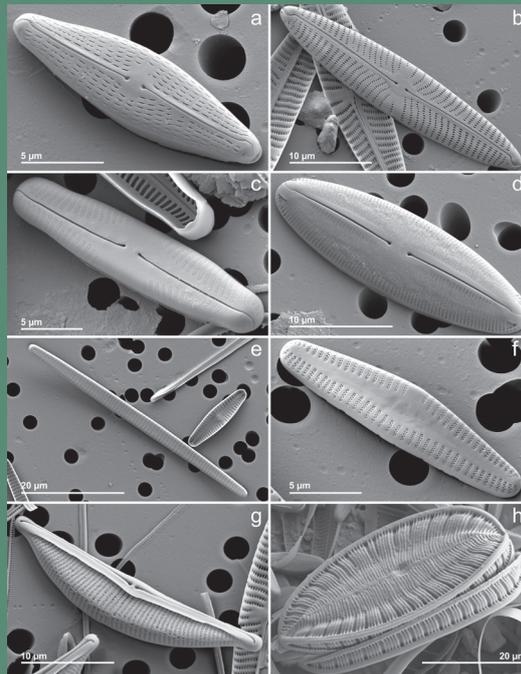


1 - 2020



