, Avant-Monts et Faisceau bisontin à l'est de Baume les Dames, etc.).

Il est plus exigeant et spécialisé que son "vicariant" occidental, le *Rusco-Carpinocoenetum betuli*, puisqu'il se développe exclusivement à la partie supérieure des versants exposés au sud, sur des sols bruns calciques superficiels.

Il supporte les mêmes traitements sylvicoles que ce dernier (taillis, plantations de pins).

Localisation des relevés (annexe du tableau LXXXVIII)

Rel.1 : Adam-lès-Passavant, sous Ferme de la Bouloie; haut de versant, expo. SE, pente 20°. *Rel.2 :* Bavans, Mont Bart; haut de versant, expo. S, pente 20°. *Rel.3 :* Scey-en-Varais, les Pierrettes; haut de versant, expo. S, pente 20°. *Rel.4 :* Champlive, Bois de la Côte; haut de versant, expo. S, pente 10°.

14.3.9. *Moehringio - Carpinocoenetum betuli* coenass. nov.
(Tab. LXXXIX)

Composition synusiale - Physionomie

Syntaxons différentiels de coenassociation : *Moehringio-Geranietum robertiani, Thuidio recogniti-Loeskeobryetum brevirostris, Asplenio-Cystopteridetum polypodietosum, Porello laevigatae-Neckeretum crispae, Thamnietum alopecuri neckeretosum crispae.*

Cette coenassociation originale se caractérise par la grande diversité de ses synusies intraforestières, qui contraste avec la pauvreté relative des autres types de chênaies-charmaies calcicoles. La composition synusiale de la strate arborescente dépend du degré d'"ouverture" du lapiaz : le *Querco petraeae-Carpinetum sorbetosum ariae* préfère les lapiaz "ouverts" (larges fissures), tandis que les parties les plus rocheuses des lapiaz (à fissures très étroites) sont plutôt le domaine de l'*Aceri opali-Tilietum platyphylli carpinetosum.*

Dans la strate arbustive, le *Daphno mezerei-Ligustretum typicum* est souvent représenté par un faciès à *Ribes alpinum* et *R. uva-crispa.*

Les lapiaz très ouverts permettent l'installation entre les blocs d'un groupement herbacé acidocline (*Carici montanae-Galietum odorati typicum*); les fissures plus caillouteuses hébergent des groupements calcicoles (essentiellement le *Scillo bifoliae-Ornithogaletum pyrenaici typicum*). La surface subhorizontale des dalles rocheuses recouvertes d'un sol lithocalcique très mince constitue le milieu de prédilection d'une association originale, saxicole et thérophytique, le *Moehringio-Geranietum robertiani.* Les parois calcaires verticales hébergent quant à elles des fragments de l'*Asplenio-Cystopteridetum polypodietosum.*

Les groupements muscinaux épigéiques sont essentiellement représentés par le *Thuidio recogniti-Loeskeobryetum brevirostris* (à la surface des dalles) et le *Fissidento taxifolii-Eurhynchietum striati atrichetosum* (sur le sol argilo-limoneux des

crevasses). Six syntaxons élémentaires peuvent être reconnus parmi les synusies muscinales épilithiques, dont le plus constant et le plus recouvrant est le *Cirriphylletum vaucheri camptothecietosum*. La composition synusiale de la strate muscinale n'est pas sans rappeler celle des tiliaies-érablières thermophiles (*cf.* § 14.3.2.1.).

Les phytocoenoses du *Moehringio-Carpinocoenetum betuli,* fondamentalement hétérogènes, sont normalement négligées par les travaux de phytosociologie forestière classique (ou abordées de façon très partielle et discutable !).

Répartition - Ecologie

Le *Moehringio-Carpinocoenetum betuli* est réparti de façon ponctuelle sur les lapiaz des plateaux calcaires de l'étage collinéen et de la base de l'étage montagnard (Plateaux de Montrond, de Vercel-Amancey, du Lomont, etc.). Les lapiaz, qui correspondent à des zones érodées où les bancs calcaires sont mis à nu et disséqués en blocs plus ou moins réguliers par un réseau de diaclases de largeur et de profondeur variables ("lésines"), se rencontrent le plus souvent à proximité des dolines ou des corniches.

Plusieurs types de sols peuvent y être décrits, qui forment une véritable mosaïque : sol brun mésotrophe, limono-argileux, dans les fissures larges et profondes, sol brun calcique, argilo-caillouteux, dans les fissures plus superficielles, sol lithocalcique sur les surfaces horizontales des blocs.

Les proportions relatives entre les différents compartiments écologiques en mosaïque sont à l'origine d'une certaine variabilité, d'abord quantitative, puis qualitative, de la composition synusiale, sans qu'il soit néanmoins possible, d'après notre échantillonnage tout au moins, d'individualiser des sous-associations bien distinctes. A partir de 500 m d'altitude environ, le *Moehringio-Carpinocoenetum betuli* tend à être progressivement remplacé par son vicariant montagnard, le *Dentario-Fagocoenetum sylvaticae moehringiocoenetosum* (*cf.* § 14.2.9.2.).

La productivité de ces stations de lapiaz collinéennes

est très faible (difficultés d'approvisionnement en eau, etc.), et elles s'avèrent particulièrement sensibles aux coupes à blanc.

Localisation des relevés (annexe du tableau LXXXIX)

Rel.1 : Chassagne-Saint-Denis, Bois Barmaud; lapiaz ouvert près corniche, expo. N, rebord de plateau. *Rel.2 :* Chaux-lès-Passavant, la Glacière; lapiaz en rebord de plateau. *Rel.3 :* Tarcenay, Bois l'Essart; lapiaz ouvert en bordure de doline, plateau. *Rel.4 :* Epeugney, Bois des Cordées; lapiaz sur plateau, entre deux dolines. *Rel.5 :* Epeugney, Bois des Cordées; lapiaz fermé sur plateau. *Rel.6 :* Lizine, Bois des Serpents; lapiaz sur crête, éboulis stabilisé, expo. W, pente 5°. *Rel.7 :* Epeugney, Bois des Cordées; lapiaz sur plateau.

14.3.10. *Scillo bifoliae - Carpinocoenetum betuli coenass. nov.* (Tab. XC)

Composition synusiale - Physionomie

Syntaxons caractéristiques de coenassociation : *Scillo bifoliae-Ornithogaletum pyrenaici typicum, Querco petraeae-Carpinetum typicum.*

Cette coenassociation relativement banale peut être considérée comme l'exemple type des chênaies-charmaies calcicoles collinéennes. Dans la strate arborescente, de hauteur limitée, le hêtre ne joue d'ordinaire qu'un rôle très effacé (*Querco petraeae-Carpinetum typicum*). La strate arbustive, très riche en espèces calcicoles, mais dépourvue d'éléments thermophiles, correspond au *Daphno mezerei-Ligustretum typicum.*

Un syntaxon à développement essentiellement vernal, largement réparti dans les chênaies-charmaies du NE de la France, le *Scillo bifoliae-Ornithogaletum pyrenaici typicum,* domine le sous-bois herbacé. Les ourlets internes se rattachent au *Calamintho-Brachypodietum sylvatici.*

La végétation muscinale est semblable à celle des autres chênaies-charmaies calcicoles mésophiles (*cf.* § 14.3.7.).

C'est ce type de phytocoenose qui se rapproche le plus de la description classique du *Scillo-Carpinetum* Rameau 74, "association forestière" créée à l'origine en Bourgogne et fréquemment signalée depuis dans le Jura.

Répartition - Ecologie

Le *Scillo bifoliae-Carpinocoenetum betuli* est très répandu dans notre dition, à l'étage collinéen (altitude inférieure à 550 m), sur le Plateau de Montrond et dans le Pays de Montbéliard. Il est remplacé par le *Rusco-Carpinetum betuli* dans la région de Besançon.

Il se développe sur des plateaux ou des pentes diversement exposées, sur des sols bruns calciques (ou à pellicule calcaire) peu profonds.

Le traitement sylvicole est assez variable (taillis, taillis-sous-futaie...).

Localisation des relevés (annexe du tableau XC)

Rel.1 : Malbrans, Combe Martin; plateau, expo. SW, pente 5°. *Rel.2 :* Epeugney, Bois des Cordées; plateau. *Rel.3 :* Scey-en-Varais, le Souillet; haut de versant, expo. SE, pente 10°. *Rel.4 :* Lougres, Haut l'Armont; mi-versant, expo. E, pente 5°. *Rel.5 :* Bavans, Mont Bart; mi-versant, expo. S, pente 10°.

14.3.11. *Asaro - Fagocoenetum sylvaticae coenass. nov.* (Tab. XCI)

Composition synusiale - Physionomie

Syntaxon caractéristique de coenassociation : *Polygonato verticillati-Ornithogaletum pyrenaici typicum.*
Syntaxons différentiels de coenassociation : *Tilio platyphylli-Fagetum typicum, Orthotricho straminei-Pterigynandretum filiformis.*

La physionomie de la strate arborescente de l'*Asaro-Fagocoenetum sylvaticae* est celle d'une hêtraie (*Tilio platyphylli-Fagetum typicum* ou *Fraxino-Fagetum typicum*) ou d'une hêtraie-

chênaie-charmaie (*Querco petraeae-Carpinetum fagetosum*). La strate herbacée, généralement très recouvrante, présente un caractère montagnard (*Polygonato verticillati-Ornithogaletum typicum*).

Mises à part ces particularités, la composition synusiale est très proche de celle du *Scillo-Carpinocoenetum betuli*; le caractère montagnard transparaît discrètement au niveau des synusies épiphytiques (fragments d'*Orthotricho straminei-Pterigynandretum filiformis*).

Les hêtraies-chênaies-charmaies calcicoles submontagnardes de l'*Asaro-Fagocoenetum sylvaticae* sont considérées par RAMEAU (comm. orale) comme une forme altitudinale de la race jurassienne de l'"association forestière" du *Scillo-Carpinetum* Rameau 74.

Répartition - Ecologie

Dans notre dition, cette coenassociation remplace la précédente à partir de 550 m d'altitude environ (optimum entre 650 et 800 m sur les plateaux calcaires et les faisceaux de l'étage montagnard inférieur), jusqu'aux confins du domaine de la hêtraie-sapinière, dans des conditions stationnelles (topographie, pédologie...) homologues.

Le macroclimat plus arrosé qui caractérise l'aire de l'*Asaro-Fagocoenetum sylvaticae* permet dans une certaine mesure de compenser les propriétés défavorables du sol (faible profondeur, tendance à la dessication...), et s'avère très favorable au développement du hêtre, capable de s'adapter, dans l'étage montagnard inférieur du Jura nord-occidental, à une gamme élargie de conditions stationnelles, en fournissant un bois de bonne qualité.

Localisation des relevés (annexe du tableau XCI)

Rel.1 : Chantrans, Bois des Rappes; plateau. *Rel.2* : Belvoir, Charrière et Champ Renaud; haut de versant, expo. SE, pente 25°, sur calcaire oolithique. *Rel.3* : Domprel, Bois de la Côte; crête, expo. S. *Rel.4* : Laviron, Derrière le Peu; crête, sol brun calcique à litière abondante. *Rel.5* : Germéfontaine, Bois de Volienne; bas de versant, expo. S, pente 5°.

14.4. COENASSOCIATIONS DE FORÊTS MÉSONEUTROPHILES À ACIDOPHILES

Pour désigner les caractéristiques écologiques globales des phytocoenoses forestières décrites dans ce paragraphe, nous reprenons ici la terminologie phytoécologique utilisée en particulier dans la typologie des stations forestières (*cf.* RAMEAU 1985b, DUBURGUET & GILLET 1985). Seront donc concernées les forêts dites "mésoneutrophiles", *i.e.* dont la flore comporte à la fois des espèces acidoclines (surtout herbacées) et calcicoles (surtout arbustives), les forêts "neutroacidoclines", "acidoclines", "mésoacidophiles" et "acidophiles" (dépourvues d'éléments calcicoles). Les types de stations correspondantes sont répandus sur les plateaux recouverts d'argiles de décarbonatation et de limons, ainsi que dans les dépressions limoneuses (fonds de dolines...) ou marneuses. Les sols sont généralement profonds, décalcifiés et plus ou moins acides (au moins en surface), mésotrophes à oligotrophes.

Les phytocoenoses forestières qui se développent dans ces stations sont des hêtraies-chênaies-charmaies, des hêtraies, des hêtraies-chênaies sessiliflores, ou des chênaies pédonculées-charmaies. Leur composition synusiale présente de nombreux caractères communs qui justifient leur réunion en une catégorie coenotaxonomique autonome (*cf.* chapitre 15).

La dynamique interne de ces phytocoenoses est assez complexe et fait intervenir un grand nombre d'associations spécialisées, dont le présent travail préliminaire ne donne qu'un aperçu partiel.

14.4.1. *Carici brizoidis - Carpinocoenetum betuli* coenass. nov.

(Tab. XCII)

Composition synusiale - Physionomie

Syntaxon caractéristique de coenassociation : *Carici brizoidis-Milietum effusi typicum*.

Syntaxon différentiel de coenassociation : *Querco petraeae-Carpinetum betuli typicum*.

La composition floristique de la strate arborescente du *Carici brizoidis-Carpinocoenetum betuli* ne présente pas de différence sensible avec celle du *Scillo bifoliae-Carpinocoenetum betuli* (chênaies-charmaies calcicoles collinéennes, *cf.* § 14.3.10.). Quelques arbustes calcicoles sont constants dans le sous-bois, bien qu'ils soient généralement peu recouvrants (*Lonicero periclymeni-Coryletum loniceretosum xylostei*).

La flore herbacée présente par contre un caractère acidocline affirmé, les espèces calcicoles étant absentes (*Carici brizoidis-Milietum effusi typicum*). Les ourlets internes, neutrophiles et mésophiles, se rattachent au *Calamintho-Brachypodietum sylvatici*.

La strate muscinale épigéique est essentiellement constituée par un groupement muscinal acidocline, le *Fissidento taxifolii-Eurhynchietum striati atrichetosum*. Les groupements épilithiques ne trouvent pas ici les biotopes propices à leur développement, mais certaines synusies muscinales épiphytiques évoquent les forêts calcicoles (*Neckero-Anomodontetum viticulosi homalietosum*, *Homalio-Isothecietum myuri tortelletosum*).

Les chênaies-charmaies mésoneutrophiles collinéennes du *Carici brizoidis-Carpinocoenetum betuli* sont habituellement classées dans l'"association forestière" du *Poo chaixii-Carpinetum* Oberd. 58 *emend.* Rameau 81.

Répartition - Ecologie

Cette coenassociation est répandue dans tout l'étage collinéen de notre dition, à une altitude inférieure à 450 m (région de Besançon, Plateau de Bouclans, Pays de Montbéliard, etc.).

Elle se développe sur les plateaux calcaires recouverts d'argiles de décarbonatation et de limons d'origine diverse. Ces matériaux ne sont toutefois pas suffisamment épais pour isoler complètement le sol de la roche-mère calcaire, qui reste dans la plupart des cas accessible aux racines les plus profondes des arbres et des arbustes.

Le sol, de profondeur moyenne, est généralement de type brun mésotrophe (ou brun eutrophe).

Ces stations sont assez fertiles, mais la faible profondeur du sol peut limiter la croissance des arbres.

Localisation des relevés (annexe du tableau XCII)

Rel.1 : Sainte-Marie, Bois du Fay; plateau calcaire recouvert de terra fusca et de limons. *Rel.2 :* Pouilley-les-Vignes, Bois de la Chaille; bas de versant, expo. WNW, pente 5°. *Rel.3 :* Besançon, Forêt de Chailluz; plateau calcaire recouvert de limons. *Rel.4 :* Aïssey, Bois de la Faye; plateau recouvert de limons.

14.4.2. *Carici umbrosae - Fagocoenetum sylvaticae coenass. nov.* (Tab.XCIII)

Composition synusiale - Physionomie

Syntaxons différentiels de coenassociation : *Carici montanae-Galietum odorati pteridietosum*, *Querco petraeae-Carpinetum betuli fagetosum*, *Carici montanae-Galietum odorati typicum*, *Fraxino-Fagetum sylvaticae typicum*.

La composition synusiale de cette coenassociation, quoique plus riche, se rapproche de celle de la précédente. Bien que les sylvofaciès soient assez variés, les synusies arborescentes sont très généralement dominées par le hêtre. La strate arbustive présente un caractère neutrophile (*Lonicero periclymeni-Coryletum loniceretosum xylostei*) ou acidocline (*Lonicero periclymeni-Coryletum ilicetosum*).

Dans la strate herbacée, l'association submontagnarde du *Carici montanae-Galietum odorati* est représentée tantôt par sa sous-association acidocline *typicum*, tantôt par sa sous-association mésoacidophile *pteridietosum*.

Bien que le *Fissidento taxifolii-Eurhynchietum striati atrichetosum* soit le groupement épigéique dominant, les plages limoneuses les plus acides sont occupées par le *Dicranello heteromallae-Polytrichetum formosi typicum*.

La présence discrète mais régulière de l'*Homalio-Isothe-*

cietum myuri tortelletosum sur l'écorce de la base des troncs indique que la roche-mère calcaire est accessible aux racines des arbres.

Comme les précédentes, ces hêtraies-chênaies-charmaies mésoneutrophiles submontagnardes sont, selon la classification traditionnelle des "associations forestières", rangées dans le *Poo chaixii-Carpinetum* Oberd. 58 *emend.* Rameau 81.

Répartition - Ecologie

Cette coenassociation apparaît comme la vicariante de la précédente à l'étage montagnard inférieur du Jura nord-occidental (entre 450 et 800 m d'altitude). Elle est très répandue sur les plateaux calcaires (Plateaux d'Ornans, de Pierrefontaine, du Lomont, etc.), où elle recouvre la majeure partie de la surface boisée.

Le sol, généralement polycyclique, est établi sur des argiles de décarbonatation plus ou moins enrichies de limons, reposant sur une dalle calcaire peu profonde. Cette hétérogénéité verticale des propriétés du sol explique la composition synusiale originale et composite de ce type de phytocoenoses, qui illustre l'indépendance écologique relative des strates : schématiquement, les strates ligneuses et épiphytiques sont de type neutrophile, voire calcicole (les racines explorant partiellement les horizons profonds du sol, au contact de la roche-mère calcaire), tandis que les strates herbacée et muscinale épigéique présentent un caractère acidocline, voire mésoacidophile (horizons superficiels limono-argileux lessivés).

Les conditions stationnelles climatiques et édaphiques s'avèrent favorables au hêtre, surtout à partir de 600 m d'altitude.

Localisation des relevés (annexe du tableau XCIII)

Rel.1 : Tarcenay, Bois l'Essart; plateau calcaire recouvert d'argiles de décarbonatation et de limons. *Rel.2 :* Chassagne-Saint-Denis, Bois de Curon; plateau calcaire recouvert d'argiles de décarbonatation et de limons. *Rel.3 :* Chassagne-Saint-Denis, Lavoutre; plateau recouvert de limons. *Rel.4 :* Chaux-lès-Passavant, la Glacière; plateau calcaire recouvert de limons.

Rel.5 : Flagey, Bois des Rappes; plateau recouvert d'argiles de décarbonatation et de limons. *Rel.6 :* Vellevans, Bois des Grandes Planches; plateau recouvert de limons. *Rel.7 :* Chantrans, Bois de la Rappe; plateau recouvert d'argiles de décarbonatation et de limons.

14.4.3. *Carici brizoidis - Fagocoenetum sylvaticae coenass. nov.* (Tab. XCIV)

Composition synusiale - Physionomie

Syntaxon caractéristique de coenassociation : *Carici brizoidis-Milietum effusi pteridietosum.*

La strate arborescente du *Carici brizoidis-Fagocoenetum sylvaticae* se distingue de celle des coenassociations précédentes par l'absence des éléments neutrophiles (*Prunus avium, Fraxinus excelsior...*); les essences dominantes sont le hêtre, le charme et le chêne sessile (*Betulo pendulae-Fagetum carpinetosum*). La strate arbustive est dépourvue d'espèces calcicoles. Les manteaux internes, qui se développent à la faveur de coupes forestières localisées, relèvent du *Sambucetum racemosae.*

Les synusies herbacées du sous-bois se rattachent au *Carici brizoidis-Milietum effusi pteridietosum.*

La végétation muscinale possède également un caractère mésoacidophile, autant au niveau des synusies épigéiques (*Dicranello heteromallae-Polytrichetum formosi typicum,* etc.) que des synusies épiphytiques (*Homalio-Isothecietum myuri dicranetosum* à la base des troncs, *Ulotetum crispae platygyrietosum* sur les branches et troncs de faible diamètre, *Orthodicrano montani-Hypnetum filiformis dicranetosum viridis* ou *typicum* à la partie moyenne des troncs).

Ce type de phytocoenose correspond à la "sous-association mésoacidophile" du *Poo chaixii-Carpinetum* Oberd. 58 *emend.* Rameau 81.

Répartition - Ecologie

Dans notre dition, le *Carici brizoidis-Fagocoenetum sylva-*

ticae est réparti dans tout l'étage collinéen (de Liesle à Montbéliard), à une altitude généralement inférieure à 450 m. Il se développe sur les plateaux et les anciennes terrasses alluviales de l'Aar-Doubs, sur des sols limoneux profonds, relativement acides et oligotrophes (de type sol brun lessivé).

Le hêtre et le chêne sessile sont les seules essences indigènes pouvant être favorisées par le traitement sylvicole.

Localisation des relevés (annexe du tableau XCIV)

Rel.1 : Montfaucon, Bois des Rattes; haut de versant, expo. NW, pente 5°. *Rel.2 :* Grandfontaine, le Grand Bois; plateau, sur limons à chailles. *Rel.3 :* La Vèze, Bois d'Aglans; bas de versant, expo. E, pente 5°. *Rel.4 :* Liesle, Bois du Chânois; limons de la Bresse. *Rel.5 :* Valentigney, Bois de Belchamp; plateau, sur limons. *Rel.6 :* Valentigney, Bois du Vernois; plateau recouvert d'alluvions siliceuses anciennes. *Rel.7 :* Courcelles-lès-Montbéliard, Bois du Chênois; alluvions siliceuses anciennes.

14.4.4. *Luzulo luzuloidis - Quercocoenetum petraeae coenass. nov.* (Tab. XCV)

Composition synusiale - Physionomie

Syntaxons caractéristiques de coenassociation : *Betulo pendulae-Fagetum sylvaticae typicum, Carici piluliferae-Pteridietum aquilini*, groupement à *Leucobryum glaucum, Pleuridio-Ditrichetum pallidi.*

La strate arborescente de cette coenassociation peut être dominée par le hêtre ou par le chêne sessile; le charme est normalement absent (*Betulo pendulae-Fagetum sylvaticae typicum*). La strate arbustive est très pauvre et essentiellement constituée des stades juvéniles des arbres (*Lonicero periclymeni-Coryletum avellanae typicum*).

Une association herbacée à caractère franchement acidophile constitue le sous-bois herbacé (*Carici piluliferae-Pteridietum aquilini*); sa grande tolérance vis-à-vis des conditions d'éclairement lui permet de se développer également, voire préférentiellement, en position d'ourlet interne.

A la surface du sol, se rencontrent une grande variété de synusies muscinales épigéiques humicoles "climaciques" (*Dicranello heteromallae-Polytrichetum formosi typicum*, ou *leucobryetosum* sur l'humus brut) et terricoles pionnières (quatre associations peuvent y être reconnues, selon les conditions d'éclairement, d'humidité, d'acidité...).

La végétation épiphytique elle-même est très spécialisée et présente un caractère général acidophile et oligotrophe.

Ce type de phytocoenose est classiquement décrit, dans notre région, comme une "association forestière", le *Fago-Quercetum petraeae* Tx. 55.

Répartition - Ecologie

Le *Luzulo luzuloidis-Quercocoenetum petraeae* est rare et ponctuel dans notre dition. Son optimum se situe à l'étage collinéen (vallées de l'Ognon et du Doubs), mais il peut se rencontrer jusqu'à 600 m d'altitude sur les plateaux calcaires. Le substrat est constitué de formations limoneuses épaisses (anciennes terrasses d'alluvions siliceuses de l'Aar-Doubs ou de l'Ognon, limons résiduels à chailles). Ce type de roche-mère, dans les conditions topographiques qui caractérisent ce type de station (position sommitale, subsommitale ou rupture de pente), détermine un sol oligotrophe, très acide (de type lessivé acide ou ocre-podzolique).

Malgré ces conditions écologiques très sélectives, ces stations forestières sont généralement très favorables au hêtre, le chêne sessile étant sensible au gel.

Localisation des relevés (annexe du tableau XCV)

Rel.1 : La Vèze, Bois d'Aglans; plateau, position sommitale, sur limons à chailles. *Rel.2 :* La Vèze, Bois d'Aglans; plateau, position subsommitale, expo. NE pente 5°, sur limons à chailles. *Rel.3 :* Besançon, les Tilleroyes; limons à chailles, position sommitale. *Rel.4 :* Montferrand-le-Château, Bois de Montferrand; alluvions siliceuses anciennes, position subsommitale, expo. NW, pente 5°. *Rel.5 :* Pouilley-les-Vignes, Bois de la Chaille; mi-versant, expo. WNW, pente 5°, sur limons à chailles.

14.4.5. *Primulo elatioris - Fagocoenetum sylvaticae coenass. nov.* (Tab. XCVI)

Composition synusiale - Physionomie

Syntaxon différentiel de coenassociation : *Fissidento taxifolii-Eurhynchietum striati atrichetosum*.

Physionomiquement, cette coenassociation se présente comme une chênaie pédonculée-hêtraie relativement riche en essences arborescentes hygroneutroclines (*Querco roboris-Carpinetum betuli fraxinetosum*).

Les syntaxons arbustif (*Lonicero periclymeni-Coryletum avellanae viburnetosum opuli*) et herbacé (*Carici brizoidis-Milietum effusi primuletosum elatioris*) du sous-bois présentent un caractère acidocline et hygrocline.

Les synusies muscinales épigéiques (*Fissidento taxifolii-Eurhynchietum striati atrichetosum*), plus mésophiles, indiquent que la surface du sol subit des périodes de dessication. Les groupements épiphytiques confirment quant à eux le caractère mésotrophe des conditions édaphiques.

La végétation phanérogamique de ces forêts permet, selon les conceptions traditionnelles, de les rattacher à l'"association forestière" du *Poo chaixii-Carpinetum* Oberd. 58 *emend.* Rameau 81.

Répartition - Ecologie

Le *Primulo elatioris-Fagocoenetum sylvaticae*, relativement peu commun (Plateau de Bouclans, Pays de Montbéliard...), est intimement lié, dans notre dition, aux affleurements marneux (plus ou moins enrichis superficiellement en limons) des plateaux de l'étage collinéen. Les marnes sont plus ou moins décalcifiées et acidifiées en surface; le sol présente des traces d'hydromorphie à moyenne profondeur.

Le hêtre est fréquemment favorisé dans ce type de station par le traitement sylvicole, mais le chêne pédonculé, le frêne et le merisier y semblent mieux adaptés.

Localisation des relevés (annexe du tableau XCVI)

Rel.1 : Lougres, Haut l'Armont; bas de versant, expo. E, pente 5°, sur marnes oxfordiennes. *Rel.2 :* Osse, Bois des Sausses; plateau, sur marnes oxfordiennes. *Rel.3 :* Dammartin-les-Templiers, Bois Ramé; plateau, sur marnes oxfordiennes.

14.4.6. *Ficario - Fraxinocoenetum excelsioris coenass. nov.* (Tab. XCVII)

Composition synusiale - Physionomie

Syntaxons différentiels de coenassociation : *Ficario vernae-Anemonetum nemorosae*, groupement à *Prunus padus* et *Ribes rubrum*.

Cette coenassociation est assez proche de la précédente. Dans la strate arborescente, le frêne est abondant, tandis que le hêtre est généralement très disséminé. Un groupement arbustif très vigoureux, dominé par *Prunus padus*, peut se développer parfois dans le sous-bois.

La différence essentielle avec le *Primulo elatioris-Fagocoenetum sylvaticae* tient au développement spectaculaire dans ce type de phytocoenose d'une phénophase vernale, à caractère héliophile, hygronitrocline et acidocline, qui constitue un type de synusie herbacée autonome (*Ficario-Anemonetum nemorosae*).

La végétation muscinale humicole elle-même s'avère distinctement plus hygrophile (*Cirriphyllo piliferi-Eurhynchietum striati atrichetosum*). Les synusies muscinales épiphytiques révèlent un caractère neutrophile (*Neckero-Anomodontetum viticulosi homalietosum*) à légèrement acidocline (*Ulotetum crispae platygyrietosum*). Des groupements saprolignicoles originaux se développent dans ces forêts relativement humides : un groupement à *Mnium hornum* (voir relevé suivant) et un groupement à *Orthodicranum flagellare*.

Localisation : La Vèze, Bois d'Aglans; fond de vallon, près ruisseau, souche pourrissante de chêne pédonculé, en sous-bois d'une chênaie pédonculée-frênaie (tab. XCVII, rel.4); avril 1984; altitude 400 m; recouvrement 100%; *Mnium hornum 4.5*,

Thuidium tamariscinum 3.3, Mnium undulatum 1.1, Dicranum scoparium +.2, Eurhynchium striatum +.

Répartition - Ecologie

Le *Ficario-Fraxinocoenetum excelsioris* est une coenassociation typiquement collinéenne (et planitiaire ?), rare dans notre dition (région de Quingey-Besançon, Plateau de Montrond). Elle se développe dans les fonds de vallons larges, généralement parcourus par un ruisseau, sur substrat argileux ou caillouteux non calcaire (marnes gréseuses, argiles à chailles, cailloutis de l'Aar-Doubs...). Le sol est un gley oxydé.

Le chêne pédonculé, le frêne et l'aulne glutineux sont les trois essences les mieux adaptées à ces stations relativement hygrophiles.

Localisation des relevés (annexe du tableau XCVII)

Rel.1 : Liesle, la Fassure Bois; large dépression synclinale, sur marnes gréseuses séquaniennes. *Rel.2 :* Montferrand-le-Château, Bois de Montferrand; fond de vallon large, sur alluvions siliceuses anciennes. *Rel.3 :* Saône, Bois du Petit Frêne; fond de vallon large, sur marnes et argiles à chailles. *Rel.4 :* La Vèze, Bois d'Aglans; fond de vallon large, sur marnes et argiles à chailles.

14.4.7. *Primulo elatioris - Quercocoenetum roboris* *coenass. nov.* (Tab. XCVIII)

Composition synusiale - Physionomie

Syntaxon caractéristique de coenassociation : *Querco roboris-Carpinetum betuli typicum.*

Les phytocoenoses du *Primulo elatioris-Quercocoenetum roboris* se distinguent des autres types de forêts à chêne pédonculé (*cf.* §§ 14.4.5. & 14.4.6.) par l'absence totale du frêne et du hêtre dans la strate arborescente (*Querco roboris-Carpinetum betuli typicum*). La strate arbustive est constituée par des synusies de type hygroneutrophile ou hygroacidocline.

Les synusies herbacées, à caractère hygroacidocline, sont représentées par le *Carici brizoidis-Milietum effusi primuletosum elatioris* (étage collinéen) ou par le *Carici montanae-Galietum odorati primuletosum elatioris* (étage montagnard inférieur).

A la surface du sol se développent généralement de vastes peuplements du *Cirriphyllo piliferi-Eurhynchietum striati atrichetosum* (groupement muscinal humicole hygrophile et acidocline). La végétation épiphytique est de type neutrophile.

On range habituellement les chênaies pédonculées-charmaies de fond de doline dans l'"association forestière" du *Poo chaixii-Carpinetum* Oberd. 58 *emend.* Rameau 81.

Répartition - Ecologie

Le *Primulo elatioris-Quercocoenetum roboris* se développe, à notre connaissance, exclusivement dans les fonds de dolines sur les plateaux calcaires de l'étage collinéen et de l'étage montagnard inférieur. Ce type de station est particulièrement bien représenté sur le Plateau de Montrond et dans la Forêt de Chailluz (Avant-Monts occidentaux).

Ces dépressions ponctuelles que représentent les dolines se caractérisent par un mésoclimat particulier, relativement frais, humide et contrasté (fréquence des gelées tardives...). Le sol est profond, limoneux, très homogène, faiblement lessivé, frais mais bien aéré et sans traces d'hydromorphie, donc très fertile.

Ces conditions stationnelles conviennent parfaitement au développement du chêne pédonculé et du merisier.

Localisation des relevés (annexe du tableau XCVIII)

Rel.1 : Epeugney, Bois des Cordées; fond de doline. *Rel.2 :* Tarcenay, Bois l'Essart; fond de doline. *Rel.3 :* Besançon, Forêt de Chailluz; fond de doline. *Rel.4 :* Thoraise, Sur le Mont; fond de doline. *Rel.5 :* Villars-Saint-Georges, Aux Planches; fond de doline.

* *
*

Chapitre Quinzième

ESSAI DE STRUCTURATION COENOTAXONOMIQUE

RÉSUMÉ

Le tableau synthétique des coenotaxons élémentaires définis dans la dition permet d'individualiser nettement trois coenordres, à déterminisme édaphique et mésoclimatique, essentiellement caractérisés par des syntaxons muscinaux. La comparaison de notre coenosystème régional provisoire avec différents synsystèmes des "associations forestières" classiques montre que, pour des raisons complexes, la structuration du premier reflète davantage le découpage phytoécologique des unités stationnelles.

La typologie des phytocoenoses forestières de notre dition a abouti à la caractérisation d'un certain nombre de coenassociations. Il nous a semblé indispensable d'entreprendre la classification de ces unités selon leur composition synusiale globale.

L'élaboration de ce premier coenosystème régional provisoire permettra d'appréhender le problème de la logique de l'organisation synusiale des phytocoenoses. D'un point de vue théorique et pratique, il sera intéressant de comparer la structuration obtenue avec le synsystème des associations forestières classiques. On pourra alors envisager l'importance du rôle "indicateur" des différents types d'organismes végétaux (muscinaux, herbacés, arbustifs, arborescents...) vis-à-vis des facteurs stationnels discriminants.

15.1. SYSTÈME RÉGIONAL PROVISOIRE DES COENASSOCIATIONS FORESTIÈRES

Si l'on tente de classer, comme nous l'avons fait, les colonnes synthétiques représentant les différents coenotaxons élémentaires régionaux dans un *tableau synthétique* (tab. XCIX), on ne peut manquer d'être frappé par le caractère très électif de la plupart des syntaxons élémentaires intraforestiers, qui permettent de circonscrire très nettement des unités de rang supérieur.

Trois grands groupes de coenotaxons s'individualisent clairement, qui correspondent aux grandes catégories de stations que nous avions retenues pour la présentation des coenassociations dans le chapitre précédent.

Le premier groupe réunit des phytocoenoses d'érablières et de hêtraies liées à des stations à mésoclimat frais et humide (colonnes 1 à 10). Les syntaxons différentiels les plus constants de ce premier groupe sont essentiellement des groupements muscinaux épilithiques (*Cirriphylletum vaucheri typicum*, *Taxiphyllo-Rhynchostegietum muralis*) et épigéiques humicoles (*Cirriphyllo piliferi-Eurhynchietum striati loeskeobryetosum* et *thamnietosum*) calcicoles, hygroclines et psychrophiles. Une association arbustive hygroneutronitrocline et psychrophile, le *Sambuco nigrae-Coryletum avellanae*, est également très fidèle à ces types forestiers fondamentalement calcicoles et psychrohygroclines.

Le deuxième groupe réunit des phytocoenoses de hêtraies, d'érablières, de chênaies pubescentes et de chênaies-charmaies calcicoles mésophiles à thermoxérophiles (colonnes 11 à 23). Parmi les éléments différentiels, on compte surtout des groupements muscinaux épilithiques (*Cirriphylletum vaucheri camptothecietosum*, *Homomallietum incurvati*), épiphytique (*Homalio-Isothecietum myuri tortelletosum*) et épigéiques humicoles (*Thuidio recogniti-Loeskeobryetum brevirostris*, *Fissidento taxifolii-Eurhynchietum striati typicum*) neutrocalcicoles thermoxéroclines, ainsi que deux associations d'arbustes calcicoles, le *Daphno mezerei-Ligustretum vulgaris* (sous-associations *coro-*

nilletosum emeri et *typicum*) et son vicariant le *Coronillo emeri-Daphnetum laureolae*.

Le troisième groupe (colonnes 24 à 30) correspond à des hêtraies-chênaies-charmaies, des hêtraies-chênaies sessiliflores et des chênaies pédonculées mésoneutrophiles à acidophiles, mésophiles à mésohygrophiles. Il se distingue des deux autres par l'absence de toute végétation épilithique calcicole, ainsi que par un certain nombre de syntaxons différentiels "positifs", dont les plus constants sont des groupements muscinaux épiphytiques (*Homalio-Isothecietum myuri dicranetosum*, *Orthodicrano montani-Hypnetum fififormis*, *Ulotetum crispae platygyrietosum*), épigéiques (*Fissidento taxifolii-Eurhynchietum striati atrichetosum*, *Calypogeietum fissae*), à caractère plus ou moins acidophile.

Ces trois grands groupes possèdent en commun une certaine proportion de syntaxons typiquement intraforestiers, et essentiellement des groupements muscinaux épiphytiques à large amplitude (*Ulotetum crispae typicum*, *Metgerio-Zygodontetum borealis neckeretosum* et *typicum*, ***Homalio-Isothecietum myuri typicum***, ***Neckero-Anomodontetum viticulosi homalietosum***), qui justifient à notre avis leur rattachement à une coenoclasse unique, que nous baptisons provisoirement *Hedero-Fagocoenetea*. Les trois groupes distingués précédemment peuvent alors être considérés comme des coenordres, dont nous proposons les noms provisoires suivants, formés à partir du nom d'une espèce caractéristique d'un syntaxon muscinal différentiel et du nom d'une espèce arborescente constante, respectivement les *Taxiphyllo-Acericoenetalia pseudoplatani* (de *Taxiphyllum = Isopterygium depressum*), les *Homomallio-Quercocoenetalia petraeae* (de *Homomallium incurvatum*), et les *Atricho-Fagocoenetalia sylvaticae* (de *Atrichum undulatum*).

Chacun de ces coenordres peut lui-même être subdivisé en coenalliances, dont les noms provisoires seront formés à partir d'une espèce herbacée et d'une espèce arborescente, choisies en particulier pour leur pouvoir évocateur.

Les *Taxiphyllo-Acericoenetalia pseudoplatani* se composent de trois coenalliances nettement différenciées.

Le *Corydalido-Fraxinocoenion excelsioris* regroupe des chênaies pédonculées-frênaies-charmaies de fond de vallon et des érablières-frênaies de bas de versant, dont la strate herbacée présente une phénophase vernale exubérante (*Leucojo verni-Scilletum bifoliae corydalidetosum cavae*).

Le *Phyllitido-Tiliocoenion platyphylli* réunit des érablières-tiliaies et des érablières-charmaies psychrophiles sur éboulis grossiers. Cette coenalliance est différenciée par un lot important de syntaxons muscinaux et herbacés rupicoles, développés à la base des falaises ombragées et sur les parois verticales des gros blocs éboulés (*Thamnietum alopecuri neckeretosum crispae*, *Encalypto streptocarpae-Fissidentetum cristati*, *Tortello-Ctenidietum plagiopetosum oederi*, *Asplenio-Cystopteridetum*,...).

Enfin, l'*Actaeo-Fagocoenion sylvaticae* rassemble des coenassociations de hêtraies-tiliaies psychrophiles des fortes pentes d'ubac. Le *Tilio platyphylli-Fagetum sylvaticae typicum* peut être considéré comme un syntaxon caractéristique de cette coenalliance.

Le coenordre des *Homomallio-Quercocoenetalia petraeae* peut être subdivisé en au moins deux coenalliances.

Dans la première, le *Seslerio-Acericoenion opali*, nous avons rangé des hêtraies, des tiliaies-érablières et des chênaies pubescentes à caractère nettement thermoxérophile. L'unité de cette alliance assez composite est assurée principalement par des syntaxons muscinaux épilithiques (*Camptothecietum lutescentis*, *Frullanio tamarisci-Ctenidietum mollusci*,...), et par deux associations arbustives héliophiles (*Tamo-Coryletum avellanae* et *Cotoneastro-Amelanchieretum*).

La deuxième coenalliance, baptisée *Pulmonario montanae-Carpinocoenion betuli*, constitue un ensemble assez diversifié de chênaies-charmaies calcicoles thermophiles à mésophiles. Elle est surtout différenciée négativement par rapport à la précédente.

On peut aisément individualiser trois coenalliances à l'intérieur de l'ordre des *Atricho-Fagocoenetalia sylvaticae*,

à déterminisme surtout édaphique.

Le *Luzulo pilosae-Carpinocoenion betuli* représente une ceonalliance de forêts "mésoneutrophiles", différenciées par des syntaxons arborescents (*Querco petraeae-Carpinetum betuli*), arbustifs (*Daphno mezerei-Ligustretum typicum, Lonicero periclymeni-Coryletum loniceretosum xylostei*), et épiphytiques (*Homalio-Isothecietum myuri tortelletosum, Neckero-Anomodontetum viticulosi homalietosum,...*) neutrocalcicoles, tandis que les synusies herbacées et muscinales humicoles du sous-bois sont représentées par des syntaxons acidoclines, voire acidophiles.

Le *Pteridio-Fagocoenion sylvaticae* réunit des hêtraies-chênaies-charmaies mésoacidophiles et des hêtraies-chênaies sessiliflores acidophiles et mésophiles, dans lesquelles les syntaxons neutrophiles se raréfient considérablement au profit des éléments strictement acidophiles (*Dicranello-Polytrichetum formosi, Orthodicrano montani-Hypnetum filiformis dicranetosum viridis* et *typicum, Betulo pendulae-Fagetum sylvaticae, Lonicero periclymeni-Coryletum avellanae typicum*).

Le *Primulo elatioris-Quercocoenion roboris* se distingue bien des deux précédentes coenalliances par son caractère hygro-acidocline. Il s'agit de différents types de chênaies pédonculées, caractérisées par des syntaxons arborescents (*Querco roboris-Carpinetum betuli*), arbustifs (*Lonicero periclymeni-Coryletum viburnetosum opuli*), herbacés (*Carici brizoidis-Milietum effusi primuletosum elatioris*) et muscinaux (*Cirriphyllo piliferi-Eurhynchietum striati atrichetosum*, groupements saprolignicoles à *Orthodicranum flagellare* et à *Mnium hornum*) originaux.

1. Coenocl. *Hedero - Fagocoenetea sylvaticae*
(Ulotetum crispae typicum, Metzgerio-Zygodontetum borealis nesckeretosum, Homalio-Isothecietum myuri typicum, Neckero-Anomodontetum viticulosi homalietosum, Metzgerio-Zygodontetum borealis typicum, Neckero-Anomodontetum viticulosi typicum,...)
Coenassociations forestières européennes.

    1. Coenord. *Taxiphyllo - Acericoenetalia pseudoplatani*
    (Cirriphylletum vaucheri typicum, Taxiphyllo-Rhynchostegietum muralis, Cirriphyllo piliferi-Eurhynchietum striati loeskeobryetosum, Sambuco nigrae-Coryletum avellanae typicum, Cirriphyllo piliferi-Eurhynchietum striati thamnietosum,...)
    Coenassociations calcicoles psychrohygroclines.

1. Coenall. *Corydalido - Fraxinocoenion excelsioris*
(Leucojo verni-Scilletum bifoliae corydalidetosum cavae)
Erablières-frênaies et chênaies pédonculées-charmaies de fond de vallons et bas de versants sur colluvions calcaires fines.

    1. Coenass. *Corydalido solidae - Quercocoenetum roboris*
    (Querco roboris-Carpinetum fraxinetosum, Leucojo verni-Scilletum bifoliae corydalidetosum solidae)

    2. Coenass. *Corydalido cavae - Acericoenetum pseudoplatani*
    (Aceri pseudoplatani-Fraxinetum excelsioris, Phyllitido-Mercurialietum actaeetosum)

2. Coenall. *Phyllitido - Tiliocoenion platyphylli*
(Thamnietum alopecuri neckeretosum crispae, Encalypto streptocarpae-Fissidentetum cristati, Asplenio-Cystopteridetum polypodietosum, Tortello-Ctenidietum mollusci plagiopetosum oederi,...)
Erablières-tiliaies et érablières-charmaies psychrophiles sur éboulis grossiers.

    1. Coenass. *Lunario - Acericoenetum pseudoplatani*
    (Phyllitido-Mercurialietum lunarietosum, Asplenio-Cystopteridetum oxalidetosum,...)

    2. Coenass. *Phyllitido - Tiliocoenetum platyphylli*
    (Phyllitido-Mercurialietum typicum)

    3. Coenass. *Phyllitido - Carpinocoenetum betuli*
    (Scillo bifoliae-Ornithogaletum pyrenaici primuletosum elatioris, Phyllitido-Mercurialietum actaeetosum, Moehringio-Geranietum robertiani)

    4. Coenass. *Leucojo - Tiliocoenetum platyphylli*
    (Leucojo verni-Scilletum bifoliae corydalidetosum solidae, Rusco aculeati-Ornithogaletum pyrenaici phyllitidetosum, Sambuco nigrae-Coryletum avellanae daphnetosum laureolae)

3. Coenall. *Actaeo - Fagocoenion sylvaticae*
(Tilio platyphylli - Fagetum sylvaticae typicum)
Hêtraies-tiliaies des fortes pentes d'ubac sur colluvions argilo-caillouteuses.

    1. Coenass. *Phyllitido - Fagocoenetum sylvaticae*
    (Phyllitido-Mercurialietum polystichetosum setiferi, Phyllitido-Mercurialietum actaeetosum)

    2. Coenass. *Scillo bifoliae - Fagocoenetum sylvaticae*
    (Scillo bifoliae-Ornithogaletum pyrenaici primuletosum elatioris)

3. Coenass. *Dentario heptaphylli - Fagocoenetum sylvaticae*
(Dentario-Mercurialietum, Tortello-Ctenidietum mollusci **scapaniet.**, *Orthotricho straminei-Pterigynandretum filiformis, Sambucetum racemosae)*

2. Coenord. *Homomallio - Quercocoenetalia petraeae*
(Homalio-Isothecietum myuri tortelletosum, Cirriphylletum vaucheri camptothecietosum, Homomallietum incurvati, Thuidio recogniti-Loeskeobryetum brevirostris, Fissidento taxifolii-Eurhynchietum striati typicum,...)
Coenassociations calcicoles mésophiles à thermoxérophiles.

1. Coenall. *Seslerio - Acericoenion opali*
(Camptothecietum lutescentis, Frullanio tamarisci-Ctenidietum mollusci, Tamo-Coryletum avellanae, Cotoneastro-Amelanchieretum)
Hêtraies, tiliaies-érablières et chênaies pubescentes thermoxérophiles.

1. Coenass. *Convallario - Fagocoenetum sylvaticae*
(Tilio platyphylli-Fagetum sylvaticae sorbetosum ariae, Convallario-Mercurialietum gymnocarpietosum, Frullanio tamarisci-Neckeretum crispae antitrichietosum)

2. Coenass. *Convallario - Tiliocoenetum platyphylli*
(Aceri opali-Tilietum platyphylli typicum, Convallario-Mercurialietum polygonatetosum odorati)

3. Coenass. *Carici albae - Fagocoenetum sylvaticae*
(Cephalanthero-Caricetum albae, Fraxino-Fagetum sylvaticae sorbetosum ariae, Laserpitio latifolii-Teucrietum scorodoniae)

4. Coenass. *Thlaspio montani - Quercocoenetum pubescentis*
(Sorbo ariae-Quercetum pubescentis typicum, Thlaspio montani-Seslerietum variae,...)

5. Coenass. *Rusco - Quercocoenetum pubescentis*
(Sorbo ariae-Quercetum pubescentis tilietosum platyphylli, Rusco aculeati-Ornithogaletum pyrenaici melittietosum, Coronillo-Prunetum mahaleb, Asplenio fontani-Ceterachetum officinarum)

2. Coenall. *Pulmonario montanae - Carpinocoenion betuli*
(Calamintho-Brachypodietum sylvatici, Daphno mezerei-Ligustretum typicum,...)
Chênaies-charmaies calcicoles thermophiles à mésophiles.

1. Coenass. *Lathyro nigri - Quercocoenetum petraeae*
(Lathyro nigri-Caricetum montanae, Cirriphyllo piliferi-Eurhynchietum striati typicum,...)

2. Coenass. *Rusco - Carpinocoenetum betuli*
(Rusco aculeati-Ornithogaletum pyrenaici typicum, Aceri opali-Tilietum platyphylli carpinetosum, **Coronillo** *emeri-Daphnetum laureolae)*

3. Coenass. *Melittio - Carpinocoenetum betuli*
(Scillo bifoliae-Ornithogaletum pyrenaici melittietosum)

4. Coenass. *Moehringio - Carpinocoenetum betuli*
(Moehringio-Geranietum robertiani, Thuidio recogniti-Loeskeobryetum brevirostris, Porello laevigatae-Neckeretum crispae,...)

5. Coenass. *Scillo bifoliae-Carpinocoenetum betuli*
(Querco petraeae-Carpinetum betuli typicum, Scillo bifoliae-Ornithogaletum pyrenaici typicum)

6. Coenass. *Asaro - Fagocoenetum sylvaticae*
(Polygonato verticillati-Ornithogaletum pyrenaici typicum, Tilio platyphylli-Fagetum sylvaticae typicum, Orthotricho straminei-Pterigynandretum filiformis,...)

3. Coenord. *Atricho - Fagocoenetalia sylvaticae*
(Homalio-Isothecietum myuri dicranetosum, Fissidento taxifolii-Eurhynchietum striati atrichetosum, Festuco giganteae-Brachypodietum sylvatici, Orthodicrano montani-Hypnetum filiformis dolichothecetosum, Ulotetum crispae platygyrietosum,...)
Coenassociations mésoneutrophiles à acidophiles.

1. Coenall. *Luzulo pilosae - Carpinocoenion betuli*
(Lonicero periclymeni-Coryletum avellanae loniceretosum xylostei, Calamintho-Brachypodietum sylvatici, Daphno mezerei-Ligustretum typicum, Homalio-Isothecietum myuri tortelletosum, Neckero-Anomodontetum viticulosi homalietosum,...)
Chênaies-charmaies-hêtraies mésoneutrophiles mésophiles.

1. Coenass. *Carici brizoidis - Carpinocoenetum betuli*
(Carici brizoidis-Milietum effusi typicum, Querco petraeae-Carpinetum betuli typicum)

2. Coenass. *Carici umbrosae - Fagocoenetum sylvaticae*
(Querco petraeae-Carpinetum betuli fagetosum, Carici montanae-Galietum odorati typicum, Carici montanae-Galietum odorati pteridietosum,...)

2. Coenall. *Pteridio - Fagocoenion sylvaticae*
(Dicranello heteromallae-Polytrichetum formosi typicum, Orthodicrano montani-Hypnetum filiformis dicranetosum viridis, Lonicero periclymeni-Coryletum avellanae typicum, Orthodicrano-Hypnetum filiformis typicum)
Hêtraies-chênaies(-charmaies) mésoacidophiles à acidophiles, mésophiles.

1. Coenass. *Carici brizoidis - Fagocoenetum sylvaticae*
   (Carici brizoidis-Milietum effusi pteridietosum, Betulo pendulae-Fagetum sylvaticae carpinetosum, Metzgerio-Zygodontetum borealis typicum,...)

2. Coenass. *Luzulo luzuloidis - Quercocoenetum petraeae*
   (Betulo pendulae-Fagetum sylvaticae typicum, Carici piluliferae-Pteridietum aquilini, Pleuridio-Ditrichetum pallidi,...)

3. Coenall. *Primulo elatioris - Quercocoenion roboris*
   (Lonicero periclymeni-Coryletum viburnetosum opuli, Carici brizoidis-Milietum effusi primuletosum elatioris, Cirriphyllo piliferi-Eurhynchietum striati atrichetosum, Querco roboris-Carpinetum betuli fraxinetosum)
   Chênaies pédonculées hygroacidoclines.

   1. Coenass. *Primulo elatioris - Fagocoenetum sylvaticae*
      (Fissidento taxifolii-Eurhynchietum striati)

   2. Coenass. *Ficario - Fraxinocoenetum excelsioris*
      (Ficario vernae-Anemonetum nemorosae, groupement à *Prunus padus* et *Ribes rubrum,...)*

   3. Coenass. *Primulo elatioris - Quercocoennetum roboris*
      (Querco roboris-Carpinetum betuli typicum, Carici montanae-Galietum odorati primuletosum elatioris, Daphno mezerei-Ligustretum viburnetosum opuli).

15.2. COMPARAISON AVEC LE SYNSYSTÈME DES "ASSOCIATIONS FORESTIÈRES" CLASSIQUES

Le synsystème classique des "associations forestières" a pour objet la classification des phytocoenoses forestières sur la base de la combinaison floristique globale des synusies arborescentes, arbustives, herbacées et muscinales humicoles. Nous avons précédemment fait remarquer une étroite corrélation entre certaines "associations forestières" et quelques uns des coenotaxons élémentaires décrits dans le chapitre 14, ainsi que, sur un plan concret, une correspondance spatiale et temporelle entre individu de coenassociation, "individu d'association forestière" et station forestière (GILLET 1985b).

Par ailleurs, nous avons également montré (§ 12.6.) que le synsystème des "associations forestières" se calquait partiellement sur la classification des synusies herbacées et surtout arborescentes. Il nous a paru intéressant, dans ces conditions, de comparer la structuration de ce synsystème, basé sur la composition floristique des "taxomicrocoenoses" forestières (*cf.* § 7.2.2.), à celle de notre coenosystème, fondé sur la composition synusiale des phytocoenoses forestières.

Que l'on considère les synsystèmes d'OBERDORFER (1979), de RAMEAU (1981) ou de MOOR (1977), pour ne citer que ceux-là, on se rend vite compte que les grandes unités syntaxonomiques ne se superposent pas à nos coenotaxons de rang supérieur.

Les coenassociations équivalentes des "associations forestières" du *Carpinion betuli* (Issl. 31) Oberd. 53 et du *Fagion sylvaticae* Tx. et Diem. 36 se trouvent réparties dans les trois coenordres définis précédemment. La distinction entre *Fagetalia sylvaticae* Pawl. 28, *Quercetalia robori-petraeae* Tx. (31) 37 et *Quercetalia pubescenti-petraeae* Br.-Bl. 31 disparaît complètement si l'on considère les combinaisons de synusies intraforestières, tout au moins à l'échelle régionale où nous avons travaillé.

En effet, la logique de la structuration des grandes unités du synsystème classique repose essentiellement sur les principales coupures phytogéographiques. Par exemple, dans le synsystème mis au point par RAMEAU (1981), on peut reconnaître schématiquement un ordre subméditerranéen (*Quercetalia pubescenti-petraeae*), un ordre subatlantique (*Quercetalia robori-petraeae*), et un ordre essentiellement médioeuropéen (*Fagetalia sylvaticae*), incluant un sous-ordre montagnard (*Abieti-Fagenalia* Rameau 81) et un sous-ordre collinéen (*Carpino-Fagenalia* Rameau 81). En revanche, notre coenosystème régional traduit très clairement un découpage des grandes unités selon les caractères stationnels mésoclimatiques et édaphiques : un coenordre de forêts calcicoles psychrohygroclines (*Taxiphyllo-Acericoenetalia pseudoplatani*), un coenordre de forêts calcicoles-thermoxéroclines (*Homomallio-Quercocoenetalia petraeae*), et

un coenordre de forêts acidoclines (*Atricho-Fagocoenetalia sylvaticae*).

Ainsi, du strict point de vue de la classification des phytocoenoses, le coenosystème induit par l'application de l'approche synusiale intégrée s'avère d'emblée beaucoup plus informatif sur les conditions stationnelles que la structuration des "associations forestières" traditionnelles; il rejoint partiellement le découpage phytoécologique des "types de stations forestières" (GILLET 1985b). Les raisons en sont manifestement très complexes, et il n'est pas dans notre propos de les analyser en détail ici. Toutefois, il nous paraît intéressant d'aborder quelques aspects qui nous paraissent essentiels à la compréhension de ces résultats.

Tout d'abord, il convient de remarquer que la prise en compte des communautés bryophytiques n'est pas sans conséquence sur l'individuation des grandes unités coenotaxonomiques. En effet, les syntaxons élémentaires muscinaux épilithiques, épiphytiques et épigéiques sont de très fidèles indicateurs des conditions stationnelles mésoclimatiques et édaphiques : rappelons simplement ici le rôle informateur des synusies épiphytiques de la base des troncs (ainsi que des synusies terricoles des taupinières, talus, etc.) sur la fertilité minérale des horizons profonds du sol, celui des synusies épilithiques sur le mésoclimat, l'importance et la variété des microbiotopes rocheux intraforestiers, celui des synusies épigéiques humicoles sur les propriétés géochimiques et pédoclimatiques de l'humus, etc. Nous avons vu que ces syntaxons constituaient l'essentiel des caractéristiques et différentiels des unités supérieures (de la coenalliance à la coenoclasse). La seule prise en compte des synusies arborescentes, arbustives et herbacées rendrait la définition des grandes unités beaucoup plus floue.

A propos du synsystème des "associations forestières", il faut également considérer que la conception de "l'association territoriale" qui prévaut aujourd'hui ne peut que favoriser une structuration phytogéographique des grandes unités, au détriment d'un découpage écologique selon les facteurs stationnels. Une "association forestière territoriale" comme le *Scillo-Carpinetum* Rameau 74 recouvre en réalité une grande hétérogénéité de types stationnels : la seule "race jurassienne" englobe par exemple des phytocoenoses aussi différentes que les hêtraies-tiliaies-charmaies psychrohygroclines de pente d'ubac (correspondant à notre *Scillo-Fagocoenetum sylvaticae*), les érablières-tiliaies-charmaies thermoxéroclines (*Rusco-Carpinocoenetum betuli*), les chênaies-charmaies mésophiles de l'étage collinéen (*Scillo-Carpinocoenetum betuli*) et les hêtraies-chênaies-charmaies des plateaux de l'étage montagnard inférieur (*Asaro-Fagocoenetum sylvaticae*)... Etant donné que la plupart des synthèses se basent sur des listes synthétiques mêlant l'ensemble de ces variations, on ne s'étonnera pas que les constructions synsystématiques fassent ressortir les faibles variations d'origine phytogéographique en reléguant au rang de sous-associations, variantes ou sous-variantes des variations d'origine stationnelle !

Ceci dit, il est difficile d'affirmer que le modèle de structuration coenotaxonomique qui s'impose si nettement à notre synthèse régionale reste valable sur l'ensemble de l'Europe. En effet, il est fort probable qu'un certain nombre de syntaxons élémentaires, surtout herbacés, soient remplacés par d'autres combinaisons floristiques en dehors de notre dition. Toutefois, si l'on considère l'aire géographique très étendue des syntaxons muscinaux (et probablement aussi des syntaxons arborescents), qui constituent la trame de notre coenosystème, on peut s'attendre à la possibilité d'une transposition de ce modèle à un cadre géographique sensiblement plus large.

Quoi qu'il en soit et malgré son caractère nécessairement provisoire, le présent système régional des coenassociations forestières du Jura nord-occidental constitue un apport heuristique important. Il démontre qu'il est possible, et selon nous plus que souhaitable, d'envisager la hiérarchisation inductive des phytocoenoses forestières à partir de leur composition synusiale, et d'obtenir ainsi une classification "naturelle" qui synthétise l'ensemble des connaissances floristiques, structurales et écologiques sur ce type de végétation.

* *
*

Chapitre Seizième

PHYTOCOENOSES FORESTIÈRES ET PAYSAGES VÉGÉTAUX

RÉSUMÉ

À partir de quelques exemples de chronoséquences et de toposéquences phytocoenotiques observées dans la dition, est proposé un réajustement des conceptions classiques concernant les relations entre structure et dynamique de la végétation. On y évoque la différence fondamentale entre les successions, généralement cycliques et réversibles, des synusies à l'intérieur des phytocoenoses, et les successions, normalement lentes et irréversibles, des phytocoenoses au sein des individus de sigmassociations. L'exemple de deux toposéquences homologues illustre le phénomène de géovicariance au niveau d'une structure topographique. Enfin, une étude comparative des caractères floristiques, synusiologiques et phytocoenologiques des paysages forestiers du Jura nord-occidental aboutit à la l'individualisation de cinq zones phytogéographiques élémentaires, et à la délimitation précise des étages collinéen et montagnard inférieur ainsi que des territoires occidentaux (Jura bisontin) et orientaux (Jura alsatique).

Parmi les différents niveaux d'organisation de la végétation définis dans le chapitre 7, nous nous sommes exclusivement consacré jusqu'ici aux niveaux inférieurs (synusies intraforestières et phytocoenoses forestières), selon la logique de l'approche intégrée préconisée. Cependant, au terme de ce travail monographique, il nous a semblé indispensable d'aborder, ne serait-ce que succinctement, le problème des grandes unités paysagères (chronoséquences, toposéquences, climaséquences, etc.), même si les données actuellement disponibles sont encore très partielles.

En effet, l'objectif cognitif ultime de la méthode phytosociologique intégrée est de décrire et d'expliquer l'ensemble des unités de végétation, à toutes les échelles de perception, depuis le niveau synusial jusqu'au niveau des grands territoires phytogéographiques. Ce projet ambitieux nécessite à la base une parfaite connaissance de l'ensemble des associations végétales d'un territoire donné, dans leur composition floristique, leur structure et leur fonctionnement. Or nos connaissances sur les synusies et phytocoenoses extraforestières de notre dition sont encore trop incomplètes pour autoriser une synthèse aux niveaux d'intégration supérieurs.

C'est pourquoi nous nous contenterons ici d'une brève description de quelques exemples de sigmassociations et de géosigmassociations, qui nous permettront de soulever un certain nombre de problèmes fondamentaux.

Enfin, nous terminerons par une tentative de synthèse partielle de *chorologie intégrée*, destinée à circonscrire des terroirs phytogéographiques, essentiellement à partir de leur végétation forestière potentielle.

16.1. CHRONOSÉQUENCES ET SIGMASSOCIATIONS

On s'accorde à considérer que, dans notre dition, la dynamique de la végétation tend naturellement vers un stade climacique forestier (à l'exception de certains biotopes très particuliers : falaises, cours d'eau,...). On peut supposer que les phytocoenoses forestières (qu'elles soient décrites en termes d'"associations forestières" ou de coenassociations forestières) représentent la végétation potentielle régionale, telle que l'on peut la concevoir dans les conditions écologiques actuelles (facteurs climatiques, édaphiques,... et anthropiques).

Les phytosociologues ont l'habitude de considérer la *série de végétation* comme l'enchaînement, linéaire ou plus ou moins ramifié à la base, d'associations végétales, sensé aboutir à un climax unique, généralement forestier. L'analyse synchronique de ces chronoséquences végétales peut aboutir à la définition de *sigmassociations* (*cf.* § 5.4.2.).

Un essai préliminaire de caractérisation des sigmassociations du Jura a été proposé par GEHU et GEHU-FRANCK (1978a). En dehors de son intérêt théorique, cette contribution se heurte à une connaissance très imparfaite et incomplète des syntaxons. Chacune des "synassociations" définies par ces auteurs correspond à une seule "association forestière" climacique.

Selon nous, les séries de végétation représentent des successions de phytocoenoses, plus que des successions de synusies. C'est pourquoi nous considérons que leur définition nécessite la connaissance préalable de l'organisation spatio-temporelle de leurs phytocoenoses constitutives. En particulier, l'interprétation dynamique des observations structurales synchroniques (ourlets, manteaux,...) peut être contredite par des observations diachroniques sur la colonisation primaire d'une surface dénudée.

Un premier exemple régional nous permettra d'illustrer notre point de vue.

Prenons le cas très classique de la "série calcicole collinéenne du chêne sessile", dont le climax est, dans notre dition, une chênaie-charmaie rattachée à l'"association forestière" du *Scillo-Carpinetum* ou, selon nos conceptions, à la coenassociation forestière du *Scillo bifoliae-Carpinocoenetum betuli* (*cf.* § 14.3.10.).

RAMEAU & SCHMITT (1983) considèrent les stades suivants dans la série dynamique primaire aboutissant, sur le Premier Plateau du Jura, à la "race jurassienne" du *Scillo-Carpinetum* :

Scillo-Carpinetum
↑
Ligustro-Prunetum
↑
Coronillo-Vicietum tenuifoliae
↑
pelouse du *Mesobromion*
↑
Cerastietum pumili

Nos observations personnelles nous incitent à proposer une interprétation différente de cette "série de végétation". En effet, cette série correspond essentiellement à une succession *spatiale*, que l'on peut fréquemment observer au contact de la forêt et de la pelouse, qui correspondent chacune à une phytocoenose en équilibre, stabilisée par l'action humaine.

Dans le détail, la phytocoenose de pelouse est formée de l'agencement d'un nombre variable de synusies herbacées et muscinales. L'équilibre de ces différents constituants est sous la dépendance directe de la pression anthropozoogène. Le plus souvent, ces pelouses mésophiles sont entretenues par la fauche (plus ou moins régulière) et par le pâturage extensif des bovins.

Le type de synusie herbacée le mieux représenté dans une telle pelouse régulièrement entretenue correspond au faciès typique du *Mesobrometum erecti seselietosum* Pottier-Alap. 42, dominé par *Bromus erectus* et assez riche en espèces prairiales. Un "faciès" à *Brachypodium pinnatum* se développe aux endroits (ou aux périodes) où la fauche et le pâturage sont plus réduits.

L'affleurement localisé de dalles calcaires diaclasées (lapiaz,...) est assez fréquent dans ces pelouses. Le piétinement du bétail peut, dans certains cas, favoriser l'extension de ces zones écorchées, dans lesquelles se développent le *Cerastietum pumili* Oberd. et Müll. 61 et plusieurs associations muscinales (*Tortelletum inclinatae* Stodiek 37, etc.).

Ainsi, la phytocoenose de pelouse peut être le siège de cycles dynamiques internes surtout liés aux fluctuations des facteurs anthropiques.

Au contact de la phytocoenose forestière, se développe une lisière préforestière, elle-même stabilisée par l'Homme, dans laquelle on distingue classiquement un ourlet herbacé (qui tend à s'étendre en direction de la pelouse) et un manteau arbustif (attenant à la forêt), partiellement superposés. Il faut remarquer que cette structure n'est développée que dans les lisières stabilisées depuis plusieurs dizaines d'années au moins, et qu'elle correspond donc à une structure évoluée qui n'a rien à voir avec une structure colonisatrice pionnière.

La composition floristique des ourlets externes varie,

en particulier selon les conditions d'éclairement. Dans notre dition, un ourlet bas franchement héliophile à *Trifolium rubens*, *Coronilla varia*, *Digitalis lutea*,... peut être rattaché au *Coronillo-Vicietum tenuifoliae* Rameau et Royer 83. Un ourlet haut à *Vicia dumetorum* et *Rubus div. sp.* (*Vicietum sylvatico-dumetorum* Th. Müll. 61 ?) le remplace dans les lisières externes stabilisées à éclairement moyen. Les manteaux relèvent du *Ligustro-Prunetum spinosae* Tx. 52. Plusieurs syntaxons muscinaux des *Hylocomietalia* restent à définir au niveau de ces lisières préforestières.

Nous considérons que ces lisières préforestières peuvent constituer des phytocoenoses autonomes. En effet, elles présentent une organisation architecturale et une composition synusiale originale. Leur développement linéaire et souvent discontinu leur donne toutefois un caractère particulier. Dans certaines conditions, ces phytocoenoses de lisière peuvent acquérir un développement spatial, notamment dans le cas des pelouses abandonnées au contact des massifs forestiers.

En effet, il n'est pas rare, par exemple dans la partie nord du Bois des Cordées (Plateau de Montrond), d'observer l'envahissement d'anciennes pelouses par les "broussailles". Cette évolution se manifeste d'abord par l'extension rapide du "faciès" à brachypode. Les arbustes du *Ligustro-Prunetum*, toujours mêlés à de jeunes arbres (*Prunus avium*, *Carpinus betulus*, *Populus tremula*, *Salix capraea*, *Quercus robur*,...) germent et envahissent de façon diffuse la friche à brachypode, tandis que l'ourlet progresse "en nappe" à partir de l'ancienne lisière préforestière. Cette déstabilisation devient vite irréversible et la phytocoenose de pelouse cède la place à une fruticée de plus en plus dense, dans laquelle subsiste pendant plusieurs dizaines d'années une mosaïque floue de synusies mal structurées dans lesquelles dominent les éléments de la phytocoenose de lisière. L'évolution ultérieure vers la phytocoenose forestière (*Scillo-Carpinocoenetum*) est plus lente et nécessite des stades intermédiaires encore mal connus.

D'autre part, la colonisation de terrains dénudés éloignés des lisières forestières (anciennes cultures, remblais,...), obéit à des modalités très différentes : les espèces muscinales, herbacées, arbustives et arborescentes pionnières se développent

simultanément, et l'organisation synusiale et phytocoenotique ne se met en place que tardivement, après une certaine stabilisation de la flore (stade de la "préforêt", à rapprocher des phases sylvigénétiques dominées par les "nomades héliophiles").

Ainsi, le schéma linéaire classique de la succession des associations végétales d'une série découle selon nous d'une vision simpliste et tronquée de la dynamique naturelle. Il mélange des phénomènes dynamiques réversibles qui caractérisent l'évolution cyclique interne d'une phytocoenose "stabilisée", et des phénomènes dynamiques profonds et irréversibles, qui s'accompagnent de la déstabilisation structurale d'une phytocoenose et de son remplacement par une autre phytocoenose.

La différenciation d'une phytocoenose correspond en fait au développement d'un système quasi-autonome, dont la structure spatio-temporelle est adaptée aux conditions écologiques locales, dans leurs composantes naturelles et anthropiques. Ainsi, au sein d'une même végétation potentielle, donc d'une même sigmassociation, pourront se différencier un nombre variable de types de phytocoenoses stables et autonomes. Dans notre exemple, nous distinguerons des phytocoenoses de pelouse mésophile, des phytocoenoses de lisière préforestière, et des phytocoenoses forestières (*Scillo-Carpinocoenetum*); d'autres phytocoenoses, à structure plus simple, doivent y être ajoutées : prairies de fauche amendées (groupements de l'*Arrhenatherion* Br.-Bl. 25,...), pâturages intensifs (groupements du *Cynosurion* Tx. 47,...).

L'évolution d'une phytocoenose à une autre s'accompagne toujours de transformations structurales et floristiques importantes, et fait le plus souvent intervenir des phases transitoires instables (groupements pionniers, etc.).

Il est intéressant de comparer cette sigmassociation dont la dynamique est très influencée par l'Homme aux sigmassociations de chênaies pubescentes, localisées dans notre dition aux abords des corniches ensoleillées. Dans ces dernières, en effet, se développent des pelouses et des ourlets primaires, stabilisés par les conditions stationnelles naturelles (blocage

de la dynamique progressive primaire en bordure de corniche). Dans le Jura nord-occidental, nous avons pu différencier deux sigmassociations de chênaies pubescentes bien distinctes.

La première est assez bien connue et se développe électivement à l'étage montagnard inférieur, principalement sur les corniches qui encadrent les reculées de la haute vallée de la Loue.

Les phytocoenoses forestières correspondant au stade climacique de cette "série subméditerranéo-montagnarde du chêne pubescent" se rattachent au *Thlaspio montani-Quercocoenetum pubescentis* (*cf.* § 14.3.4.).

Une phytocoenose de lisière se différencie généralement en arrière de la corniche, comprenant une association de manteau, le *Cotoneastro-Amelanchieretum* Faber 38, et plusieurs syntaxons d'ourlets externes (*Geranio-Peucedanetum cervariae* Th. Müll. 61 à *Rosa pimpinellifolia, Rhamnus saxatilis,...* et groupement provisoire à *Molinia arundinacea, Genista germanica, Serratula tinctoria, Calluna vulgaris,...* plus localisé).

Les phytocoenoses de pelouse se rattachent à une coenassociation que nous avons décrite récemment dans la reculée de Valbois (GILLET 1986a), le *Rhytidio-Anthyllidocoenetum montanae* Gillet 86 *prov.*, renfermant plusieurs associations herbacées (*Carici-Anthyllidetum montanae* Pottier-Alap. 42, *Poo badensis-Allietum montani* Gauckl. 57, *Iberidetum intermediae* J.L. Rich. 71) et muscinales (*Hypno elatae-Rhytidietum rugosae* Vadam 83 à *Pleurochaete squarrosa, Tortelletum inclinatae* Stodiek 37,...).

Enfin, les pitons rocheux et les falaises subverticales entretiennent un type de phytocoenose rupicole (*Grimmio-Hieraciocoenetum humilis* Gillet 86 *prov.*), avec essentiellement le *Potentillo-Hieracietum* (Br.-Bl. 33) J.L. Rich. 72 et le *Tortulo montanae-Grimmietum orbicularis ass. nov.*

Bien que ces phytocoenoses soient théoriquement reliées dynamiquement les unes aux autres, elles se comportent dans la réalité comme de véritables "paraclimaxes", en raison des contraintes édaphiques et mésoclimatiques. Cependant, il nous semble logique de les réunir dans une même sigmassociation,

en raison de l'introgression régulière des synusies qui les composent, et de l'étroite parenté phytogéographique de l'ensemble de la flore (prédominance des préalpines-subméditerranéennes et des subméditerranéennes).

Le complexe des chênaies pubescentes de la région basse bisontine (étage collinéen entre Quingey et Baume-les-Dames), jusqu'ici très mal connu, s'avère très différent de la sigmassociation précédente. Cette "série subméditerranéenne collinéenne du chêne pubescent" se développe principalement sur les pentes fortes en exposition sud qui jalonnent la vallée du Doubs. La flore se caractérise par la prédominance des subméditerranéo-subatlantiques et des subméditerranéennes.

Les phytocoenoses forestières climaciques correspondent au *Rusco-Quercocoenetum pubescentis* (chênaies pubescentes-tiliaies-charmaies à buis, *cf.* § 14.3.5.).

Les phytocoenoses de fruticées, qui peuvent fréquemment présenter un développement spatial (Beure, Rosemont à Besançon,...), intègrent le *Coronillo-Prunetum mahaleb* Gallandat 72 (souvent dominé par *Buxus sempervirens*) et un groupement d'ourlet original du *Geranion sanguinei* Tx. ap. Th. Müll. 61 (avec *Geranium sanguineum, Peucedanum cervaria, Melampyrum arvense, Trifolium rubens, Campanula rapunculus, Orlaya grandiflora,...*).

Les pelouses constituent une coenassociation tout aussi originale, avec le *Carici halleranae-Brometum* Pottier-Alap. 42 (renfermant *Carex hallerana, Anthericum liliago, Helianthemum nummularium* ssp. *nummularium, Festuca hervieri, Himantoglossum hircinum, Ophrys sphegodes, Carex humilis,...*), le *Cerastietum pumili* Oberd. et Th. Müll. 61 (à *Trifolium scabrum, Teucrium botrys,...*), l'*Hypno elatae-Rhytidietum rugosae* Vadam 83 (à *Pleurochaete squarrosa*), le *Tortelletum inclinatae* Stodiek 37, plusieurs groupements du *Phascion mitriformis* Waldheim 47 à définir (avec *Rhacomitrium canescens, Weisia crispata, Riccia sorocarpa, Barbula acuta, B. hornschuchiana,...*).

Les microfalaises hébergent des lambeaux de phytocoenoses constituées par un groupement herbacé rupicole méconnu à *Melica ciliata, Sedum album, Stachys recta, Allium sphaerocephalum, Lactuca perennis, Sesleria varia,* etc., et plusieurs syntaxons

muscinaux très intéressants (*Tortulo montanae-Grimmietum orbicularis* (Vadam 83) *ass. nov., Encalypto streptocarpae-Weisietum crispatae hymenostometosum tortilis nov.*,...).

Cette brève description, même si elle s'appuie sur des données encore très incomplètes, montre bien l'originalité de cette sigmassociation, que l'on peut considérer comme la vicariante collinéenne occidentale de la précédente.

Ces trois exemples donnent un aperçu très partiel de la complexité de l'organisation spatio-temporelle des phytocoenoses en chronoséquences. Ils démontrent néanmoins tout l'intérêt du développement de l'approche phytosociologique intégrée pour la compréhension de la dynamique de la végétation. En particulier, les sigmassociations ne pourront être véritablement comprises qu'à partir d'une analyse structurale (synchronique) et dynamique (diachronique et synchronique) des phytocoenoses (forestières et extraforestières).

16.2. TOPOSÉQUENCES ET GÉOSIGMASSOCIATIONS

La réalisation des transects synusiaux (*cf.* chapitre 13) ou phytocoenotiques permet de mettre en évidence des "séries topographiques" répétitives, liées à un contexte géomorphologique donné. Il est dès lors possible de définir des géosigmassociations au niveau de chaque "grande unité géomorphologique". Nous ne reviendrons pas sur le problème délicat de la délimitation de ces unités (existence de "seuils géomorphologiques", changements brutaux dans la composition synusiale,...).

Nous nous bornerons à une présentation rapide de quelques géosigmassociations caractéristiques des paysages forestiers de notre dition.

Les plateaux calcaires du Bajocien supérieur et du Bathonien, parsemés de dolines, sont fréquents à l'étage collinéen. Ils constituent des unités paysagères bien individualisées, dans lesquelles on peut reconnaître une mosaïque répétitive

de coenassociations (ou de sigmassociations). D'une région à l'autre, cependant, on relève des différences sensibles, notamment dans les toposéquences forestières, qui nous intéresseront plus spécialement ici.

Dans la région des Avant-Monts occidentaux (forêt de Chailluz, etc.), la surface boisée des plateaux calcaires est occupée par une mosaïque de trois coenassociations différentes, dont le déterminisme fait intervenir l'épaisseur des formations superficielles (argiles de décarbonatation et limons) : les sols les plus superficiels sont le domaine du *Rusco-Carpinocoenetum betuli* (calcicole), qui est fréquemment remplacé par le *Carici brizoidis-Carpinocoenetum betuli* ("mésoneutrophile"), voire le *Carici brizoidis-Fagocoenetum sylvaticae* (mésoacidophile) sur les placages de limons les plus épais. Les dolines sont peuplées par le *Primulo elatioris-Quercocoenetum roboris* (fonds de dolines recouverts de limons soliflués), le *Leucojo-Tiliocoenetum platyphylli* (flancs escarpés exposés au NE) et le *Rusco-Carpinocoenetum betuli* (flancs caillouteux en pente faible diversement exposés).

Sur le Plateau de Montrond (Bois des Cordées, Bois l'Essart,...), par contre, si les biotopes sont analogues, les coenassociations forestières sont différentes pour la plupart. La surface des plateaux est occupée par une mosaïque de *Scillo bifoliae-Carpinocoenetum betuli* (calcicole) et de *Carici umbrosae-Fagocoenetum sylvaticae* ("mésoneutrophile"); les lapiaz, assez fréquents aux abords des dolines, supportent une coenassociation spécialisée (*Moehringio-Carpinocoenetum betuli*). Si la végétation forestière des fonds de dolines ne diffère pas sensiblement par rapport à la région précédente (*Primulo elatioris-Quercocoenetum roboris*), il n'en va pas de même des coenassociations de flancs de dolines (*Phyllitido-Carpinocoenetum betuli* et *Scillo bifoliae-Carpinocoenetum betuli*).

Ces deux exemples constituent une bonne illustration de systèmes homologues géovicariants correspondant à une même *structure topographique* (DE FOUCAULT 1984), que l'on peut résumer dans le tableau suivant (figure 34).

ELEMENTS DE LA TOPOSEQUENCE	AVANT-MONTS OCCIDENTAUX	PLATEAU DE MONTROND
Stations de fonds de dolines sur limons soliflués	*Primulo elatioris - Quercocoenetum roboris*	*Primulo elatioris - Quercocoenetum roboris*
Stations de flancs rocheux de dolines, exposés au nord-est	*Leucojo - Tiliocoenetum platyphylli*	*Phyllitido - Carpinocoenetum betuli*
Stations de plateaux calcaires sur sol superficiel caillouteux	*Rusco aculeati - Carpinocoenetum betuli*	*Scillo bifoliae - Carpinocoenetum betuli*
Stations de lapiaz sur plateaux calcaires	-	*Moehringio - Carpinocoenetum betuli*
Stations de plateaux calcaires sur argiles de décarbonatation et limons	*Carici brizoidis - Carpinocoenetum betuli*	*Carici umbrosae - Fagocoenetum sylvaticae*

Figure 34 : Comparaison de deux toposéquences forestières sur plateaux calcaires.

De la même manière, on peut décrire des toposéquences (et donc des géosigmassociations) homologues au niveau des versants des anticlinaux, des vallées et des reculées.

Ainsi, il s'avère que les paysages végétaux de chaque petite région naturelle se caractérisent par un assemblage original de sigmassociations et de géosigmassociations, ce qui nous amène à gravir encore un niveau de l'échelle en passant à la définition des territoires phytogéographiques.

16.3. ESSAI PRÉLIMINAIRE DE CHOROLOGIE INTÉGRÉE DES PAYSAGES FORESTIERS DU JURA NORD-OCCIDENTAL

Selon la définition donnée par GEHU et RIVAS-MARTINEZ (1981), "la *chorologie intégrée* est une science écologique qui se veut l'expression synthétique des données phytogéographiques, phytosociologiques et écosystématiques classiques. Sa base reste

la géographie physique mais sa définition et ses limites sont déterminées par l'ensemble des données biologiques, notamment celles liées aux espèces végétales et animales (taxonomie), aux groupements végétaux et animaux (syntaxonomie), aux complexes de groupements (sigma- et géosigmataxonomie) et aux écosystèmes (en tant que fonctionnement et intégration biotopes/biocoenoses)".

Elle vise à circonscrire des territoires biogéographiques élémentaires définis par un peuplement floristique et faunistique original, ainsi que par une combinaison particulière de biogéocoenoses.

Toutes les données disponibles sont utiles pour aboutir à une définition de ces unités fondamentales du paysage naturel. La phytosociologie intégrée est particulièrement apte à servir ces objectifs : elle permettra de comparer la répartition géographique des idiotaxons, des syntaxons, des coenotaxons, des sigmataxons et des géosigmataxons végétaux, afin de mettre en évidence les coupures phytogéographiques à des échelles variées (locale à mondiale).

Dans cet essai préliminaire, nous nous contenterons de synthétiser les données actuelles sur la distribution régionale des espèces, des types de synusies intraforestières et de phytocoenoses forestières, en intégrant également les données géographiques générales (géomorphologie, climatologie, géologie, etc., *cf.* chapitres 1, 2, 3 et 4).

Les résultats de ce travail synthétique nous permettent d'individualiser cinq "zones phytogéographiques élémentaires", dont les limites géographiques approximatives apparaissent sur la figure 35, et dont trois tableaux comparatifs résument les caractères floristiques (figure 36), synusiologiques (figure 37) et phytocoenologiques (figure 38).

Seuls les idiotaxons et syntaxons intraforestiers différentiels apparaissent dans les deux premiers tableaux, tandis que le troisième inclut la totalité des coenassociations forestières que nous avons définies. La représentation relative d'un taxon dans une zone est appréciée comme suit :

**** taxon très fréquent et abondant

*** taxon assez fréquent mais peu abondant

** taxon peu fréquent et peu abondant

* taxon rare et localisé

taxon absent ou presque

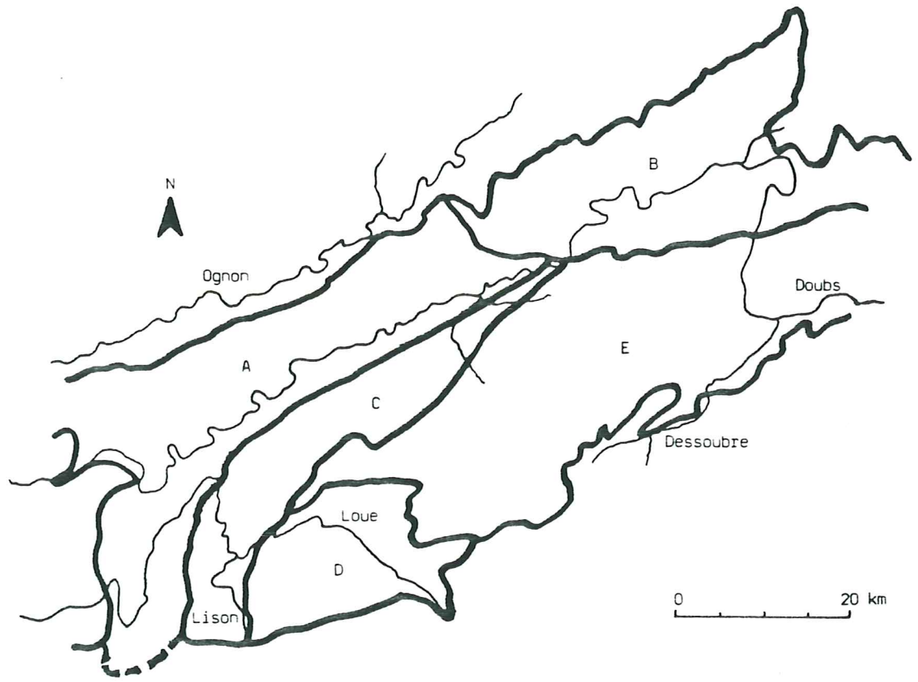


Figure 35 : Les zones phytogéographiques élémentaires du Jura nord-occidental.
A : Avant-Monts occidentaux et faisceaux de Quingey-Besançon. B : Collines préjurassiennes du Pays de Montbéliard. C : Plateau de Montrond et vallée du Lison. D : Plateau d'Amancey et haute vallée de la Loue. E : Plateaux et faisceaux de Vercel, de Pierrefontaine et du Lomont.
Zones A-B-C : étage collinéen; zones D-E : étage montagnard inférieur.
Zones A-C-D : Jura bisontin; zones B-E : Jura alsatique.

IDIOTAXONS	Zone A	Zone B	Zone C	Zone D	Zone E
JURA BISONTIN					
Ruscus aculeatus	****				
Iris foetidissima	***				
Polystichum setiferum	**				
Isopyrum thalictroides	**				
Asplenium fontanum	**				
Ceterach officinarum	**				
Quercus cerris	*				
Daphne laureola	****	*			
Carex depauperata	**	*			
Acer opalus	****		***	****	
Grimmia orbicularis	***		**	***	
Tortella nitida	**			**	
Cololejeunea rosettiana	***		***		
JURA ALSATIQUE					
Asarum europaeum		***			****
Hepatica triloba		**			***
Corydalis cava	*	***			***
ETAGE COLLINEEN					
Carex brizoides	****	****	***	*	*
Buxus sempervirens	****	**	**		
Sorbus torminalis	***	**	**		
Corydalis solida	***	**			
ETAGE MONTAGNARD					
Cotoneaster tomentosus					**
Pseudoleskeella catenulata					***
Gymnostomum aeruginosum				**	***
Carex alba				****	****
Asplenium viride				***	***
Lunaria rediviva		*		***	***
Aruncus dioicus				***	***
Rhamnus alpinus				***	***
Seligera tristicha				**	**
Polygonatum verticillatum			*	****	****
Sorbus aucuparia			**	**	**
Carex montana		*	***	****	****
Prenanthes purpurea		*		**	***
Dentaria heptaphyllos	*	*	*	****	****
Carex pilosa	*	*	*	*	***

Figure 36 : Tableau comparatif des caractères floristiques (espèces forestières) des zones phytogéographiques élémentaires du Jura nord-occidental.

La disjonction la plus nette se situe entre les zones A-B-C et les zones D-E. Nous l'interprétons comme la séparation entre l'*étage collinéen* et l'*étage montagnard inférieur*.

En effet, les espèces montagnardes sont significativement très fréquentes dans la partie SE de notre dition, dès les premiers reliefs de l'accident de Mamirolle et de la chaîne du Lomont (zones D et E). Par contre, les espèces collinéennes caractérisent la région des Avant-Monts occidentaux, des faisceaux de Quingey et de Besançon (zone A), et des collines pré-

jurassiennes du Pays de Montbéliard (zone B). Le plateau de Montrond (zone C) présente un caractère intermédiaire entre les deux étages, mais il se rattache dans l'ensemble à l'étage collinéen.

SYNTAXONS	Zone A	Zone B	Zone C	Zone D	Zone E
JURA BISONTIN					
Rusco aculeati-Ornithogaletum pyrenaici	****				
Coronillo emeri-Daphnetum laureolae	****				
Phyllitido-Mercurialietum polystichetosum setif.	***				
Sambuco nigrae-Coryletum daphnetosum laureolae	***		*		
Asplenio fontani-Ceterachetum officinarum	**				
Aceri opali-Tilietum carpinetosum	****			***	**
ETAGE COLLINEEN					
Leucojo-Scilletum corydalidetosum solidae	***	***			
Betulo pendulae-Fagetum carpinetosum	***	***	**		
Scillo bifoliae-Ornithogaletum pyrenaici	**	****	****		
Carici brizoidis-Milietum effusi	****	****	***		
Asplenio-Cystopteridetum polypodietosum	***	***	***		
ETAGE MONTAGNARD					
Pseudoleskelletum catenulatae				*	***
Polygonato verticillati-Ornithogaletum pyrenaici				****	****
Fraxino-Fagetum sylvaticae				***	***
Dentario-Mercurialietum				***	***
Cephalanthero-Caricetum albae				***	***
Asplenio-Cystopteridetum oxalidetosum				***	***
Phyllitido-Mercurialietum lunarietosum				***	***
Cotoneastro-Amelanchieretum				**	**
Orthotricho straminei-Pterigynandretum				****	****
Carici montanae-Galietum odorati		*	*		

Figure 37 : Tableau comparatif des caractères synusiologiques (associations intraforestières) des zones phytogéographiques élémentaires du Jura nord-occidental.

La distribution des syntaxons intraforestiers et plus encore des coenassociations forestières confirme et accentue cette coupure majeure entre A-B-C et D-E.

Mais une autre discontinuité, plus discrète et plus diffuse sépare notre dition en une partie occidentale et une partie orientale. En effet, on peut distinguer, à la suite de MAGNIN (1893), un *Jura bisontin* (zones A-C-D), et un *Jura alsatique*, plus oriental (zones B-E). La limite entre ces deux ensembles se superpose approximativement à la bordure boréo-orientale de l'aire continue d'*Acer opalus* et à la bordure austro-occidentale de l'aire continue d'*Asarum europaeum*. Les différences entre la végétation synusiale et phytocoenotique du Jura bisontin et celle du Jura alsatique sont moins sensibles.

Si le Jura bisontin présente beaucoup d'analogies floristiques avec le Jura salinois et lédonien (Jura central de BRIQUET, Jura occidental de MAGNIN...), le Jura alsatique se rapproche davantage du Jura septentrional (au sens de BRIQUET).

La limite entre ces deux ensembles est assez nette pour l'étage collinéen (seuil de Baume-les-Dames); par contre, à l'étage montagnard inférieur, elle est plus diffuse : elle partage le plateau d'Amancey et le plateau de Vercel en contournant la haute vallée de la Loue vers l'est.

COENOTAXONS	Zone A	Zone B	Zone C	Zone D	Zone E
JURA BISONTIN					
Rusco-Carpinocoenetum betuli	****				
Rusco-Quercocoenetum pubescentis	***				
Leucojo-Tiliocoenetum platyphylli	***				
JURA ALSATIQUE					
Corydalido cavae-Acericoenetum pseudoplatani	*	*			***
ETAGE COLLINEEN					
Corydalido solidae-Quercocoenetum roboris	***	***			
Carici brizoidis-Carpinocoenetum betuli	****	****	***		
Carici brizoidis-Fagocoenetum sylvaticae	****	****	***		
Ficario-Fraxinocoenetum excelsioris	***	***	***		
Luzulo luzuloidis-Quercocoenetum petraeae	**	**	**		
Scillo-Carpinocoenetum betuli	**	****	****		
Primulo elatioris-Fagocoenetum sylvaticae	*	***	***		
ETAGE MONTAGNARD					
Convallario-Fagocoenetum sylvaticae				***	**
Asaro-Fagocoenetum sylvaticae				****	****
Carici albae-Fagocoenetum sylvaticae				****	****
Dentario-Fagocoenetum sylvaticae				***	****
Lunario-Acericoenetum pseudoplatani				***	***
Carici umbrosae-Fagocoenetum sylvaticae			***	****	****
Lathyro nigri-Quercocoenetum petraeae			**	***	*
Thlaspio montani-Quercocoenetum pubescentis	*	*	*	***	***
COENOTAXONS A LARGE REPARTITION					
Primulo elatioris-Quercocoenetum roboris	****	***	****	***	***
Phyllitido-Tiliocoenetum platyphylli	***	***	***	***	***
Phyllitido-Fagocoenetum sylvaticae	***	***	**	**	**
Scillo-Fagocoenetum sylvaticae	***	***	***	**	**
Convallario-Tiliocoenetum platyphylli	**	**	**	***	***
Phyllitido-Carpinocoenetum betuli	**	**	***		**
Melittio-Carpinocoenetum betuli		***	***	**	**
Moehringio-Carpinocoenetum betuli			***	**	**

Figure 38 : Tableau comparatif des caractères phytocoenologiques (coenassociations forestières) des zones phytogéographiques élémentaires du Jura nord-occidental.

Au sein du Jura bisontin, la zone A s'individualise très nettement, autant par ses espèces différentielles (*Ruscus aculeatus, Daphne laureola, Iris foetidissima,...*), que par son complexe synusial et phytocoenotique. Elle constitue la terminaison septentrionale du "Vignoble" qui borde le Jura externe (ou "falaise occidentale" des anciens auteurs). Cette région se caractérise par un climat relativement doux.

La zone C (plateau de Montrond) présente une végétation assez proche, par sa relative pauvreté, de celle de la zone B. Elle se rapproche aussi par sa flore de la zone D (étage montagnard inférieur du Jura bisontin).

Malgré son caractère très partiel (seule la flore et la végétation forestières ayant été considérées), ce premier essai de chorologie intégrée nous a permis d'apporter un nouvel éclairage aux problèmes phytogéographiques : question de la limite entre étages montagnard et collinéen, question du passage entre Jura externe occidental et septentrional,... Il démontre l'opportunité d'un découpage minutieux du territoire en "zones phytogéographiques élémentaires" plus précises que les districts et sous-districts classiques. En particulier, la méthode employée fait pleinement ressortir l'originalité du Vignoble bisontin (zone A) par rapport aux régions avoisinantes.

Il faudra cependant attendre les résultats de recherches analogues concernant les milieux naturels ou semi-naturels extraforestiers, dans un cadre géographique plus étendu, pour pouvoir enfin proposer une définition scientifique précise des petits terroirs phytogéographiques jurassiens.

* *
*

BILAN - CONCLUSIONS

Nous sommes parvenu au terme de ce mémoire, et il nous reste à dresser un bilan, nous l'espérons provisoire, de ce premier *essai de phytosociologie intégrée*. Ce sera l'occasion de résumer les principaux apports, mais aussi les difficultés et les lacunes de cette modeste contribution, sur le plan des méthodes et des résultats.

Rappelons que dans la Deuxième Partie de ce mémoire, nous nous sommes attaché à élaborer une méthodologie originale à partir d'un modèle conceptuel que nous avons ensuite appliquée concrètement, dans les Troisième et Quatrième Parties, à la description des phytocoenoses forestières du Jura nord-occidental. Avant d'envisager les aspects heuristiques de ce travail, nous commencerons par un bilan méthodologique.

Nous n'insisterons pas sur les difficultés, d'ailleurs prévisibles, imputables à l'ampleur du sujet et au caractère pionnier de cette étude. En ce qui concerne la méthode elle-même, la principale contrainte est liée à la nécessité théorique d'organiser notre travail en deux étapes successives, la première pour définir les types de synusies intraforestières, utilisés dans la deuxième pour la définition des types de phytocoenoses. Cette démarche oblige en effet fréquemment à revenir plusieurs fois sur un même site. Toutefois, avec un peu d'expérience, il est possible de gagner du temps en menant conjointement l'analyse synusiologique et phytocoenologique : dans chaque station forestière étudiée, on réalise alors un relevé floristique pour chaque individu d'association observé, dont on peut directement dresser une liste quantifiée (coenorelevé provisoire). En compagnie de P. JULVE, nous avons pu très récemment tester avec succès cette méthode d'échantillonnage "accéléré" dans la forêt primaire de Białowieża. Nous pensons néanmoins qu'il est souhaitable de con-

sidérer cette procédure, que l'on peut comparer avec la réalisation de relevés floristiques dans des régions où la flore est mal connue, comme un pis-aller.

La première étape, de loin la plus longue, a une importance décisive. Il est nécessaire en effet qu'elle soit la plus précise et la plus complète que possible. Dans le présent travail, nous avons dû négliger la végétation algale et lichénique. Hormis cette lacune, les principales difficultés de cette étape synusiologique concernent la phase analytique, et particulièrement la délimitation des individus d'associations, en liaison avec les problèmes de structure verticale de la végétation (stratification). Cette opération nécessite des choix basés sur une réflexion préalable (voir par exemple la question du nombre des strates phanérophytiques, discutée dans l'introduction du chapitre 11). En ce qui concerne la phase synthétique II, nous nous heurtons au problème des limites d'un synsystème régional (*cf.* § 12.1.).

Pour ce qui est de la deuxième étape, notre expérience montre qu'elle peut être très rapide, dans la mesure où les syntaxons élémentaires intraforestiers ont été correctement définis et "assimilés". Les points les plus délicats s'appliquent à l'interprétation des individus d'associations fragmentaires, mal différenciés ou perturbés par l'Homme. Dans le cas des synusies herbacées, il est parfois délicat d'interpréter les différences floristiques qualitatives entre synusies vernales et estivales (simple appauvrissement ou enrichissement, succession de syntaxons différenciés...). Se pose également parfois le problème (d'ailleurs plus théorique que pratique) de la délimitation des phytocoenoses forestières, notamment de l'individualité phytocoenotique des coupes forestières, des lisières et des sylvofaciès.

Par rapport au même objet d'étude, les phytocoenoses forestières, il est intéressant de comparer notre approche à la méthode classique des "associations forestières".

Tout d'abord, contrairement aux apparences, il n'est pas certain que la méthode synusiale intégrée soit plus coûteuse en temps. Le travail le plus long consiste à échantillonner et

à définir les types de synusies. Or, si ceux-ci sont partiellement connus (notamment les syntaxons muscinaux dont l'aire géographique est généralement considérable), quelques relevés de chaque type peuvent suffire à leur reconnaissance. Les phases analytique et synthétique de l'étape phytocoenologique, comme nous l'avons vu, peuvent être très rapides. En revanche, la définition des "associations forestières", ou plutôt de leurs subdivisions (sous-associations, variantes...) correspondant à un degré de précision comparable à celui de nos coenassociations, nécessite dans tous les cas un nombre considérable de relevés, dont le tri délicat appelle souvent des techniques informatiques fastidieuses.

L'approche synusiale peut également paraître plus complexe car on pourrait s'attendre à ce que l'augmentation du nombre des opérations (deux étapes, deux systèmes de classification, intégration des groupements "dépendants"...) aboutisse à multiplier les difficultés. Or, il est facile de montrer qu'elle apporte au contraire une solution à la plupart des cas embarrassants (mosaïques, superpositions, mélanges...). Notre étude nous l'a révélée être une méthode opérationnelle, applicable aux cas les plus simples comme aux plus complexes. L'analyse des cas simples (nombre de types de synusies très réduit) ne s'éloigne que très peu de la méthode classique. Par contre, dans le cas de phytocoenoses forestières complexes (plus fréquentes qu'on veut bien le croire !), caractérisées par une composition synusiale très riche, la méthode synusiale vise à refléter elle-même cette complexité, tandis que l'approche classique tend à la "simplifier" en négligeant l'hétérogénéité des strates inférieures (*cf.* § 7.2.2.). Seules les phytocoenoses très perturbées, dans lesquelles les synusies sont imparfaitement différenciées (instabilité de la structure), se prêtent mal, pour l'instant, à l'approche synusiale intégrée.

La principale difficulté de cette méthode est liée à l'expérience nécessaire pour reconnaître sur le terrain, non plus seulement les espèces comme dans l'approche classique, mais aussi les syntaxons élémentaires (dans la phase des coenorelevés). En réalité, il est surtout indispensable d'*individualiser* les synusies dans une phytocoenose, leur *identification* précise pou-

vant être différée, à condition qu'on ait pris la précaution d'exécuter un relevé floristique de chaque type non identifié. Le problème est le même que pour un relevé floristique : n'importe quel botaniste sera capable de distinguer les différentes espèces présentes et de les répertorier, ne serait-ce que par des numéros, même s'il ne connaît pas encore la flore du territoire étudié. En outre, dans le cas où les syntaxons élémentaires ont été préalablement bien définis, notre expérience montre que leur assimilation par le phytosociologue ne pose aucune difficulté particulière. L'aptitude à reconnaître sans hésitation un type de synusie dans une phytocoenose constitue d'ailleurs un excellent test pour apprécier la validité des unités précédemment définies, comme le sont également les campagnes de cartographie pour la phytosociologie traditionnelle.

Par rapport à l'approche classique de la végétation forestière, la méthode synusiale intégrée permet de sérier les problèmes selon l'état des connaissances et les objectifs poursuivis : des études spécialisées pourront être consacrées par exemple aux associations herbacées intraforestières (recherches synsystématiques, systémiques...), ou aux synusies arborescentes et à leur déterminisme écologique... En tout état de cause, l'étude approfondie des phytocoenoses forestières peut fort bien se passer de la classification hiérarchique des types de synusies qui les constituent, une simple typologie de ceux-ci étant suffisante, au moins dans un premier temps.

Enfin, l'affinement analytique considérable qui caractérise l'approche synusiale lui confère un avantage certain sur la méthode des "associations forestières" au niveau des phases synthétiques. En ce qui concerne les syntaxons, les opérations de typologie et de classification se trouvent simplifiées, en raison même de leur "démultiplication". La définition des coenotaxons nous apparaît elle-même particulièrement aisée, leur délimitation étant beaucoup moins floue que celle des "associations forestières" et syntaxons de rang inférieur ou supérieur.

Nous en arrivons à considérer ce que les résultats de notre travail peuvent apporter à la connaissance des phytocoenoses forestières. Nous ne reviendrons pas sur le détail de ces résultats cognitifs, mais nous nous bornerons ici à dégager les aspects qui nous paraissent essentiels et qui se rapportent aux conséquences heuristiques de l'application des concepts de la phytosociologie intégrée.

L'intérêt le plus évident de cette approche réside dans la précision de la description des végétations complexes, notamment vis-à-vis des aspects structuraux. En particulier, elle rend compte de façon très fidèle de l'organisation des phytocoenoses forestières complexes, considérées comme des "cas-limites" et mal appréhendées par l'approche classique (forêts sur lapiaz, sur éboulis grossiers...). On peut même affirmer que plus la végétation est complexe, *i.e.* plus la composition synusiale est riche, plus la méthode est pertinente et efficiente. Cependant, l'analyse des cas "simples" (*i.e.* pauvres) profite également de l'approche intégrée, en raison surtout de la prise en compte des groupements bryolichéniques, des groupements d'ourlets internes, etc., qui affine sensiblement la définition des unités phytocoenologiques.

En effet, le fait d'isoler les synusies et de les décrire comme des syntaxons autonomes permet de ne rien négliger parmi les éléments de la mosaïque qui compose toute phytocoenose forestière, simple ou complexe. Les groupements herbacés de coupes, d'ourlets internes, de rochers ou d'éboulis, les groupements muscinaux épilithiques, épiphytiques ou saprolignicoles... font partie intégrante des phytocoenoses forestières dont ils peuvent constituer de précieux éléments diagnostiques. Nos résultats illustrent particulièrement l'intérêt des syntaxons muscinaux intraforestiers. S'ils ne sont généralement pas indispensables à la délimitation ou à la reconnaissance des coenassociations, ils jouent un rôle déterminant dans leur classification selon une logique écologique; ils sont responsables de la cohésion des coenotaxons de rang supérieur. En outre, ils renseignent utilement sur des caractères stationnels non révélés par les autres catégories de synusies. Nous ne pouvons donc qu'encourager les phytosociologues et les forestiers à s'intéresser à ces communautés encore mal connues.

Ainsi, même si ce travail n'est qu'une première ébauche bien imparfaite, nous espérons qu'il pourra, surtout par les questions qu'il soulève, inciter à aborder sous un angle nouveau quelques problèmes-clefs de la phytosociologie et de l'écologie.

Le synsystème phytosociologique pourrait être perfectionné par l'application de l'approche synusiale à tous les milieux. En particulier, le statut sociologique des syntaxons d'ourlets et de manteaux ne saurait selon nous être compris sans une comparaison floristique avec l'ensemble des syntaxons herbacés et arbustifs intra- et extraforestiers. Ce perfectionnement rendrait possible de belles recherches systémiques (étude des systèmes "prairiaux" intraforestiers...) et structuralistes que nous n'avons pu aborder ici.

Le modèle conceptuel des unités concrètes de végétation proposé pourrait servir de cadre précis à des études structurales, dynamiques, écologiques, démographiques, phénologiques. La recherche de corrélations entre les différentes unités situées à des niveaux d'organisation variés (coenopopulation, synusie, phytocoenose...) et les agents de leur déterminisme devrait permettre de mieux comprendre les lois générales d'organisation de la végétation naturelle. Par exemple, il serait intéressant d'entreprendre l'étude comparative de la biologie de différentes coenopopulations d'une même espèce dans différents types de synusies à l'intérieur d'une même phytocoenose, ou dans le même type de synusies à l'intérieur de phytocoenoses de type différent, etc.

L'étude détaillée des contacts et transitions entre communautés végétales est à mettre en relation avec le problème fondamental des relations spatiales et temporelles entre les unités de végétation. Ici encore, ces études pourront se situer aux différents degrés de l'organisation des communautés, de la coenopopulation au district phytogéographique.

Il conviendrait également d'entreprendre des recherches spécifiques sur l'influence de l'Homme sur la structure, la composition synusiale et la dynamique des phytocoenoses semi-naturelles.

Ce n'est qu'à l'occasion de tels développements que l'on pourra véritablement évaluer la portée réelle du modèle théorique et méthodologique proposé. Celui-ci, c'est évident, devra être amélioré et enrichi de l'expérience d'autres chercheurs qui, nous l'espérons, s'intéresseront à cette approche.

Pour l'heure, il soulève vraisemblablement plus de questions qu'il ne donne de réponses. Un point fondamental cependant nous paraît acquis : il existe différents niveaux *descriptibles* d'organisation de la végétation, que l'on peut décrire par *intégration* itérative des données floristiques, et dont les plus importants pour le phytosociologue sont la *synusie* et la *phytocoenose*. La proposition fondamentale de notre thèse repose sur une idée simple : le dilemme historique entre les conceptions phytocoenologique et synusiologique de l'association végétale peut être résolu en considérant *deux* concepts de base, l'association et la coenassociation. En appliquant concrètement ces concepts à la description des phytocoenoses forestières du Jura nord-occidental, nous pensons avoir montré que cette idée pouvait être opérationnelle et instructive.

Quel que soit le sort que l'avenir réservera à ces conceptions, ce travail aura été pour nous l'occasion de rappeler que la Phytosociologie sigmatiste, loin d'être un système figé, est une science en perpétuelle évolution, dont les objectifs sont au service de la connaissance rationnelle de ce qui constitue le plus formidable mystère de l'Univers, mais aussi le berceau fragile et irremplaçable de l'Humanité, le Monde Vivant.

* *
*

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ABRAMATIC F., 1980 - Etude typologique des stations forestières sur le Premier Plateau du Jura. Etude pédologique dans le cadre d'une opération "défense du chêne" envisagée par l'O.N.F.. D.E.A. Univ. Nancy I, 53 p.

ALLORGE P., 1922 - Les associations végétales du Vexin français. *Rev. gén. Bot., 33* : 481-544; *34* : 71-79

ALMBORN O., 1948 - Distribution and ecology of some South Scandinavian Lichens. *Bot. Not., Suppl. 1, 2* : 1-354

AMANN J., 1928 - Bryogéographie de la Suisse. *Beitr. Kryptogamenflora Schweiz, 6* : 1-453

AMIET J.L., 1967 - Les groupements de Coléoptères terricoles de la haute vallée de la Vésubie (Alpes-Maritimes). *Mém. Muséum* : 125-213 *(non vidi)*

ARLOT C., 1985 - Contribution à l'étude des groupements préforestiers du centre-sud du Bassin Parisien. Essai de synthèse sur les *Prunetalia spinosae* Tx. 52 des domaines atlantique et médioeuropéen. Thèse Sci. Univ. Paris Sud-Orsay, 224 p.

ARNELL S., 1954 - *Illustrated Flora of Fennoscandia. I. Hepaticae.* Swed. nat. Sci. Research Council, Stockholm, 314 p.

AUGIER J., 1966 - *Flore des Bryophytes.* Lechevalier, Paris, 702 p.

BABEY P., 1845 - *Flore jurassienne.* 4 vol. Audet, Paris

BACHELARD G., 1949 - *Le nouvel esprit scientifique.* 5e éd., P.U.F., Paris, 179 p.

BAILLAUD R., FAVROT, BERGER, 1957 - Climatologie comtoise et jurassienne. *Ann. sci. Univ. Besançon, Climatologie, 3* : 1-69

BAILLY G., SCHMITT A., 1982 - Pré-étude pour l'établissement des catalogues des stations forestières de la zone des feuillus (plaine et premier plateau du Jura) de Franche-Comté. Rapport A.R.E.P.E., Labo. Taxo. exp. Phytosoc. Fac. Sci. Univ. Besançon, 105 p.

BALOGH J., 1938 - Biosoziologische Studien über die Spinnenfauna des Sashegy (Adler-Berg) bei Budapest. *Festschr. Strand, 4* : 464-499 *(non vidi)*

BARBE J., 1974 - Contribution à l'étude phytosociologique du Vignoble et des Premiers Plateaux du Jura Central. Thèse Sci. Univ. Besançon, 190 p.

BARKMAN J.J., 1958 - *Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes*. Van Gorcum, Assen, 628 p.

BARKMAN J.J., 1968 - Das synsystematische Problem der Mikrogesellschaften innerhalb der Biozönosen. *Ber. int. Symp. Vegetationskunde, "Pflanzensoziologische Systematik", Stolzenau 1964* : 21-53

BARKMAN J.J., 1970 - Enige nieeuwe aspecten inzake het probleem van synusiae en microgezelschappen. *Meded. Landbouwhogeschool Wageningen, 5* : 85-116

BARKMAN J.J., 1973 - Synusial approaches to classification. *In :* R.H. WHITTAKER (ed.), *Ordination and classification of communities, Handbook of Vegetation Science, Part V,* Junk, The Hague : 435-491

BARKMAN J.J., 1975 - Le *Dicrano-Quercetum,* nouvelle association des chênaies acidophiles aux Pays-Bas. *Colloques phytosoc., "Les forêts acidophiles", Lille 1974, Vaduz, 3* : 251-254

BARKMAN J.J., MORAVEC J., RAUSCHERT S., 1976 - Code of phytosociological nomenclature (Code de nomenclature phytosociologique). *Vegetatio, The Hague, 32, 3* : 131-185

BEAUFILS T., RAMEAU J.C., 1984 - Typologie des stations forestières du Plateau Lédonien et de la Côte de Lheute. Labo. Taxo. exp. Phytosoc. Fac. Sci. Univ. Besançon.

BECKING, R.W., 1957 - The Zürich-Montpellier school of phytosociology. *Bot. Rev., 23,* 7 : 411-488

BÉGUIN C., 1970 - Contribution à l'étude phytosociologique et écologique du Haut-Jura. *Mat. Levé géobot. Suisse, Bern, 54* : 1-190

BÉGUIN C., THEURILLAT J.P., BUECHE M., 1982 - Analyse de la végétation et du paysage de la région d'Aletsch Mab-6. Présentation de la méthode d'analyse et description d'applications possibles des données symphytosociologiques. *Fachbeitr. Schweiz. MAB-Information, Bern, 11* : 1-44

BÉGUIN C., GÉHU J.M., HEGG O., 1979 - La symphytosociologie : une approche nouvelle des paysages végétaux. *Doc. phytosoc., Vaduz, N.S. 4* : 49-68

BÉGUIN C., HEGG O., 1975 - Quelques associations d'associations (sigmassociations) sur les anticlinaux jurassiens recouverts d'une végétation naturelle potentielle (essai d'analyse scientifique du paysage). *Doc. phytosoc., Lille, 9-14* : 9-18

BÉGUIN C., HEGG. O., 1976 - Une sigmassociation remarquable au pied du premier anticlinal jurassien. *Doc. phytosoc., Lille, 15-18* : 15-24

BERNAUD J.F., 1984 - Contribution à la reconnaissance de types de stations forestières en forêt communale de Baume-les-Dames. D.E.A. Univ. Nancy I, 61 p.

BIDAULT M., 1968 - Essai de taxonomie expérimentale et numérique sur *Festuca ovina* L. s.l. dans le sud-est de la France. *Rev. Cytol. Biol. vég., 31* : 217-356

BIDAULT M., RAMEAU J.C., SCHMITT A., BRUCKERT S., GAIFFE M., 1980 - Catalogue des stations forestières de la vallée de l'Ognon. 2 vol. Labo. Taxo. exp. Phytosoc., Labo. Eco. vég. Pédo., Fac. Sci. Univ. Besançon.

BILLINGS W.D., DREW W.B., 1938 - Bark factors affecting the distribution of corticolous bryophytic communities. *Am. Midl. Nat., 20, 2* : 302-330

BONNET L., 1964 - Le peuplement thécamoebien des sols. *Rev. Ecol. Biol. Sol* : 123-408

BOURGEOIS M., 1979 - *Franche-Comté Météo. Contribution à l'étude du climat comtois*. C.R.D.P., Besançon, 67 p.

BRAQUE R., 1979 - Réflexions sur la classification des groupements végétaux sylvatiques de l'Europe occidentale. *Doc. phytosoc., Vaduz, N.S. 4* : 111-119

BRAUN-BLANQUET J., 1928 - *Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde. Biologische Studienbücher 7.* 1ère éd. Berlin, 330 p.

BRAUN-BLANQUET J., 1964 - *Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde.* 3e éd. Springer, Wien - New-York, 865 p.

BRAUN-BLANQUET J., PAVILLARD J., 1928 - *Vocabulaire de sociologie végétale.* 3e éd. Montpellier, 23 p.

BREUER H., 1968 - Die Kalkmoosgesellschaften im Mündungsgebiet der Nims in die Prüm (Naturpark Südeifel). *Decheniana, 119* : 95-108

BROCKMANN-JEROSCH H., 1907 - *Die Flora des Puschlav und ihre Pflanzengesellschaften.* Leipzig *(non vidi)*

BUGNON F., BRUNAUD A., 1974 - Profils thermiques d'une combe de la Côte dijonnaise : variation des températures maximales et minimales au sein des groupements sylvatiques durant un cycle annuel. *Bull. sci. Bourgogne, 24* : 27-30

BUGNON F., RAMEAU J.C., 1974 - L'*Aconito vulpariae-Quercetum pedunculatae*, association sylvatique des fonds de combe dans les plateaux jurassiques du sud-est du Bassin Parisien et de la Bourgogne. *Bull. sci. Bourgogne, 29* : 5-16

CAIN S.A., 1936 - Synusiae as a basis for plant sociological field work. *Am. Midl. Nat., 17, 3* : 665-672

CAIN S.A., CASTRO G.M. de Oliveira, 1959 - *Manual of Vegetation Analysis*. Harper, New-York, 325 p.

CAIN S.A., PENFOUND W.T., 1938 - *Aceretum rubri* : the red maple swamp forest of Central Long Island. *Am. Midl. Nat., 19, 2* : 390-416

CAIN S.A., SHARP A.J., 1938 - Bryophytic unions of certain forest types of the Great Smoky Mountains. *Am. Midl. Nat., 20, 2* : 249-301

CAMPY M., 1982 - Le Quaternaire franc-comtois. Essai chronologique et paléoclimatique. Thèse Sci. Univ. Besançon, 575 p.

CÉLET P., 1975 - Notice explicative de la carte géologique de la France à 1/50000, Quingey. B.R.G.M., Orléans, 38 p.

CHARNET F., 1984 - Typologie des stations forestières en forêt de Parroy (54). D.E.A. Univ. Nancy I, 139 p.

CHAUVE P., 1975 - *Jura. Guides géologiques régionaux*. Masson, Paris, 216 p.

CHOUFFOT E., RAMEAU J.C., 1985 - Catalogue des plateaux calcaires bourguignons. Labo. Taxo. exp. Phytosoc. Fac. Sci. Univ. Besançon.

CLAISSE R., 1977 - La méthode phytosociologique appliquée à l'étude des paysages urbains. Essai de transposition. Thèse Univ. Lille, 120 p. *(non vidi)*

CLAISSE R., GÉHU J.M., 1978 - Application de la méthode phytosociologique à l'analyse des paysages urbains et ruraux. *Ber. int. Symp. Vegetationskunde, "Assoziationskomplexe (Sigmeten)", Rinteln 1977, Vaduz* : 363-374

CONTEJEAN C., 1892 - Revue de la flore de Montbéliard. *Mém. Soc. Emul. Montbéliard, 21*

COSTE H, 1937 - *Flore descriptive et illustrée de la France, de la Corse et des contrées périphériques*. Blanchard, Paris. 3 vol. : I, 416 p., II, 627 p., III, 807 p.

COUFOLAVÁ E., 1956 - Sukcese mechorostů na březich lesnich cest v povodi Branné v Hrubém Jeseniku. Suksession der Moosvegetation an den Böschungen der Waldwege im Flußtal der Branna (Mittelbord-Bach) im Hohen Gesenke. *Přirodoved. Sborn. Ostrav. Kraje, Opava, 17* : 330-348

DE LANGHE J.E., DELVOSALLE L., DUVIGNEAUD J., LAMBINON J., VANDEN BERGHEN C., 1978 - *Nouvelle flore de la Belgique, du Grand-Duché de Luxembourg, du Nord de la France et des régions voisines*. 2e éd. Ed. Patrim. Jardin bot. nat. Belgique, Bruxelles, 899 p.

DAHL E., HADAČ E., 1941 - Strandgesellschaften der Insel Ostoy im Oslofjord. *Nytt. Mag. Naturv., 82* : 251-312

DAJOZ R., 1971 - *Précis d'écologie*. 2e éd. Dunod, Paris-Bruxelles-Montréal, 434 p.

DELELIS-DUSOLLIER A., 1973 - Contribution à l'étude des haies, des fourrés préforestiers, des manteaux sylvatiques de France. Thèse Pharma. Univ. Lille II, 146 p.

DELZENNE C., GÉHU J.M., WATTEZ J.R., 1975 - Essai sur la signification phytosociologique de *Normandina pulchella* dans les régions planitiaires de la France atlantique = *Normandino-Frullanietum dilatatae* ass. nov. *Doc. phytosoc., Lille, 9-14* : 101-107

DEMARET F., 1944 - Coup d'oeil sur les principaux groupements bryophytiques de quelques rochers calcaires en Belgique. *Bull. Jard. bot. Etat Brux., 17* : 181-222

DOIGNON P., 1952 - Evolution du peuplement muscinal des chablis pourrissants dans les réserves biologiques du massif de Fontainebleau. *Rev. bryol. lichénol., Paris, 21* : 244-253

DOIGNON P., 1954 - Le complexe muscino-lichénique des hauts troncs et houppiers dans le massif de Fontainebleau. *Rev. bryol. lichénol., Paris, 23* : 134-162

DOIGNON P., 1955 - Le complexe muscino-lichénique des rochers dans le massif de Fontainebleau. *Rev. bryol. lichénol., Paris, 24* : 73-91

DOIGNON P., 1957 - Le complexe muscino-lichénique des sous-bois, landes et plâtières dans le massif de Fontainebleau. *Rev. bryol. lichénol., Paris, 26* : 150-160

DREYFUSS M., THÉOBALD N., THIÉBAUT J., 1962 - Vue d'ensemble sur le Jura franc-comtois et la retombée méridionale des Vosges. *Ann. sci. Univ. Besançon, Géologie, 2, 16* : 93-112

DUBURGUET J., GILLET F., 1986 - Typologie des stations forestières des premiers plateaux du Doubs. Labo. Taxo. exp. Phytosoc. Fac. Sci. Univ. Besançon. 5 fasc.

DÜLL-HERMANNS I., 1972 - Pflanzensoziologisch-ökologische Untersuchungen an Moos- und Flechtengesellschaften im Naturschutzgebiet "Felsenmeer" am Königsstuhl bei Heidelberg. *Veröff. Landesst. Natursch. Lanschaftspfl. Bad.-Württ., 40* : 9-50

DU RIETZ G.E., 1921 - *Zur methodologischen Grundlage der modernen Pflanzensoziologie*. Akad. Abhandl. Uppsala, Holzhausen, Wien, 207 p.

DU RIETZ E.G., 1930a - Vegetationsforschung auf Soziationsanalytischer Grundlage. *In :* ABDERHALDEN, *Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden, Berlin, Abt. 11, 5* : 293-480

DU RIETZ G.E., 1930b - Classification and nomenclature of vegetation. *Svensk Bot. Tidskr., 24, 4* : 489-503

DU RIETZ G.E., 1936 - Classification and nomenclature of vegetation units 1930-1935. *Svensk Bot. Tidskr., 30, 3* : 580-589

DU RIETZ G.E., 1965 - Biozönosen und Synusien in der Pflanzensoziologie. *Ber. int. Symp. Vegetationskunde, "Biosoziologie", Stolzenau 1960* : 23-42

DUVIGNEAUD P., 1942 - Les associations épiphytiques de la Belgique. *Bull. Soc. roy. Bot. Belgique, 74* : 32-53

DUVIGNEAUD P., 1946 - La variabilité des associations végétales. *Bull. Soc. roy. Bot. Belgique, 78* : 107-134

ELLENBERG H., 1956 - Aufgaben und Methoden der Vegetationskunde. *In :* H. WALTER, *Einführung in die Phytologie,* vol. 4, pt. 1, Ulmer, Stuttgart, 136 p.

FABISZEWSKI J., 1967 - Associations de Lichens arboricoles dans les forêts des Sudètes orientales. *Vegetatio, The Hague, 15, 2* : 137-165

FALIŃSKA K., 1979 - Modifications of plant populations in forest ecosystems and their ecotones. *Pol. ecol. Stud., 5, 1* : 85-150

FELFÖLDY L., 1941 - A dabreceni Nagyerdö epiphyta vegetációja (Die Epiphytenvegetation des Waldes "Nagyerdö" bei Debrecen). *Acta geobot. Hungarica, Klozsvár, 4, 1* :35-73

FELZINES J.C., 1982 - Contribution à l'étude symphytosociologique des groupements végétaux des étangs du centre de la France. *In :* J.J. SYMOENS *et al.* (ed.) : *Studies on aquatic vascular plants,* Bruxelles : 284-289

FOUCAULT H. de, FOUCAULT B. de, 1980 - Application d'une méthode d'étude de la végétation à la typologie et la classification des exploitations agricoles de la France. *Doc. phytosoc., Vaduz, N.S. 5* : 213-241

FOUCAULT B. de, 1979 - Eléments pour une théorie statistique du tableau phytosociologique homogène. *Vegetatio, The Hague, 40, 3* : 163-174

FOUCAULT B. de, 1984 - Systémique, structuralisme et synsystématique des prairies hygrophiles des plaines atlantiques françaises. Thèse Sci. Univ. Rouen, 675 p.

FOUCAULT B. de, 1985 - Fractals, géomorphologie et phytosociologie fondamentale. *Colloques phytosoc., "Vegetation et géomorphologie", Bailleul 1985, 13* (à paraître)

FOUCAULT B. de, FRILEUX P.N., 1983 - Données phytosociologiques sur la végétation des ourlets nitrophiles du nord-ouest et du nord de la France. *Colloques phytosoc., "Les lisières forestières", Lille 1979, Vaduz, 8* : 287-303

FOUCAULT B. de, RAMEAU J.C., ROYER J.M., 1983 - Essai de synthèse syntaxonomique sur les groupements des *Trifolio-Geranietea sanguinei* Müller 1961 en Europe centrale et occidentale. *Colloques phytosoc., "Les lisières forestières", Lille 1979, Vaduz, 8* : 445-462

FOUCAULT B. de, VAN HALUWYN C., 1980 - Séminaire de phytosociologie cryptogamique - Lille, 16-17 février 1979. *Doc. phytosoc., Vaduz, N.S.* 5 : 503-521

FOURNIER P., 1961 - *Les quatre flores de France*. Lechevalier, Paris, 1106 p.

FREY E., 1924 - Die Berücksichtigung der Lichenen in der soziologischen Pflanzen-Geografie, speziell in den Alpen. *Verh. Naturf. Ges. Basel, 35* : 303-320

GAIFFE M., 1972 - Contribution à l'étude écologique des hêtraies du Doubs. Thèse Sci. Univ. Besançon, 80 p.

GAIFFE M., 1976 - Aperçu sur la pédologie du Jura central et des régions limitrophes. Clé de détermination des principaux

types de sols. *Ann. sci. Univ. Besançon, Botanique, 3, 17* : 53-65

GALLANDAT J.D., 1972 - Etude de la végétation des lisières de la chênaie buissonnante dans trois localités du pied du Jura suisse. *Bull. Soc. neuch. Sci. nat., Neuchâtel, 95* :97-111

GAMS H., 1918 - Prinzipienfragen der Vegetationsforschung. Ein beitrag zur Begriffsklärung und Methodik der Biocoenologie. *Vierteljahrschr. Naturf. Ges. Zürich, 63* : 293-493

GAMS H., 1927 - Von den Follatères zur Dent de Morcles : Vegetationsmonographie aus dem Wallis. *Beitr. geobot. Landesaufn. Schweiz, 15* : 1-760

GANASCIA J.G., 1985 - La conception des systèmes experts. *La Recherche, 170* : 1142-1151

GAUTHIER B., GODRON M., 1976 - La recherche de limites ou de coupures optimales. Application à un relevé phytosociologique. *Nat. Can., Québec, 103, 3* : 203-214

GÉHU J.M., 1974 - Sur l'emploi de la méthode phytosociologique sigmatiste dans l'analyse, la définition et la cartographie des paysages. *C.R. Acad. Sci. Paris, 279* : 1167-1170

GÉHU J.M., 1976 - Sur les paysages végétaux ou sigmassociations des prairies salées du nord-ouest de la France. *Doc. phytosoc., Lille, 15-18* : 57-62

GÉHU J.M., 1977 - Le concept de sigmassociation et son application à l'étude du paysage végétal des falaises atlantiques françaises. *Vegetatio, The Hague, 34, 2* : 117-126

GÉHU J.M., 1978a - Les sigmassociations de la xérocère des dunes atlantiques françaises de Dunkerque à Biarritz. *Ber. int. Symp. Vegetationskunde, "Assoziationskomplexe (Sigmeten)", Rinteln 1977, Vaduz* : 77-82

GÉHU J.M., 1978b - Premiers éléments pour un sigmasystème des dunes sèches holarctiques. *Ber. int. Symp. Vegetationskunde, "Assoziationskomplexe (Sigmeten)", Rinteln 1977, Vaduz* : 267-272

GÉHU J.M., 1979 - Pour une approche nouvelle des paysages végétaux : la symphytosociologie. *Bull. Soc. bot. France, Lettres bot., 126, 2* : 213-223

GÉHU J.M., 1980 - La phytosociologie d'aujourd'hui. Méthodes et orientations. *Notiz. Soc. ital. Fitosoc., 16* : 1-16

GÉHU J.M., 1983 - Introduction au Colloque sur les lisières forestières. *Colloques phytosoc., "Les lisières forestières", Lille 1979, Vaduz, 8* : 1-8

GÉHU J.M., FOUCAULT B. de., DELELIS-DUSOLLIER A., 1983 - Essai sur un schéma synsystématique des végétations arbustives préforestières de l'Europe occidentale. *Colloques phytosoc., "Les lisières forestières", Lille 1979, Vaduz, 8* : 463-479

GÉHU J.M., GÉHU-FRANCK J., 1978a - Essai sur les synassociations forestières du Jura français moyen. *Ber. int. Symp. Vegetationskunde, "Assoziationskomplexe (Sigmeten)", Rinteln 1977, Vaduz* : 179-187

GÉHU J.M., GÉHU-FRANCK J., 1978b - Approche symphytosociologique des agrocoenoses du nord de la France. *Ber. int. Symp. Vegetationskunde, "Assoziationskomplexe (Sigmeten)", Rinteln 1977, Vaduz* : 303-307

GÉHU J.M., GÉHU-FRANCK J., 1979 - Essai d'évaluation phytocoenotique de l'artificialisation des paysages. *Sém. Phytosoc. appliquée, "Indices biocoenotiques", Metz 1979* : 95-120

GÉHU J.M., GRANDTNER M., 1982 - Les unités symphytosociologiques des sables côtiers des îles de la Madeleine - Québec. *Nat. can., Rev. Ecol. Syst., 109* : 205-212

GÉHU J.M., RICHARD J.L., TÜXEN R., 1972 - Compte-rendu de l'excursion de l'Association Internationale de Phytosociologie dans le Jura en juin 1967. *Doc. phytosoc., Lille, 2* : 1-34, *3* : 1-50

GÉHU J.M., RIVAS-MARTINEZ S., 1981 - Notions fondamentales de phytosociologie. *Ber. int. Symp. Vegetationskunde, "Syntaxonomie", Rinteln 1980, Vaduz* : 5-33

GIACOMINI V., 1951 - Ricerche sulla flora briologica xerothermica delle Alpi Italiane. *Vegetatio, The Hague, 3, 1-2* : 1-123

GILLET F., 1978 - L'*Aconito-Quercetum* à Valentigney. *Bull. Soc. Hist. nat. Pays Montbéliard, 1978* : 31-33

GILLET F., 1979 - Etudes écologiques sur la commune de Valentigney. I. La végétation. *Ann. sci. Univ. Besançon, Biol. vég., 3, 20* : 9-36

GILLET F., 1982a - L'alliance du *Sphagno-Tomenthypnion* dans le Jura. *Doc. phytosoc., Camerino, N.S. 6* : 155-180

GILLET F., 1982b - Etude de la flore et de la faune de la région

au nord de l'étang de Bûthiers (70) concernée par un projet de déviation de la R.N. 57. Rapport Labo. Taxo. exp. Phytosoc. Fac. Sci. Univ. Besançon, 17 p.

GILLET F., 1985a - Analyse concrète et théorique des relations à différents niveaux de perception phytoécologique entre végétation forestière et géomorphologie dans le Jura nord-occidental. *Colloques phytosoc., "Végétation et géomorphologie", Bailleul 1985, 13* (à paraître)

GILLET F., 1985b - L'approche synusiale intégrée des phytocoenoses forestières. Application aux forêts du Jura. *Actes Colloque "Phytosociologie-Foresterie", Nancy 1985* (à paraître)

GILLET F., 1986a - Végétation muscinale et phytocoenoses de la Réserve de Valbois (Doubs). *Cah. Env., Et. Rech. Ecol. comtoise, Besançon, 3* (à paraître)

GILLET F., 1986b - Aperçu sur la végétation muscinale de la Réserve de Remoray (Doubs). *Cah. Env., Et. Rech. Ecol. comtoise, Besançon, 3* (à paraître)

GILLET F., CHAUVIN M.C., SCHELLE R., 1981 - Etude phytosociologique de la vallée du Doubs entre Laissey et Branne (Doubs). Impact du projet de canal à grand gabarit sur la végétation (biefs de Laissey et Baume-les-Dames). Labo. Taxo. exp. Phytosoc. Fac. Sci. Univ. Besançon, 61 p.

GILLET F., LHOTE P., TRIVAUDEY M.J., 1984 - Etude cartographique de la végétation et des milieux naturels du Jura gessien. Labo. Taxo. exp. Phytosoc. Fac. Sci. Univ. Besançon, 2 fasc. 82 p. & 42 p.

GILLET F., MICHALET R., 1984 - Etude phytosociologique du vallon de Valbois. *Bull. Univers, Besançon, 13* : 7-19

GILS H. van, KOZLOWSKA A.B., 1977 - Xerothermic forb fringes and forb meadows in the Lublin and little Poland highlands. *Proc. Kon. Ned. Akad. C, Amsterdam, 80, 4* : 281-296

GLEASON H.A., 1936 - Is the synusia an association ? *Ecology, 17, 3* : 444-451

GODET C., 1853 - *Flore du Jura.* 2 vol. Neuchâtel

GODET C., 1869 - *Supplément à la flore du Jura suisse et français.* 1 vol. Neuchâtel

GODRON M., 1971 - Essai sur une approche probabiliste de l'écologie des végétaux. Thèse Sci. Univ. Montpellier, 274 p.

GODRON M., 1972 - Echantillonnage linéaire et cartographie. *Investigacion pesquera, 36* : 171-174

GOODALL D.W., 1952 - Quantitative aspects of plant distribution. *Biol. Rev., 27* : 194-245

GOUNOT M., 1956 - A propos de l'homogénéité et du choix des surfaces de relevé. *Bull. Serv. Carte phytogéogr., B, 1, 1* : 7-17

GOUNOT M., 1969 - *Méthode d'étude quantitative de la végétation.* Masson, Paris, 314 p.

GREIGH-SMITH P., 1964 - *Quantitative plant ecology.* 2e éd. Butterworths, London, 256 p.

GRENIER C., 1843 - *Catalogue des plantes phanérogames du département du Doubs.* Besançon

GRENIER C., 1844 - Géographie botanique du département du Doubs. Thèse Sci. Univ. Strasbourg, 18 p.

GRENIER C., 1864-1869 - Flore de la chaîne jurassique. *Mém. Soc. Emul. Doubs, Besançon, 3, 10* : 1-346 & 347-1001

GUENAT C., 1980 - Contribution à l'étude de la typologie des stations forestières de quelques forêts du Premier Plateau du Jura. D.E.A. Univ. Nancy I, 28 p.

GUINIER P., 1932 - Les associations végétales et les types de forêts du Jura français. *Ann. Ecole nat. Eaux & Forêts, 4, 2*

GUINOCHET M., 1946 - Sur l'existence, dans le Jura central, de races écologiques aneuploïdes et polyploïdes chez *Cardamine pratensis* L. *C.R. Acad., Sci., Paris, 222* : 1131-1133

GUINOCHET M., 1950 - Contribution à la connaissance des races biologiques de *Molinia coerulea* (L.) Moench. *Rev. gén. Bot., 57* : 565-594

GUINOCHET M., 1954 - Sur les fondements statistiques de la phytosociologie et quelques unes de leurs conséquences. *Veröff. Geobot. Inst. Rübel, Zürich, 29* : 41-67

GUINOCHET M., 1955 - *Logique et dynamique du peuplement végétal.* Masson, Paris, 143 p.

GUINOCHET M., 1973 - *Phytosociologie.* Masson, Paris, 227 p.

GUINOCHET M., VILMORIN R. de, 1973-1984 - *Flore de France.* 5 vol. C.N.R.S., Paris, 1879 p.

HAGÈNE P., 1931 - Recherches écologiques sur quelques groupements des environs de Dijon. *Rev. gén. Bot., 43* : 1-204

HARTOG G. den, SEGAL S., 1964 - A new classification of the water-plant communities. *Acta Bot. Neerl., 13, 3* : 367-393

HÉBRARD J.P., 1973 - Etude des bryo-associations du sud-est de la France et de leur contexte écologique. Thèse Sci. Univ. Marseille, 422 p.

HEDBERG O., 1949 - Vegetation och Flora inom Ombergs Skyddsområde. *Kungl. Svenska Veten. Avhand. Naturskydd., 5* : 1-64

HEGG O., SCHNEITER R., 1978 - Vegetationskarte der Bachalp ob Grindelwald. *Mitt. Naturforsch. Ges. Bern, N.F. 35* : 55-67

HEINEMANN P., VANDEN BERGHEN C., 1946 - Aperçu sur la végétation bryophytique de la forêt d'Anglier. *Bull. Soc. roy. Bot. Belgique, Bruxelles, 78* : 57-64

HENNIG W., 1950 - *Grundzüge einer Theorie der phylogenetische Systematik.* Deutscher Zentralverlag, Berlin *(non vidi)*

HERTEL E., 1974 - Epilithische Moose und Moosgesellschaften in nordöstlichen Bayern. *Beih. Ber. naturwiss. Ges. Bayreuth, 1* : 1-489

HERZOG T., 1943 - Moosgesellschaften des höheren Schwarzwaldes. *Flora, 36* : 263-308

HERZOG T., HÖFLER K., 1944 - Kalkmoosgesellschaften um Golling. *Hedwigia, 82, 1-2* : 1-92

HILITZER A., 1925 - Etude sur la végétation épiphytique de la Bohême. *Public. Fac. Sci. Univ. Charles, Prague, 41* : 1-202

HILLIER L., 1913 - Promenades bryologiques dans les Monts-Jura. Essai sur les associations bryologiques jurassiennes. *Bull. Soc. Hist. nat. Doubs, Besançon, 24* : 1-164

HILLIER L., 1954 - Catalogue des Mousses du Jura. *Ann. sci. Univ. Besançon, Botanique, 3* : 1-221

HÖFLER K., 1959 - Über die Gollinger Kalkmoosvereine. *Siltzber. österr. Akad. Wissensch. Mat.-Nat. Kl., 1, 168, 7* : 541-582

HOPKINS B., 1957 - The concept of minimal area. *J. Ecol., 45* : 441-449

HORANSZKY A., 1964 - *Die Wälder des Szentendre-Visegráder Gebirges.* Akad. Kiadó, Budapest, 288 p.

HORVÁT A.O., 1972 - *Die Vegetation des Mecsekgebirges und seiner Umgebung.* Akad. Kiadó, Budapest, 376 p.

HORVÁT I., GLAVAČ V., ELLENBERG H., 1974 - *Vegetation Südosteuropas.* Fischer, Stuttgart, 768 p.

HÜBSCHMANN A. von, 1967 - Über die Moosgesellschaften und das Vorkommen der Moose in den übrigen Pflanzengesellschaften des Moseltales. *Sonderdr. Schift. Vegetationskunde, 2* : 63-121

HÜBSCHMANN A. von, 1975 - Moosgesellschaften des nordwestdeutschen Tieflands zwischen Ems und Weser. 2. Teil : Erdmoosgesellschaften. *Herzogia, 3* : 275-326

HÜBSCHMANN A. von, 1976 - Moosgesellschaften des nordwestdeutschen Tieflands zwischen Ems und Weser. 3. Teil : Epiphytische Moosgesellschaften. *Herzogia, 4* : 167-198

HUMBOLDT A. von, 1807 - *Essai sur la géographie des plantes.* Paris, 155 p.

HUSOVÁ M., 1968 - Synökologische Studie der Waldgesellschaften auf Amphibolitgesteinen. *Vegetace ČSSR, Praha, 3* : 7-188

IMCHENETZKY A., 1926 - Les associations végétales de la partie supérieure de la vallée de la Loue. Thèse Sci. Univ. Besançon, 120 p.

JANVIER P., TASSY P., THOMAS H., 1980 - Le cladisme. *La Recherche, 117* : 1396-1406

JEŽEK V., VONDRÁČEK M., 1962 - Společenstva mechorastů Doliny Siedmich prameňov v Belanských Tatrách. *Biologické Práce, Bratislava, 8, 7* : 1-48

JOUANNE P. (réd. P. CHOUARD), 1929 - Essai de géographie botanique sur les forêts de l'Aisne. *Bull. Soc. bot. France, 76, 5, 9-10* : 972-1009

JOVET P., 1949 - Le Valois, phytosociologie et phytogéographie. Thèse Sci. Univ. Paris, SEDES, 389 p.

JOVET P., VILMORIN R. de, 1972-1979 - Suppléments à la *Flore descriptive et illustrée de la France* (H. COSTE). 5 fasc. Blanchard, Paris, 589 p.

JULVE P., 1984 - L'évaluation écologique des paysages : aspects théoriques et pratiques. *Doc. phytosoc., Camerino, N.S. 8* : 95-103

JULVE P., 1985a - Compte-rendu de la session de terrain de l'Association Amicale Internationale de Phytosociologie du 16 au 19 septembre 1983 : symphytosociologie dans la région Nord - Pas-de-Calais. *Doc. phytosoc., Camerino, N.S. 9* (à paraître)

JULVE P., 1985b - Problèmes conceptuels dans la définition des unités de perception du paysage végétal en rapport avec la géomorphologie. *Colloques phytosoc., "Végétation et géomorphologie", Bailleul 1985, 13* (à paraître)

KLEMENT O., 1941 - Zur Epiphytenvegetation der Eichenwälder in der Walachei. *Ber. deutsch. bot. Ges., 59* : 333-350

KOBENDZA R., 1939 - Gołoborza i ich stosunek do lasu w górach Swiętokrzyskich (Les éboulis et leur rapport avec les forêts des montagnes des Ste Croix). *Inst. Bad. Lasów Państ. A, Warszawa, 43* : 1-76

KOPECKÝ K., 1969 - Zur Syntaxonomie des natürlichen nitrophilen Saumgesellschaften in der Tschechoslowakei und zur Gliederung des Klasse *Galio-Urticetea. Folia Geobot. Phytotax., Praha, 4* : 239-259

KOPPE F., 1955 - Moosvegetation und Moosgesellschaften von Altötting in Oberbayern. *Feddes Repert., Berlin, 58* : 92-144

KORCHAGIN A.A., 1964 - Synusial structure of forest communities. *Proc. X int. bot. Congr., Edinburgh 1964, Abstracts* : 403

KRUSENSTJERNA A.E. von, 1945 - Bladmossvegetation och Bladmossflora i Uppsala-Trakten (Moss flora and moss vegetation in the neighbourhood of Uppsala). *Acta phytogeogr. Suecica, 19* : 1-250

KUHN K., 1937 - *Die Pflanzengesellschaften im Neckargebiet der Schwäbischen Alb.* Rau, Öhringen, 340 p.

LAASIMER L., 1965 - *Eesti NSV taimkate (Vegetation of the Estonian S.S.R.).* Tallinn, 397 p.

LACHMANN A., 1958 - Coup d'oeil sur les bryo-associations observées au long de la 84e session extraordinaire de la Société Botanique de France, tenue au mois de juillet 1957 dans le Jura. *Bull. Soc. bot. France, 105* : 37-44

LECOINTE A., 1975 - Etude phytosociologique des groupements de Bryophytes épiphytes de la Brenne (Indre-France). *Doc. phytosoc., Lille, 9-14* : 165-195

LEEUWEN C.G. van, 1966 - A relation theoritical approach to pattern and process in vegetation. *Wentia, 15* : 25-46

LHOTE P., 1985 - Esquisse structurale du comportement des Salicacées et des Bétulacées. *Actes Colloque "Phytosociologie-foresterie", Nancy 1985* (à paraître)

LHOTE P., TRIVAUDEY M.J., GILLET F., SCHMITT A., 1982 - Etude phytosociologique de la forêt de la Joux. *Publi. C.U.E.R., Besançon, 4* : 163-184

LIPPMAA T., 1933a - Aperçu général sur la végétation autochtone du Lautaret (Hautes-Alpes) avec des remarques critiques sur quelques notions phytosociologiques. *Acta Inst. Horti bot. tartu., 3, 3* : 1-108

LIPPMAA T., 1933b - Taimeühingute uurimise metoodika ja Eesti taimeühingute klassifikatsiooni põhijooni (Grundzüge der pflanzensoziologischen Methodik nebst einer Klassifikation der Pflanzenassoziationen Estlands). *Acta Inst. Horti bot. tartu., 3, 4* : 1-169

LIPPMAA T., 1934 - La méthode des associations unistrates et le système écologique des associations. *Acta Inst. Horti bot. tartu., 4, 1-2, art. 3* : 1-7

LIPPMAA T., 1935 - Une analyse des forêts de l'île estonienne d'Abruka (Abro) sur la base des associations unistrates. *Acta Inst. Horti bot. tartu., 4, 1-2, art. 5* : 1-97

LIPPMAA T., 1938 - Areal und Alterbestimmung einer Union (*Galeobdolon-Asperula-Asarum*-U.) sowie das Problem der Charakterarten und der Konstanten. *Acta Inst. Horti bot. tartu., 6, 2* : 1-152

LIPPMAA T., 1939 - The unistratal concept of plant communities (the unions). *Am. Midl. Nat., 21* : 111-145

LONG G., 1974 - *Diagnostic phytoécologique et aménagement du territoire.* Masson, Paris

LÜDI W., 1921 - Die Pflanzengesellschaften des Lauterbrunnentales und ihre Sukzession. *Beitr. geobot. Landesaufn. Schweiz, 9 (non vidi)*

MAAREL E. van der, 1965 - Beziehungen zwischen Pflanzengesellschaften und Molluskenfauna. *Ber. int. Symp. Vegetationskunde, "Biosoziologie", Stolzenau 1960* : 184-198

MAAREL E. van der, WESTHOFF V., 1964 - The vegetation of the dunes near Oostvoorne, Netherlands. *Wentia, 12* : 1-61 *(non vidi)*

MAGNIN A., 1893 - *La Végétation des Monts Jura, notamment des environs de Besançon, précédée de la Climatologie du département du Doubs.* Dodivers, Besançon, 59 p.

MAGNIN A., 1912 - Sur les cartes phytostatiques du Jura. *C.R. 41e Sess. Ass. franç. Avancement Sci., Nîmes* : 375-380

MAJER A., 1981 - Der Eiben reiche Buchenwald von Bakony-Scentgál. *Acta bot. Acad. Sci. Hungar., 27, 1-2* : 53-103

MARSTALLER R., 1979 - Die Moosgesellschaften der Ordnung *Ctenidietalia mollusci* Hadač und Šmarda 1944. *Feddes Repert., Berlin, 89, 9-10* : 629-661

MARSTALLER R., 1980a - Die Bryophytengesellschaften der Jenaer Umgebung, eine Übersicht. *Wiss. Z. Fried.-Schiller-Univ. Jena, Math. Naturwiss., 29* : 89-108

MARSTALLER R., 1980b - Zur Verbreitung einiger basiphiler Bryophyten im östlichen Thüringen. *Hercynia, Leipzig, N.F. 17, 2* : 117-143

MARSTALLER R., 1980c - Die Moosgesellschaften des Verbandes *Schistidion apocarpi* Ježek und Vondráček 1962. *Feddes Repert., Berlin, 91, 5-6* : 337-361

MARSTALLER R., 1980d - Die Moosgesellschaften des Verbandes *Phascion mitriformis* Waldheim 1947. *Feddes Repert., Berlin, 91* : 363-387

MARSTALLER R., 1983a - Die Moosgesellschaften des Naturschutzgebietes "Borntal" bei Schirnewitz, Kreis Jena. *Arch. Naturschutz Landschaftsforsch., Berlin, 23, 3* : 193-207

MARSTALLER R., 1983b - Die Moosgesellschaften des Naturschutzgebietes "Isserstedter Holz" bei Jena. *Arch. Naturschutz Landschaftsforsch., Berlin, 23, 2* : 77-98

MARSTALLER R., 1984a - Die Moosgesellschaften des Naturschutzgebietes "Steinklöbe" bei Nebra, Bezirk Halle. *Arch. Naturschutz Landschaftsforsch., Berlin, 24, 1* : 1-15

MARSTALLER R., 1984b - Bemerkenswerte Moosgesellschaften im unteren Saaletal zwischen Halle und Könnern, Bezirk Halle. *Gleditschia, Berlin, 12, 2* : 285-301

MARSTALLER R., 1984c - Die Moosgesellschaften des Verbandes *Dicranellion heteromallae* Philippi 1963. *Gleditschia, Berlin, 11* : 199-247

MARSTALLER R., 1984d - Azidophile Moosgesellschaften auf Gestein, Erde und in Felspalten an schattigen Standorten. *Gleditschia, Berlin, 12, 1* : 123-166

MARSTALLER R., 1985a - Zur Verbreitung und Soziologie von *Pedinophyllum interruptum* (Nees) Kaal. *Gleditschia, Berlin, 13, 2* : 289-309

MARSTALLER R., 1985b - Die Moosgesellschaften der Ordnung *Orthotrichetalia* Hadac in Klika et Hadac 1944. *Gleditschia, Berlin, 13, 2* : 311-355

MATHIEU D., RITTER J., WIEBER J.C., 1974 - Les recherches concernant la végétation en Franche-Comté et dans le Jura. *Rev. Géogr. Est, 1-2* : 86-93

MÉRIAUX J.L., GÉHU J.M., 1978 - De l'analyse symphytosociologique des complexes de végétation à celle des végétations complexes. Exemple des groupements aquatiques et subaquatiques. *Ber. int. Symp. Vegetationskunde, "Assoziationskomplexe (Sigmeten)", Rinteln 1977, Vaduz* : 97-116

MICHALET E., 1864 - *Histoire naturelle du Jura et des départements voisins, t. II, Botanique.* Masson, Paris, 400 p.

MICKIEWICZ J., 1965 - Udzial mszaków w epifitycznych zespolach Buka (Bryophytes in epiphytic Beech associations). *Monogr. bot., Warszawa, 19* : 3-83

MÖBIUS K., 1877 - *Die Auster und die Austernwirtschaft.* Berlin *(non vidi)*

MOOR M., 1952 - Die *Fagion*-Gesellschaften in Schweizer Jura. *Mat. Levé géobot. Suisse, Bern, 31* : 1-201

MOOR M., 1960 - Waldgesellschaften und ihre zugehörigen Mantelgebüsche am Mückenberg südlich von Aesch. *Bauhinia, Basel, 1, 3 (non vidi)*

MOOR M., 1973 - Das *Corydalido-Aceretum*, ein Beitrag zur Systematik der Ahornwälder. *Ber. schweiz. Bot. Ges., 83, 2* : 106-132

MOOR M., 1977 - Le rôle de l'érable, du frêne, de l'orme et du tilleul dans la synsystématique des forêts feuillues riches. *Doc. phytosoc., Vaduz, N.S. 1* : 183-188

MOOR M., SCHWARZ U., 1957 - Die kartographische Darstellung der Vegetation des Creux du Van-Gebietes. *Mat. Levé géobot. Suisse, Bern, 37* : 20-67

MUCCHIELLI R., 1983 - *La dynamique des groupes. Connaissance du problème.* 10e éd. Form. perm. Sci. hum., Paris, 110 p.

MULLER S., 1982 - Contribution à la synsystématique des hêtraies d'Europe occidentale et centrale. *Doc. phytosoc., Camerino, N.S. 7* : 267-358

MÜLLER T., 1962 - Die Saumgesellschaften der Klasse *Trifolio-Geranietea sanguinei*. *Mitt. flor.-soz. Arb. Gem., Stolzenau, N.F. 9* : 95-140

NÉTILLARD D., 1975 - Contribution à l'étude floristique et pédologique du Lomont. Thèse Sci. Univ. Besançon

NEUMAYR L., 1971 - Moosgesellschaften der südöstlichen Frankenalb und des Vorderen Bayerischen Waldes. *Hoppea, 29* : 1-364

NORDHAGEN R., 1943 - Sikilsdalen og Norges fjellbeiter. En plantesosiologisk monografi. *Bergens Mus. Skr., 22* : 1-607

NÖRR M., 1969 - Die Moosvegetation des Naturschutzgebietes Bodetal. *Hercynia, N.F. 6* : 345-435

NÖRR M., 1970 - Die Moosvegetation des Rübeländer Kalkgebietes. *Hercynia, N.F. 7* : 13-52

NYHOLM E., 1974 - *Illustrated flora of Fennoscandia. II. Musci.* 6 fasc. Swed. nat. Sci. Research Council, Stockholm, 667 p.

OBERDORFER E., 1957 - Süddeutsche Pflanzengesellschaften. *Pflanzensoziologie, Fischer, Jena, 10* : 1-564

OBERDORFER E., 1977 - *Süddeutsche Pflanzengesellschaften. Teil I.* 2e éd. Fischer, Jena, 311 p.

OBERDORFER E., 1978 - *Süddeutsche Pflanzengesellschaften. Teil II.* Fischer, Stuttgart, 355 p.

OBERDORFER E., 1979 - *Pflanzensoziologische Exkursions Flora.* 4e éd. Ulmer, Stuttgart, 997 p.

OBERDORFER E., 1983 - *Süddeutsche Pflanzengesellschaften. Teil III.* Fischer, Stuttgart, 455 p.

OCHSNER F., 1928 - Studien über die Epiphytenvegetation der Schweiz. *Jahrb. St. Gall. Naturwiss. Ges., 63, 2* : 1-108

OLDEMAN R.A.A., 1973 - Quelques aspects quantifiables de l'arborigenèse et de la sylvigenèse. *Oecol. plant., 14, 3* : 31-289

OLDEMAN R.A.A., 1974 - L'architecture de la forêt guyanaise. *Mémoires O.R.S.T.O.M., Paris, 73* : 1-204

PASSARGE H., 1967 - Über Saumgesellschaften im norddeutschen Flachland. *Feddes Repert., Berlin, 74, 3* : 143-158

PASSARGE H., 1979a - Über azidophile Waldsaumgesellschaften. *Feddes Repert., Berlin, 90, 7-8* : 465-479

PASSARGE H., 1979b - Das *Impatientetum noli-tangere* Tx. 1975, seine Gliederung und Kontaktgesellschaften im Zipser Bergland. *Doc. phytosoc., Vaduz, N.S. 4* : 783-793

PASSARGE H., 1981 - Gedanken zur Biozönoseforschung. *Tuexenia, Mitt. flor.-soz. Arbeitsgem., N.S. 1* : 243-247

PASSARGE H., 1984 - Vegetationsabhängige Ornicoenosen märkischer Kiefernkulturen. *Tuexenia, Mitt. flor.-soz. Arbeitsgem., N.S. 4* : 279-292

PASTAK E., 1935 - Harilaiu Taimkate. *Acta Inst. Horti bot. tartu., 5, 1-2, art. 3* : 1-44

PAVILLARD J., 1935 - Eléments de sociologie végétale (phytosociologie). *Actual. sci. ind., Paris, 251* : 3-102

PAVILLARD J., 1936 - La nomenclature phytosociologique devant le Congrès d'Amsterdam. *Comm. S.I.G.M.A., 46* : 1-7

PECIAR V., 1965 - Epiphytische Moosgesellschaften der Slowakei. *Acta F.R.N. Univ. Comen., Bot., 9, 8-9, 12* : 369-470

PHILIPPI G., 1956 - Einige Moosgesellschaften des Südschwarzwaldes und der angrenzenden Rheinebene. *Beitr. Naturk. Forsch. SW Deutschl., 15, 2* : 91-124

PHILIPPI G., 1963 - Zur Kenntnis der Moosgesellschaften saurer Erdraine des Weserberglandes, des Harzes und der Rhön. *Mitt. flor.-soz. Arbeitgem., Stolzenau, 10* : 92-108

PHILIPPI G., 1965a - Die Moosgesellschaften der Wutachschlucht. *Mitt. bad. Landesver. Naturk. Naturschutz, 8* : 625-668

PHILIPPI G., 1965b - Moosgesellschaften des morschen Holzes und des Rohhumus in Schwarzwald, in der Rhön, im Weserbergland und im Harz. *Nova Hedwigia, 9* : 185-233

PHILIPPI G., 1972 - Die Moosvegetation des Wälder in der Rheinaue zwischen Basel und Mannheim. *Beitr. Naturk. Forsch. SW Deutschl., 31* : 5-64

PHILIPPI G., 1974 - Die Moosvegetation des Schutzgebietes Taubergießen bei Kappel-Oberhausen. *In : Das Taubergießengebiet. Natur. Landschaftsshutzgeb. Bad.-Württ., 7* : 193-208

PHILIPPI G., 1979 - Moosflora und Moosvegetation des Buchswaldes bei Grenzach-Wyhlen. *In : Der Buchswalb bei Grenzach. Natur-Landschaftsschutzgeb. Bad.-Württ., 9* : 113-146

PHILIPPI G., 1982 - Zur Kenntnis der Moosvegetation des Harzes. *Herzogia, 6* : 85-181

PHILIPPI G., 1983 - Epiphytische Moosvegetation des Gardasee-Gebietes. *Andrias, 2* : 23-52

PHILIPPI G., 1984 - Moosvegetation der Auenwälder am Oberrhein. *Colloques phytosoc., "La végétation des forêts alluviales", Strasbourg 1980, Vaduz, 9* : 447-452

PHILLIPS E.A., 1951 - The associations of bark-inhabiting Bryophytes in Michigan. *Ecol. Monogr., 21* : 301-316

PHILLIPS E.A., 1959 - Bark bryophytes unions in Southern Ireland. *Bryologist, Durham, 62* : 24-31

PIGNATTI S., 1978 - Zur Methodik der Aufnahme von Gesellschatskomplexen. *Ber. int. Symp. Vegetationskunde, "Assoziationskomplexe (Sigmeten)", Rinteln 1977, Vaduz* : 27-42

PILOUS Z., 1961 - Mechová Vegetače Demänovské Doliny v Nízkých Tatrach. *Rozpr. Československ. Akad. Véd., R. mat.-nat. prir. ved.* : 1-99

POELT J., 1954 - Moosgesellschaften im Alpenvorland. *Sitz. Ber. Österr. Akad. Wiss. math.-nat. Kl., Wien, 163* : 142-174 & 495-539

POTTIER-ALAPETITE G., 1942 - Recherches phytosociologiques et historiques sur la végétation du Jura central et sur les origines de la flore jurassienne. Thèse Sci. Univ. Grenoble, Tunis, 340 p.

PRENEY S., 1978 - Contribution à la typologie des hêtraies du Premier Plateau du Doubs. Relations avec la qualité du bois. Mémoire E.N.I.T.E.F. - O.N.F. Besançon, 87 p.

QUANTIN A., 1935 - L'évolution de la végétation à l'étage de la chênaie dans le Jura méridional. *S.I.G.M.A., 37* : 1-382

QUÉLET L., 1873 - Catalogue des Mousses, Sphaignes et Hépatiques des environs de Montbéliard. *Mém. Soc. Emul. Montbéliard, 2, 5* : 1-81

RAMEAU J.C., 1974 - Essai de synthèse sur les groupements forestiers calcicoles de la Bourgogne et du sud de la Lorraine. *Ann. sci. Univ. Besançon, Bot., 3, 14* : 343-530

RAMEAU J.C., 1975 - Etude écologique des ressources naturelles de la commune de Vandoncourt (Doubs). Labo. Taxo. exp. Phytosoc. Fac. Sci. Univ. Besançon, 32 p.

RAMEAU J.C., 1979 - Etude de la flore et de la végétation au lieu-dit "la Forêt", commune de Bellegarde-sur-Valserine. Labo. Taxo. exp. Phytosoc. Fac. Sci. Univ. Besançon, 14 p.

RAMEAU J.C., 1981 - Réflexions sur la synsystématique des forêts françaises de hêtre, chênes et charme. Application au système bourguignon. *Bull. Soc. bot. France, Actual. bot., 128, 3-4* : 33-63

RAMEAU J.C., 1985a - Phytosociologie forestière : caractères et problèmes spécifiques. Relations avec la typologie forestière. *Actes Colloque "Phytosociologie-foresterie", Nancy 1985* (à paraître)

RAMEAU J.C., 1985b - Structuration des stations forestières. Classification des types de stations et application aux plateaux calcaires du nord-est de la France. *Actes Colloque "Phytosociologie-foresterie", Nancy 1985* (à paraître)

RAMEAU J.C., ROYER J.M., 1979 - Comment sont appréhendés les problèmes de remembrement dans le département de la Haute-Marne ? *Sém. Phytosoc. appliquée, "Remembrement", Lille 1979* : 114-151

RAMEAU J.C., SCHMITT A., 1983 - Quelques groupements d'ourlets forestiers des *Trifolio-Geranietea* au niveau du Jura central. *Colloques phytosoc., "Les lisières forestières", Lille 1979, Vaduz, 8* : 175-206

RAMEAU J.C., SCHMITT A., BIDAULT M., GAIFFE M., 1980 - Végétation et écologie des forêts comtoises. *In : Nos forêts comtoises. Bull. Soc. Hist. nat. Doubs & Bull. Univers, Baume-les-Dames* : 80-116

RAMEAU J.C., TIMBAL J., 1979 - Les groupements forestiers de fond de vallon des plateaux calcaires de Lorraine : étude phytosociologique. *Doc. phytosoc., Vaduz, N.S. 4* : 847-870

RAUNKIAER C., 1919 - Recherches statistiques sur les formations végétales. *Biol. Meddr., Kgl. danske Vidensk. Selskb., 1, 3* : 1-80

RAUNKIAER C., 1934 - *The life forms and statistical plant geography*. Clarendon, Oxford, 632 p.

REGEL C., 1923 - Assoziationen und Assoziationskomplexe der Kola Lappmark. *Bot. Jb., 58* : 607-635

REYNAUD-BEAUVERIE M.A., 1936 - *Le milieu et la vie en commun des plantes*. Lechevalier, Paris, 237 p.

RICHARD J.L., 1970 - Les forêts acidophiles du Jura. *Mat. Levé géobot. Suisse, Bern, 38* : 1-164

RICHARD J.L., 1971 - *Iberis contejeani* et *Silene glareosa*, deux plantes d'éboulis peu connues dans le Jura. *Bull. Soc. neuch. Sci. nat., Neuchâtel, 94* : 41-54

RICHARD J.L., 1972 - La végétation des crêtes rocheuses du Jura. *Bull. Soc. Bot. Suisse, 82, 1* : 68-112

RICHARD J.L., 1975 - Les groupements végétaux du Clos du Doubs (Jura suisse). *Mat. Levé. géobot. Suisse, Bern, 57* : 1-71

RIVAS-MARTINEZ S., 1976 - Sinfitosociologia, una nueva metodologia para el estudio del paisaje vegetal. *Anal. Inst. Bot. Cavanilles, 33* : 179-188

RIVAS-MARTINEZ S., 1978 - Sobre los sinasociaciones de la Sierra Guadàrràmà. *Ber. int. Symp. Vegetationskunde, "Assoziationskomplexe (Sigmeten)", Rinteln 1977, Vaduz* : 189-212

RODI D., HENNECKE G., HAAS A., 1975 - Pflanzensoziologische und ökologische Untersuchungen in den Klingen des Welzheimer Waldes. *Veröff. Naturschutz Landschaftspfl. Bad.-Württ., Ludwigsburg, 43* : 88-131

ROSENTHAL P., 1985 - Grands traits du karst jurassien. *In : Le monde souterrain. Bull. Univers* : 5-25

ROYER J.M., 1972 - Essai de synthèse sur les groupements végétaux de pelouses, éboulis et rochers de Bourgogne et Champagne méridionale. *Ann. sci. Univ. Besançon, Bot., 3, 13* : 157-316

ROYER J.M., RAMEAU J.C., 1971 - A propos de la végétation des éboulis de la Montagne Châtillonnaise et du Pays de Champlitte. *Ann. sci. Univ. Besançon, Bot., 10* : 131-138

ROYER J.M., RAMEAU J.C., 1983 - Les associations des ourlets des forêts du *Carpinion (Trifolion medii* et *Geranion sanguinei)* en Bourgogne et Champagne méridionale. *Colloques phytosoc., "Les lisières forestières", Lille 1979, Vaduz, 8* : 83-113

SCHELLE R., 1980 - Etude de sols sur faciès calcaires et gréseux d'argovien. D.E.A. Univ. Nancy I, 32 p.

SCHMID E., 1941 - Vegetationsgürtel und Biocoenose. *Ber. schweiz. Bot. ges., 51* : 461-474

SCHMITHÜSEN J., 1968 - Allgemeine Vegetationsgeographie. *In :* E. OBST, *Lehrbuch der allgemeinen Geographie*, vol. 4, 3e éd., De Gruyter, Berlin, 463 p.

SIRGO V., 1936 - Emajõe alamjooksul Peipsiäärsel madalikul

asuvaist taimeühinguist (Plant unions of the swamps at the mouth of the river Emajogi). *Acta Inst. Horti bot. tartu., 5, 1-2, art. 4* : 1-64

SISSINGH G., 1973 - Über die Abgrenzung des *Geo-Alliarion* gegen das *Aegopodion podagrariae. Mitt. flor.-soz. Arbeitsgem., Todenmann, N.F. 15-16* : 60-65

SJÖGREN E., 1961 - Epiphytische Moosvegetation in Laubwäldern der Insel Öland (Schweden). *Acta phytogeogr. suec., 44* : 1-149

SJÖGREN E., 1964 - Epilithische und epigäische Moosvegetation in Laubwäldern der Insel Öland (Schweden). *Acta phytogeogr. suec., 48* : 1-184

ŠMARDA J., 1947 - Mechová a lišejníková společenstva ČSR (The moss and lichen communities in Czechoslovakia). *Čas. Zemsk. Mus., Acta Musei Moraviae, Brné, 31* : 39-88

ŞTEFUREAC T.I., 1941 - Cercetări sinecologice şi sociologice asupra Bryophytelor din codrul secular Stălatioara (Bucovina). *Mem. Sec. Şti., Anal. Acad. Romane, Bucureşti, 3, 16* : 1-197

ŞTEFUREAC T.I., MIHAI G., 1972 - Cercetări briocenologice în unele sectoare de la Porţile de Fier. *Stud. Cerc. Biol., Bot., Bucureşti, 24, 2* : 117-122

ŞTEFUREAC T.I., POPESCU A., LUNGU L., 1959 - Noi contribuţii la cunoaşterea florei şi vegetaţiei Bryophytelor din Valea Lotrului. *Stud. Cerc. Biol., Biol. veg., 11, 1* : 7-61

STODIEK E., 1937 - Soziologische und ökologische Untersuchungen an den xerotopen Moosen und Flechten des Muschelkalkes in der Umgebung Jenas. *Feddes Repert., Berlin, Beih. 99* : 1-46

SUKACHEV V.N., 1954 - Quelques problèmes théoriques de la phytocoenologie. *In : Essais de botanique. Ed. Acad. Sci. U.R.S.S., Moscou-Leningrad, 1* : 310-330

TANSLEY A.G., 1923 - *Practical plant ecology*. London *(non vidi)*

TANSLEY A.G., 1935 - The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology, 16, 3* : 284-307

THURMANN J., 1849 - *Essai de phytostatique appliqué à la Chaîne du Jura et aux contrées voisines*. 2 vol. Berne

TOMASELLI R., 1956 - *Introduzione allo studio della fitosociologia*. Milano, 319 p.

TOMSON A., 1937 - Sõrve taimkate. *Acta Inst. Horti bot. tartu., 6, 1, art. 1* : 1-87

TRASS H., 1964 - Application and validity of the synusial method in phytocoenology. *In : Izuchenie rastit, ostrova Saaremaa. Izd. Akad. Nauk. Est. S.S.R., Tartu* : 82-111

TRONCHET A., 1950 - Aperçu historique et bibliographique sur la floristique et la phytosociologie en Franche-Comté et régions limitrophes. *Ann. sci. Univ. Besançon, Bot., 5, 1* : 9-20

TRONCHET A., 1951-52 - Aperçu bibliographique sur la floristique et la phytosociologie en Franche-Comté et régions limitrophes (2e note). *Ann. sci. Univ. Besançon, Bot., 6, 2* : 7-15

TRONCHET A., 1955 - Paysages botaniques et groupements végétaux du Jura central. *Ann. sci. Univ. Besançon, Bot., 2, 6* : 19-44

TRONCHET A., 1967 - Revue bibliographique sommaire des publications concernant la flore et la végétation de Franche-Comté et régions limitrophes. *Ann. sci. Univ. Besançon, Bot., 3, 4* : 3-13

TRONCHET A., 1971 - Nouvelle suite à nos aperçus bibliographiques sur la flore et la végétation de Franche-Comté et régions limitrophes. *Ann. sci. Univ. Besançon, Bot., 3, 10* : 3-12

TÜXEN J., 1978 - Sigmassoziationen nordwestdeutscher Kleinstmoore. *Ber. int. Symp. Vegetationskunde, "Assoziationskomplexe (Sigmeten)", Rinteln 1977, Vaduz* : 67-76

TÜXEN R., 1950 - Grundriss einer Systematik der nitrophilen Unkrautgesellschaften. *Mitt. flor.-soz. Arbeitsgem., Stolzenau, N.F. 2* : 94-175

TÜXEN R., 1952 - Hecken und Gebüsche. *Mitt. geogr. Ges. Hamburg, 50* : 85-117

TÜXEN R., 1970 - Einige Bestandes- und Typenmerkmale in der Struktur der Pflanzengesellschaften. *Ber. int. Symp. Vegetationskunde, "Gesellschaftsmorphologie", Rinteln 1966, Den Haag* : 76-107

TÜXEN R., 1973 - Vorschlag zur Aufnahme von Gesellshaftskomplexen in potentiell natürlichen Vegetationsgebieten. *Acta Bot. Acad. Sci. Hungar., 19, 1-4* : 379-384

TÜXEN R., 1977 - Zur Homogenität von Sigmassoziationen, ihrer syntaxonomischen Ordnung und ihrer Verwendung in der Vegetationskartierung. *Doc. phytosoc., Vaduz, N.S. 1* : 321-328

TÜXEN R., 1978a - Bemerkungen zu historischen, begrifflichen und methodischen Grundlagen der Synsoziologie. *Ber. int. Symp. Vegetationskunde, "Assoziationskomplexe (Sigmeten)", Rinteln 1977, Vaduz* : 3-12

TÜXEN R., 1978b - Versuch zur Sigma-Syntaxonomie mitteleuropäischen Flußtal-Gesellschaften. *Ber. int. Symp. Vegetationskunde, "Assoziationskomplexe (Sigmeten)", Rinteln 1977, Vaduz* : 273-286

TÜXEN R., 1979 - Sigmeten und Geosigmeten, ihre Ordnung und ihre Bedeutung für Wissenschaft, Naturschutz und Planung. *Biogeograph., 16* : 79-91

TÜXEN R., HÜBSCHMANN A. von, PIRK W., 1957 - Kryptogamen- und Phanerogamen-Gesellschaften. *Mitt. flor.-soz. Arbeitsgem., Stolzenau, N.F. 6-7* : 114-118

TÜXEN R., OHNO K., VAHLE H.C., 1977 - Zum Problem der Homogenität von Assoziations-Tabellen. *Doc. phytosoc., Vaduz, N.S. 1* : 305-320

VADAM J.C., 1980 - Les groupements à *Aloina* et *Encalypta streptocarpa* dans le Jura septentrional. *Bull. Soc. Hist. nat. Pays Montbéliard, 1980* : 77-81

VADAM J.C., 1981 - Quelques associations bryophytiques du Bois de la Voivre (Territoire de Belfort). *Bull. Soc. Hist. nat. Pays Montbéliard, 1981* : 14-20

VADAM J.C., 1983a - L'*Encalypto streptocarpae-Fissidentetum cristati* dans le Pays de Montbéliard. *Rev. bryol. lichénol., 4, 2* : 145-153

VADAM J.C., 1983b - Les groupements muscinaux des escarpements et rochers calcaires des environs de Montbéliard (Doubs). *Ann. sci. Univ. Besançon, Biol. vég., 4, 4* : 55-96

VAGA A., 1940 - Fütotsönoloogia põhiküsimusi (On some fundamental problems in phytocoenology). *Acta Comm. Univ. tartu., A, 35, 6* : 1-152

VINIT J.P., 1984 - Etude pédologique de la forêt communale de Baume-les-Dames. D.E.A. Univ. Nancy I, 22 p.

WALDHEIM S., 1944 - Moosvegetationen i Dalby-söderskogs National-Park. *Kgl. svenska Vetenskaps-Akad. Avh. Natursk., Stockholm, 4* : 1-142

WALDHEIM S., 1947 - Kleinmoosgesellschaften und Bodenverhältnisse in Schonen. *Bot. Not., Suppl. 1, 1* : 1-203

WALTER J.M., 1976 - La forêt, sa genèse cyclique. *Bull. Soc. ind. Mulhouse, 765* : 17-30

WALTER J.M., 1979 - Etude des structures spatiales en forêt alluviale rhénane. I. Problèmes structuraux et données expérimentales. II. L'architecture forestière observée. *Oecol. plant., 14, 3* : 345-359 & 401-410

WENDELBERGER G., 1969 - Steppen und Trockenrasen des pannonischen Raumes. *Acta Bot. Croatica, 28* : 387-390 *(non vidi)*

WESTHOFF V., 1967 - Problems and use of structure in the classification of vegetation. The diagnostic evaluation of structure in the Braun-Blanquet system. *Acta bot. neerl., 15* : 495-511

WESTHOFF V., MAAREL E. van der, 1973 - The Braun-Blanquet approach. *In :* R.H. WHITTAKER (ed.), *Ordination and classification of communities, Handbook of Vegetation Science, Part V,* Junk, The Hague : 617-726

WILMANNS O., 1956 - Pflanzengesellschaften und Standorte des Naturschutzgebietes "Greuthau" und seiner Umgebung. *Veröff. Landesstelle Naturschutz Landschaftspfl. Bad.-Württ., 24 (non vidi)*

WILMANNS O., 1958 - Zur standörtlichen Parallelisierung von Epiphyten- und Waldgesellschaften. *Beitr. naturk. Forsch. SW Deutschl., Tübingen, 17, 1* : 11-19

WILMANNS O., 1962 - Rindenbewohnende Epiphytengemeinschaften in Südwestdeutschland. *Beitr. naturk. Forsch. SW Deutschl., 21, 2* : 87-164

WILMANNS O., 1966 - Die Flechten- und Moosvegetation des Spitzbergs. *In : Der Spitzberg bei Tübingen. Natur. Landschaftsschutzgeb. Bad.-Württ., Ludwigsburg, 3* : 244-277

WILMANNS O., 1970 - Kryptogamen-Gesellschaften oder Kryptogamen-Synusien ? *Ber. int. Symp. Vegetationskunde, "Gesellschaftsmorphologie (Strukturforschung)", Rinteln 1966, Den Haag* : 1-7

WILMANNS O., TÜXEN R., 1978 - Sigmassoziationen des Kaiserstühler Rebgeländes vor und nach Grossflurbereinigungen. *Ber. int. Symp. Vegetationskunde, "Assoziationskomplexe (Sigmeten)", Rinteln 1977, Vaduz* : 287-302

WINCKEL R. van de, 1984 - Le Wyhlerwald, l'architecture et la

dynamique d'une forêt alluviale rhénane sauvage. *Colloques phytosoc., "Les forêts alluviales", Strasbourg 1980, Vaduz, 9* : 503-541

WIŚNIEWSKI T., 1930 - Les associations des Muscinées (*Bryophyta*) épiphytes de la Pologne, en particulier celles de la forêt vierge de Białowieża. *Bull. Acad. Pol. Sci. Lettres, Cl. Sci. math. nat., B, Sci. nat., Cracovie, 1* : 293-342

YARRANTON G.A., 1967 - Organismal and individualistic concepts and the choice of methods of vegetation analysis. *Vegetatio, The Hague, 15, 2* : 113-116

ZOLLER H., BÉGUIN C., HEGG O., 1978 - Synsoziogramme und Geosigmeta des submediterranen Trockenwaldes in der Schweiz. *Ber. int. Symp. Vegetationskunde, "Assoziationskomplexe (Sigmeten)", Rinteln 1977, Vaduz* : 117-150

* *
*

TABLE DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS..... 3

INTRODUCTION..... 7

PREMIÈRE PARTIE : GÉNÉRALITÉS SUR LA RÉGION ÉTUDIÉE..... 11

Chapitre 1 : LE CADRE GÉOGRAPHIQUE..... 13
1.1. Situation géographique et délimitation de la dition 14
1.2. Esquisse géomorphologique..... 17
1.2.1. Les formes caractéristiques du relief du Jura nord-occidental..... 17
1.2.2. Les principales unités géomorphologiques..... 21

Chapitre 2 : GÉOLOGIE - PÉDOLOGIE..... 25
2.1. Le substratum géologique..... 26
2.2. Les formations superficielles..... 31
2.3. Données pédologiques succinctes..... 34

Chapitre 3 : CLIMATOLOGIE SOMMAIRE..... 36

Chapitre 4 : CARACTÈRES GÉNÉRAUX DE LA FLORE ET DE LA VÉGÉTATION..... 41
4.1. Données phytogéographiques..... 42
4.2. Données préliminaires sur la végétation forestière et son contexte paysager..... 47

DEUXIÈME PARTIE : MÉTHODOLOGIE - DÉFINITION DES CONCEPTS... 55

Chapitre 5 : LA MÉTHODOLOGIE SIGMATISTE CLASSIQUE..... 57
5.1. Objectifs et principes fondamentaux..... 59
5.2. La phase analytique..... 62
5.2.1. Le plan d'échantillonnage..... 63

5.2.2. Choix et délimitation de la surface à relever. 64
5.2.2.1. Le critère floristique..... 64
5.2.2.2. Les critères physionomiques, structuraux et écologiques..... 67
5.2.2.3. Le problème des transitions entre individus d'associations..... 68
5.2.3. Le relevé phytosociologique..... 71
5.3. La phase synthétique..... 73
5.3.1. La phase synthétique I : typologie des syntaxons élémentaires..... 73
5.3.1.1. Les techniques de tri des relevés..... 73
5.3.1.2. La caractérisation floristique des syntaxons élémentaires..... 75
5.3.1.3. La recherche du déterminisme des syntaxons élémentaires..... 77
5.3.2. La phase synthétique II : élaboration du synsystème..... 78
5.3.2.1. L'association végétale et ses variations. 78
5.3.2.2. Hiérarchisation des syntaxons..... 80
5.3.2.3. La nomenclature phytosociologique..... 83
5.4. Développements récents de la méthode sigmatiste.... 84
5.4.1. Les tendances récentes de la phytosociologie sigmatiste..... 84
5.4.2. La symphytosociologie..... 86
5.4.3. Les extensions de la méthode sigmatiste..... 89
5.4.4. Les applications de la phytosociologie sigmatiste..... 90
5.5. Fondements épistémologiques de la phytosociologie sigmatiste..... 93
5.5.1. Le choix du qualitatif..... 94
5.5.2. Objectivité et subjectivité..... 95
5.5.3. Théorie et dogmatisme..... 100
5.5.4. Phytosociologie sigmatiste et écologie..... 102
5.5.5. Conclusion..... 109

Chapitre 6 : L'APPORT DES ÉCOLES NORDIQUES..... 112
6.1. DU RIETZ et l'Ecole d'Upsala..... 114
6.1.1. Le concept de sociation..... 114

6.1.2. Les autres unités de végétation..... 115
6.1.3. Aspects méthodologiques..... 117
6.2. LIPPMAA et l'Ecole estonienne..... 118
6.2.1. Le concept d'association unistrate..... 118
6.2.2. Aspects méthodologiques..... 121

Chapitre 7 : DÉFINITION DES CONCEPTS..... 124
7.1. Les notions concrètes de phytocoenose et de synusie 125
7.1.1. Biocoenose et écosystème..... 127
7.1.2. Le concept de phytocoenose..... 130
7.1.3. L'organisation structurale d'une phytocoenose. 133
7.1.4. Le concept de synusie..... 135
7.1.5. Modèle synécologique structural et fonctionnel des unités concrètes de végétation..... 140
7.2. Définition concrète de l'individu d'association.... 145
7.2.1. Systèmes biocoenologiques et systèmes synusiologiques..... 146
7.2.2. Association forestière et associations dépendantes..... 150
7.2.3. Phytocoenose et complexe d'associations..... 155
7.2.4. Conclusion..... 157
7.3. Propositions de structuration des concepts de base. 159
7.3.1. Synusie et association..... 160
7.3.2. Phytocoenose et coenassociation..... 163
7.3.3. Vers une phytosociologie sigmatiste intégrée.. 165

Chapitre 8 : MÉTHODOLOGIE ADOPTÉE..... 169
8.1. Objectifs expérimentaux..... 172
8.2. L'étape synusiologique..... 174
8.2.1. Plan d'échantillonnage..... 174
8.2.2. Délimitation des individus d'associations..... 175
8.2.3. Les relevés floristiques..... 176
8.2.4. Définition des syntaxons élémentaires..... 183
8.2.5. Elaboration du système régional des associations intraforestières..... 192
8.2.6. Présentation des résultats..... 193
8.3. L'étape phytocoenologique..... 196
8.3.1. Plan d'échantillonnage..... 196
8.3.2. Délimitation des individus de coenassociations 197
8.3.3. Les relevés synusiaux ou coenorelevés..... 198

8.3.4. Définition des coenotaxons élémentaires..... 201
8.3.5. Elaboration du système régional des coenassociations forestières..... 203
8.3.6. Présentation des résultats..... 204

TROISIÈME PARTIE : TYPOLOGIE DES SYNUSIES INTRAFORESTIÈRES. 207

Chapitre 9 : LES ASSOCIATIONS MUSCINALES..... 209
9.1. Synsystème général..... 212
9.2. Associations épiphytiques et saprolignicoles..... 214
9.2.1. *Ulotetum crispae*..... 218
9.2.1.1. Sous-association *typicum*..... 220
9.2.1.2. Sous-association *platygyrietosum*..... 220
9.2.2. *Pylaisietum polyanthae*..... 221
9.2.3. *Metzgerio furcatae-Zygodontetum borealis*..... 222
9.2.3.1. Sous-association *typicum*..... 225
9.2.3.2. Sous-association *neckeretosum*..... 225
9.2.4. *Orthotricho straminei-Pterigynandretum filiformis*..... 226
9.2.5. *Homalio trichomanoidis-Isothecietum myuri*..... 229
9.2.5.1. Sous-association *typicum*..... 231
9.2.5.2. Sous-association *dicranetosum*..... 231
9.2.5.3. Sous-association *tortelletosum*..... 232
9.2.6. *Frullanio tamarisci-Neckeretum crispae*..... 233
9.2.6.1. Sous-association *typicum*..... 234
9.2.6.2. Sous-association *antitrichietosum*..... 235
9.2.7. *Orthodicrano montani-Hypnetum filiformis*..... 236
9.2.7.1. Sous-association *typicum*..... 237
9.2.7.2. Sous-association *dolichothecetosum*..... 237
9.2.7.3. Sous-association *dicranetosum viridis*..... 238
9.2.8. Groupements du *Blepharostomion*..... 239
9.2.8.1. Groupement à *Orthodicranum flagellare*..... 239
9.2.8.2. *Lophocoleo-Dolichothecetum seligeri*..... 240
9.2.8.3. *Riccardio-Nowellietum curvifoliae*..... 240
9.2.9. Groupements du *Bryo-Brachythecion*..... 241
9.3. Associations épilithiques..... 242
9.3.1. *Tortello-Ctenidietum mollusci*..... 246
9.3.1.1. Sous-association *scapanietosum asperae*... 247
9.3.1.2. Sous-association *plagiopetosum oederi*.... 248

9.3.2. *Frullanio tamarisci-Ctenidietum mollusci*..... 249
9.3.3. *Encalypto streptocarpae-Fissidentetum cristati* 250
9.3.4. *Encalypto streptocarpae-Weisietum crispatae*... 251
9.3.4.1. Sous-association *typicum*..... 253
9.3.4.2. Sous-association *hymenostometosum tortilis*..... 253
9.3.5. *Seligerietum pusillae*..... 253
9.3.6. *Seligerietum tristichae*..... 254
9.3.7. *Plagiopo oederi-Orthothecietum rufescentis*. 255
9.3.8. *Neckero-Anomodontetum viticulosi*..... 257
9.3.8.1. Sous-association *typicum*..... 258
9.3.8.2. Sous-association *homalietosum*..... 258
9.3.9. *Porello laevigatae-Neckeretum crispae*..... 259
9.3.10. *Cirriphylletum vaucheri*..... 261
9.3.10.1. Sous-association *typicum*..... 262
9.3.10.2. Sous-association *camptothecietosum*..... 263
9.3.11. *Thamnietum alopecuri*..... 264
9.3.11.1. Sous-association *neckeretosum crispae* .. 266
9.3.11.2. Sous-association *brachythecietosum rivularis*..... 266
9.3.12. *Taxiphyllo-Rhynchostegietum muralis*..... 267
9.3.13. *Homomallietum incurvati*..... 269
9.3.14. *Tortulo montanae-Grimmietum orbicularis*..... 270
9.3.15. *Pseudoleskeelletum catenulatae*..... 273
9.3.16. *Camptothecietum lutescentis*..... 274
9.4. Associations épigéiques..... 275
9.4.1. Groupements du *Dicranellion heteromallae*..... 279
9.4.1.1. *Pleuridio-Ditrichetum pallidi*..... 280
9.4.1.2. *Diphyscietum foliosi*..... 280
9.4.1.3. *Diplophyllo albicantis-Scapanietum nemorosae*..... 280
9.4.1.4. *Calypogeietum fissae*..... 281
9.4.1.5. Autres groupements..... 281
9.4.2. *Dicranello heteromallae-Polytrichetum formosi*. 282
9.4.2.1. Sous-association *typicum*..... 284
9.4.2.2. Sous-association *leucobryetosum*..... 284
9.4.3. *Fissidento taxifolii-Eurhynchietum striati*.... 285
9.4.3.1. Sous-association *typicum*..... 286
9.4.3.2. Sous-association *atrichetosum*..... 286

9.4.4. *Cirriphyllo piliferi-Eurhynchietum striati*.... 287
9.4.4.1. Sous-association *typicum*..... 289
9.4.4.2. Sous-association *thamnietosum*..... 290
9.4.4.3. Sous-association *loeskeobryetosum*..... 290
9.4.4.4. Sous-association *atrichetosum*..... 291
9.4.5. *Thuidio recogniti-Loeskeobryetum brevirostris*. 292
9.4.6. *Pseudoscleropodio-Hylocomietum*..... 294
9.4.7. *Ptilio-Hylocomietum*..... 296

Chapitre 10 : LES ASSOCIATIONS HERBACÉES..... 298
10.1. Synsystème général..... 302
10.2. Associations saxicoles de rochers et d'éboulis.... 303
10.2.1. *Potentillo-Hieracietum*..... 305
10.2.2. *Asplenio fontani-Ceterachetum officinarum*.... 306
10.2.3. *Asplenio-Cystopteridetum fragilis*..... 308
10.2.3.1. Sous-association *oxalidetosum*..... 309
10.2.3.2. Sous-association *polypodietosum*..... 309
10.2.4. *Moehringio trinerviae-Geranietum robertiani*.. 310
10.2.5. *Carici brachystachyos-Asplenietum* 311
10.2.6. *Gymnocarpietum robertiani*..... 312
10.2.7. *Scrophulario-Rumicetum scutati*..... 313
10.2.8. Groupement à *Stipa calamagrostis*..... 315
10.2.9. *Iberidetum intermediae*..... 315
10.3. Associations humicoles du sous-bois..... 316
10.3.1. *Scillo bifoliae-Ornithogaletum pyrenaici*..... 321
10.3.1.1. Sous-association *typicum*..... 322
10.3.1.2. Sous-association *melittietosum*..... 323
10.3.1.3. Sous-association *primuletosum elatioris*. 323
10.3.2. *Rusco aculeati-Ornithogaletum pyrenaici*..... 324
10.3.2.1. Sous-association *typicum*..... 326
10.3.2.2. Sous-association *melittietosum*..... 326
10.3.2.3. Sous-association *phyllitidetosum*..... 326
10.3.3. *Polygonato verticillati-Ornithogaletum pyrenaici*..... 327
10.3.3.1. Sous-association *typicum*..... 329
10.3.3.2. Sous-association *melittietosum*..... 329
10.3.4. *Leucojo verni-Scilletum bifoliae*..... 330
10.3.4.1. Sous-association *corydalidetosum solidae* 331
10.3.4.2. Sous-association *corydalidetosum cavae*.. 331

10.3.5. *Dentario-Mercurialietum*..... 333
10.3.6. *Phyllitido-Mercurialietum*..... 334
10.3.6.1. Sous-association *typicum*..... 335
10.3.6.2. Sous-association *lunarietosum*..... 335
10.3.6.3. Sous-association *actaeetosum*..... 336
10.3.6.4. Sous-association *polystichetosum setiferi* 336
10.3.7. *Cephalanthero-Caricetum albae*..... 337
10.3.8. *Convallario-Mercurialietum*..... 339
10.3.8.1. Sous-association *typicum*..... 339
10.3.8.2. Sous-association *gymnocarpietosum robertiani*..... 340
10.3.8.3. Sous-association *polygonatetosum odorati* 340
10.3.9. *Thlaspio montani-Seslerietum variae*..... 341
10.3.10. *Lathyro nigri-Caricetum montanae*..... 342
10.3.11. *Carici brizoidis-Milietum effusi*..... 343
10.3.11.1. Sous-association *typicum*..... 345
10.3.11.2. Sous-association *primuletosum elatioris* 345
10.3.11.3. Sous-association *pteridietosum*..... 345
10.3.12. *Carici montanae-Galietum odorati*..... 346
10.3.12.1. Sous-association *typicum*..... 347
10.3.12.2. Sous-association *primuletosum elatioris* 347
10.3.12.3. Sous-association *pteridietosum*..... 348
10.3.13. *Ficario vernae-Anemonetum nemorosae*..... 348
10.3.14. *Carici piluliferae-Pteridietum aquilini*..... 350
10.4. Associations d'ourlets internes..... 351
10.4.1. *Calamintho-Brachypodietum sylvatici*..... 356
10.4.2. *Festuco giganteae-Brachypodietum sylvatici*... 357
10.4.3. *Laserpitio latifolii-Teucrietum scorodoniae*.. 359

Chapitre 11 : LES ASSOCIATIONS ARBUSTIVES ET ARBORESCENTES. 360
11.1. Synsystème général..... 368
11.2. Associations arbustives de manteaux..... 369
11.2.1. *Tamo-Coryletum avellanae*..... 371
11.2.2. *Cotoneastro-Amelanchieretum ovalis*..... 372
11.2.3. *Coronillo-Prunetum mahaleb*..... 374
11.2.4. *Ligustro-Prunetum spinosae*..... 375
11.2.5. *Sambucetum racemosae*..... 376

11.3. Associations arbustives du sous-bois..... 378
11.3.1. *Daphno mezerei-Ligustretum vulgaris*..... 379
11.3.1.1. Sous-association *typicum*..... 380
11.3.1.2. Sous-association *coronilletosum emeri*... 381
11.3.1.3. Sous-association *viburnetosum opuli*..... 381
11.3.2. *Coronillo emeri-Daphnetum laureolae*..... 382
11.3.3. *Sambuco nigrae-Coryletum avellanae*..... 383
11.3.3.1. Sous-association *typicum*..... 384
11.3.3.2. Sous-association *daphnetosum laureolae*.. 384
11.3.4. Groupement à *Prunus padus* et *Ribes rubrum*.... 385
11.3.5. *Lonicero periclymeni-Coryletum avellanae*..... 385
11.3.5.1. Sous-association *typicum*..... 386
11.3.5.2. Sous-association *ilicetosum*..... 386
11.3.5.3. Sous-association *loniceretosum xylostei*. 387
11.3.5.4. Sous-association *viburnetosum opuli*..... 387
11.4. Associations arborescentes..... 388
11.4.1. *Sorbo ariae-Quercetum pubescentis*..... 391
11.4.1.1. Sous-association *typicum*..... 392
11.4.1.2. Sous-association *tilietosum platyphylli*. 392
11.4.2. *Aceri opali-Tilietum platyphylli*..... 393
11.4.2.1. Sous-association *typicum*..... 393
11.4.2.2. Sous-association *carpinetosum*..... 394
11.4.3. *Aceri pseudoplatani-Tilietum platyphylli*..... 394
11.4.3.1. Sous-association *typicum*..... 395
11.4.3.2. Sous-association *carpinetosum*..... 396
11.4.4. *Aceri pseudoplatani-Fraxinetum excelsioris*... 396
11.4.5. *Tilio platyphylli-Fagetum sylvaticae*..... 397
11.4.5.1. Sous-association *typicum*..... 398
11.4.5.2. Sous-association *sorbetosum ariae*..... 399
11.4.6. *Fraxino excelsioris-Fagetum sylvaticae*..... 399
11.4.6.1. Sous-association *typicum*..... 400
11.4.6.2. Sous-association *sorbetosum ariae*..... 400
11.4.7. *Betulo pendulae-Fagetum sylvaticae*..... 401
11.4.7.1. Sous-association *typicum*..... 402
11.4.7.2. Sous-association *carpinetosum*..... 402
11.4.8. *Querco petraeae-Carpinetum betuli*..... 403
11.4.8.1. Sous-association *typicum*..... 404
11.4.8.2. Sous-association *fagetosum*..... 405
11.4.8.3. Sous-association *sorbetosum ariae*..... 405

11.4.9. *Querco roboris-Carpinetum betuli*..... 406
11.4.9.1. Sous-association *typicum*..... 407
11.4.9.2. Sous-association *fraxinetosum*..... 407

Chapitre 12 : ESSAI DE STRUCTURATION SYNTAXONOMIQUE..... 408
12.1. Objectifs et problèmes spécifiques..... 409
12.1.1. Intérêt d'un synsystème régional..... 409
12.1.2. Objectifs poursuivis..... 412
12.1.3. Méthode adoptée..... 413
12.1.4. Problèmes spécifiques..... 415
12.2. Système régional provisoire des associations muscinales intraforestières..... 416
12.3. Système régional provisoire des associations herbacées intraforestières..... 428
12.4. Système régional provisoire des associations arbustives intraforestières..... 438
12.5. Système régional provisoire des associations arborescentes intraforestières..... 445
12.6. Conclusions sur le synsystème..... 453

QUATRIÈME PARTIE : TYPOLOGIE DES PHYTOCOENOSES FORESTIÈRES. 457

Chapitre 13 : RECHERCHE DES DISCONTINITÉS ENTRE PHYTOCOENOSES..... 459
13.1. Objectifs et méthodologie..... 459
13.2. Analyse d'un transect synusial..... 461
13.3. Conclusions..... 465

Chapitre 14 : DESCRIPTION DES COENASSOCIATIONS FORESTIÈRES. 467
14.1. Coenosystème général..... 468
14.2. Coenassociations de forêts calcicoles psychro-hygroclines..... 469
14.2.1. *Corydalido solidae-Quercocoenetum roboris*.... 470
14.2.2. *Corydalido cavae-Acericoenetum pseudoplatani*. 472
14.2.3. *Lunario-Acericoenetum pseudoplatani*..... 474
14.2.4. *Phyllitido-Tiliocoenetum platyphylli*..... 477
14.2.5. *Phyllitido-Carpinocoenetum betuli*..... 478
14.2.6. *Leucojo-Tiliocoenetum platyphylli*..... 480

14.2.7. *Phyllitido-Fagocoenetum sylvaticae*..... 482
14.2.8. *Scillo bifoliae-Fagocoenetum sylvaticae*..... 483
14.2.9. *Dentario heptaphylli-Fagocoenetum sylvaticae*. 485
14.2.9.1. Sous-coenassociation *typicum*..... 486
14.2.9.2. Sous-coenassociation *moehringiocoenetosum* 486
14.3. Coenassociations de forêts calcicoles thermoxéroclines..... 488
14.3.1. *Convallario-Fagocoenetum sylvaticae*..... 489
14.3.2. *Convallario-Tiliocoenetum platyphylli*..... 490
14.3.2.1. Sous-coenassociation *porellocoenetosum laevigatae*..... 492
14.3.2.2. Sous-coenassociation *frullaniocoenetosum tamarisci*..... 492
14.3.3. *Carici albae-Fagocoenetum sylvaticae*..... 493
14.3.3.1. Sous-coenassociation *typicum*..... 495
14.3.3.2. Sous-coenassociation *luzulocoenetosum*... 495
14.3.4. *Thlaspio montani-Quercocoenetum pubescentis*.. 496
14.3.5. *Rusco-Quercocoenetum pubescentis*..... 499
14.3.6. *Lathyro nigri-Quercocoenetum petraeae*..... 501
14.3.7. *Rusco-Carpinocoenetum betuli*..... 503
14.3.8. *Melittio-Carpinocoenetum betuli*..... 504
14.3.9. *Moehringio-Carpinocoenetum betuli*..... 506
14.3.10. *Scillo bifoliae-Carpinocoenetum betuli*..... 508
14.3.11. *Asaro-Fagocoenetum sylvaticae*..... 509
14.4. Coenassociations de forêts mésoneutrophiles à acidophiles..... 511
14.4.1. *Carici brizoidis-Carpinocoenetum betuli*..... 511
14.4.2. *Carici umbrosae-Fagocoenetum sylvaticae*..... 513
14.4.3. *Carici brizoidis-Fagocoenetum sylvaticae*..... 515
14.4.4. *Luzulo luzuloidis-Quercocoenetum petraeae*.... 516
14.4.5. *Primulo elatioris-Fagocoenetum sylvaticae*.... 518
14.4.6. *Ficario-Fraxinocoenetum excelsioris*..... 519
14.4.7. *Primulo elatioris-Quercocoenetum roboris*..... 520

Chapitre 15 : ESSAI DE STRUCTURATION COENOTAXONOMIQUE..... 522
15.1. Système régional provisoire des coenassociations forestières..... 523
15.2. Comparaison avec le synsystème des "associations forestières" classiques..... 530

Chapitre 16 : PHYTOCOENOSES FORESTIÈRES ET PAYSAGES VÉGÉTAUX 534
16.1. Chronoséquences et sigmassociations..... 535
16.2. Toposéquences et géosigmassociations..... 542
16.3. Essai préliminaire de chorologie intégrée des paysages forestiers du Jura nord-occidental..... 544

BILAN - CONCLUSIONS..... 551

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES..... 559

TABLE DES MATIÈRES..... 587

Index des illustrations..... 598
Index des tableaux hors-texte..... 601
Nomenclature des taxons cités..... 604

* *
*
*

INDEX DES ILLUSTRATIONS

Fig. 1 : Les grands ensembles structuraux du Jura p. 15

Fig. 2 : Situation géographique du territoire étudié p. 16

Fig. 3 : Schéma d'interprétation géomorphologique du Jura nord-occidental p. 18

Fig. 4 : Relief de plateau p. 19

Fig. 5 : Relief de faisceau ou "relief jurassien" p. 19

Fig. 6 : Les grandes unités géomorphologiques du Jura nord-occidental p. 22

Fig. 7 : La série stratigraphique secondaire du Jura p. 26

Fig. 8 : Principales unités lithologiques du Dogger du Jura franc-comtois p. 28

Fig. 9 : Principales unités lithologiques du Malm du Jura franc-comtois p. 29

Fig. 10 : Courbes isothermes et isohyètes du département du Doubs (1946-1975) p. 39

Fig. 11 : Comparaison du modèle synécologique structural et fonctionnel des unités concrètes de végétation à des modèles d'organisation analogues p. 144

Fig. 12 : Concepts de base de la classification des synusies et des phytocoenoses adoptés lors du 6e Congrès International de Botanique d'Amsterdam en 1935 p. 148

Fig. 13 : Modèle conceptuel de la phytosociologie sigmatiste intégrée p. 166

Fig. 14 : Organigramme méthodologique p. 171

Fig. 15 : Courbes aire-espèces classique et en coordonnées semi-logarithmiques d'un individu d'association du *Carici brizoidis-Milietum effusi primuletosum elatioris* p. 178

Fig. 16 : Courbes aire-espèces classique et en coordonnées semi-logarithmiques d'un individu d'association du *Cirriphyllo piliferi-Eurhynchietum striati atrichetosum* p. 180

Fig. 17 : Diagramme d'homotonité, paramètres caractéristiques et histogramme de présence du *Metzgerio furcatae-Zygodontetum borealis typicum* p. 184

Fig. 18 : Diagramme d'homotonité, paramètres caractéristiques et histogramme de présence du *Cirriphyllo piliferi-Eurhynchietum striati loeskeobryetosum* p. 184

Fig. 19 : Diagramme d'homotonité, paramètres caractéristiques et histogramme de présence du *Querco petraeae-Carpinetum betuli* p. 185

Fig. 20 : Diagramme d'homotonité, paramètres caractéristiques et histogramme de présence du *Coronillo emeri-Daphnetum laureolae* p. 185

Fig. 21 : Diagramme d'homotonité, paramètres caractéristiques et histogramme de présence de l'*Ulotetum crispae typicum* p. 187

Fig. 22 : Diagramme d'homotonité, paramètres caractéristiques et histogramme de présence du *Rusco aculeati-Ornithogaletum pyrenaici typicum* p. 188

Fig. 23 : Diagramme d'homotonité, paramètres caractéristiques et histogramme de présence du *Dentario-Mercurialietum* p. 189

Fig. 24 : Diagramme d'homotonité, paramètres caractéristiques et histogramme de présence du *Frullanio tamarisci-Ctenidietum mollusci* p. 189

Fig. 25 : Représentation schématique de la signification des coefficients de dispersion des synusies d'un individu d'association dans une phytocoenose p. 200

Fig. 26 : Représentation théorique de la succession phénologique des synusies herbacées vernales et estivales dans une phytocoenose forestière p. 319

Fig. 27 : Interprétation structurale du peuplement phanérophytique d'une forêt semi-naturelle tempérée p. 365

Fig. 28 : Profil géomorphologique du transect synusial de la reculée de Valbois p. 462

Fig. 29 : Diagramme des discontinuités phytosociologiques le long du transect synusial de la reculée de Valbois p. 462

Fig. 30 : Distances de Hamming absolue et relative entre 30 placettes de 10 X 10 m alignées sur une portion du transect synusial de la reculée de Valbois p. 463

Fig. 31 : Distribution des synusies dans une hêtraie calcicole psychrophile à gros blocs p. 487

Fig. 32 : Distribution des synusies dans une hêtraie calcicole thermoxérophile de plateau p. 495

Fig. 33 : Distribution des synusies dans une chênaie pubescente p. 499

Fig. 34 : Comparaison de deux toposéquences forestières sur plateaux calcaires p. 544

Fig. 35 : Les zones phytogéographiques élémentaires du Jura nord-occidental p. 546

Fig. 36 : Tableau comparatif des caractères floristiques (espèces forestières) des zones phytogéographiques élémentaires du Jura nord-occidental p. 547

Fig. 37 : Tableau comparatif des caractères synusiologiques (associations intraforestières) des zones phytogéographiques élémentaires du Jura nord-occidental p. 548

Fig. 38 : Tableau comparatif des caractères phytocoenologiques (coenassociations forestières) des zones phytogéographiques élémentaires du Jura nord-occidental p. 549

INDEX DES TABLEAUX HORS-TEXTE

Tab. I : *Ulotetum crispae*

Tab. II : *Pylaisietum polyanthae*

Tab. III : *Metzgerio furcatae-Zygodontetum borealis*

Tab. IV : *Orthotricho straminei-Pterigynandretum filiformis*

Tab. V : *Homalio trichomanoidis-Isothecietum myuri*

Tab. VI : *Frullanio tamarisci-Neckeretum crispae*

Tab. VII : *Orthodicrano montani-Hypnetum filiformis*

Tab. VIII : *Blepharostomion*

Tab. IX : *Tortello-Ctenidietum mollusci*

Tab. X : *Frullanio tamarisci-Ctenidietum mollusci*

Tab. XI : *Encalypto streptocarpae-Fissidentetum cristati*

Tab. XII : *Encalypto streptocarpae-Weisietum crispatae*

Tab. XIII : *Seligerietum tristichae*

Tab. XIV : *Plagiopo oederi-Orthothecietum rufescentis*

Tab. XV : *Neckero-Anomodontetum viticulosi*

Tab. XVI : *Porello laevigatae-Neckeretum crispae*

Tab. XVII : *Cirriphylletum vaucheri*

Tab. XVIII : *Thamnietum alopecuri*

Tab. XIX : *Taxiphyllo-Rhynchostegietum muralis*

Tab. XX : *Homomallietum incurvati*

Tab. XXI : *Tortulo montanae-Grimmietum orbicularis*

Tab. XXII : *Camptothecietum lutescentis*

Tab. XXIII : *Dicranellion heteromallae*

Tab. XXIV : *Dicranello heteromallae-Polytrichetum formosi*

Tab. XXV : *Fissidento taxifolii-Eurhynchietum striati*

Tab. XXVI : *Cirriphyllo piliferi-Eurhynchietum striati*

Tab. XXVII : *Thuidio recogniti-Loeskeobryetum brevirostris*

Tab. XXVIII : *Pseudoscleropodio-Hylocomietum*

Tab. XXIX : *Potentillo-Hieracietum*

Tab. XXX : *Asplenio fontani-Ceterachetum officinarum*

Tab. XXXI : *Asplenio-Cystopteridetum fragilis*

Tab. XXXII : *Moehringio trinerviae-Geranietum robertiani*

Tab. XXXIII : *Stipion calamagrostis*

Tab. XXXIV : *Scillo bifoliae-Ornithogaletum pyrenaici*
Tab. XXXV : *Rusco aculeati-Ornithogaletum pyrenaici*
Tab. XXXVI : *Polygonato verticillati-Ornithogaletum pyrenaici*
Tab. XXXVII : *Leucojo verni-Scilletum bifoliae*
Tab. XXXVIII : *Dentario-Mercurialietum*
Tab. XXXIX : *Phyllitido-Mercurialietum*
Tab. XL : *Cephalanthero-Caricetum albae*
Tab. XLI : *Convallario-Mercurialietum*
Tab. XLII : *Thlaspio montani-Seslerietum variae*
Tab. XLIII : *Lathyro nigri-Caricetum montanae*
Tab. XLIV : *Carici brizoidis-Milietum effusi*
Tab. XLV : *Carici montanae-Galietum odorati*
Tab. XLVI : *Ficario vernae-Anemonetum nemorosae*
Tab. XLVII : *Carici piluliferae-Pteridietum aquilini*
Tab. XLVIII : *Calamintho-Brachypodietum sylvatici*
Tab. XLIX : *Festuco giganteae-Brachypodietum sylvatici*
Tab. L : *Laserpitio latifolii-Teucrietum scorodoniae*
Tab. LI : *Tamo-Coryletum avellanae*
Tab. LII : *Cotoneastro-Amelanchieretum ovalis*
[illegible] : *Coronillo-Prunetum mahaleb*
[illegible] : *Ligustro-Prunetum spinosae*
Tab. LV : *Sambucetum racemosae*
Tab. LVI : *Daphno mezerei-Ligustretum vulgaris*
Tab. LVII : *Coronillo emeri-Daphnetum laureolae*
Tab. LVIII : *Sambuco nigrae-Coryletum avellanae*
Tab. LIX : *Lonicero periclymeni-Coryletum avellanae*
Tab. LX : *Sorbo ariae-Quercetum pubescentis*
Tab. LXI : *Aceri opali-Tilietum platyphylli*
Tab. LXII : *Aceri pseudoplatani-Tilietum platyphylli*
Tab. LXIII : *Aceri pseudoplatani-Fraxinetum excelsioris*
Tab. LXIV : *Tilio platyphylli-Fagetum sylvaticae*
Tab. LXV : *Fraxino excelsioris-Fagetum sylvaticae*
Tab. LXVI : *Betulo pendulae-Fagetum sylvaticae*
Tab. LXVII : *Querco petraeae-Carpinetum betuli*
Tab. LXVIII : *Querco roboris-Carpinetum betuli*
Tab. LXIX : Syntaxons muscinaux - Premier tableau synthétique (en trois parties a, b et c)
Tab. LXIX bis : Syntaxons muscinaux - Deuxième tableau synthétique (en trois parties a, b et c)

Tab. LXX : Syntaxons herbacés - Tableau synthétique (en trois parties a, b et c)
Tab. LXXI : Syntaxons arbustifs - Tableau synthétique
Tab. LXXI bis : Syntaxons arborescents - Tableau synthétique
Tab. LXXII : *Corydalido-Quercocoenetum roboris*
Tab. LXXIII : *Corydalido cavae-Acericoenetum pseudoplatani*
Tab. LXXIV : *Lunario-Acericoenetum pseudoplatani*
Tab. LXXV : *Phyllitido-Tiliocoenetum platyphylli*
Tab. LXXVI : *Phyllitido-Carpinocoenetum betuli*
Tab. LXXVII : *Leucojo-Tiliocoenetum platyphylli*
Tab. LXXVIII : *Phyllitido-Fagocoenetum sylvaticae*
Tab. LXXIX : *Scillo bifoliae-Fagocoenetum sylvaticae*
Tab. LXXX : *Dentario-Fagocoenetum sylvaticae*
Tab. LXXXI : *Convallario-Fagocoenetum sylvaticae*
Tab. LXXXII : *Convallario-Tiliocoenetum platyphylli*
Tab. LXXXIII : *Carici albae-Fagocoenetum sylvaticae*
Tab. LXXXIV : *Thlaspio-Quercocoenetum pubescentis*
Tab. LXXXV : *Rusco-Quercocoenetum pubescentis*
Tab. LXXXVI : *Lathyro nigri-Quercocoenetum petraeae*
Tab. LXXXVII : *Rusco-Carpinocoenetum betuli*
Tab. LXXXVIII : *Melittio-Carpinocoenetum betuli*
Tab. LXXXIX : *Moehringio-Carpinocoenetum betuli*
Tab. XC : *Scillo-Carpinocoenetum betuli*
Tab. XCI : *Asaro-Fagocoenetum sylvaticae*
Tab. XCII : *Carici brizoidis-Carpinocoenetum betuli*
Tab. XCIII : *Carici umbrosae-Fagocoenetum sylvaticae*
Tab. XCIV : *Carici brizoidis-Fagocoenetum sylvaticae*
Tab. XCV : *Luzulo luzuloidis-Quercocoenetum petraeae*
Tab. XCVI : *Primulo elatioris-Fagocoenetum sylvaticae*
Tab. XCVII : *Ficario-Fraxinocoenetum excelsioris*
Tab. XCVIII : *Primulo elatioris-Quercocoenetum roboris*
Tab. XCIX : Coenotaxons forestiers - Tableau synthétique (en deux parties a et b)
Tab. C : Transect synusial dans la réserve du ravin de Valbois

NOMENCLATURE DES TAXONS CITÉS

SPERMAPHYTES - PTÉRIDOPHYTES :

Nomenclature empruntée à E. OBERDORFER (1979), sauf pour les taxons suivants :

Daphne alpina L.
Iberis contejeani Billot
Iris foetidissima L.
Ruscus aculeatus L.
Scrophularia hoppei Koch

BRYOPHYTES :

Nomenclature empruntée à J. AUGIER (1966), sauf pour les taxons suivants :

Dicranum viride (Lindb.) Sull. et Lesq.
Rhodobryum ontariense (Kindb.) Kindb.
Zygodon viridissimus fa. *borealis* Correns
Zygodon viridissimus fa. *australis* Malta

LICHENS :

Cladonia coniocraea (Flk.) Vain.
Normandina pulchella Borr.
Solorina saccata (L.) Ach.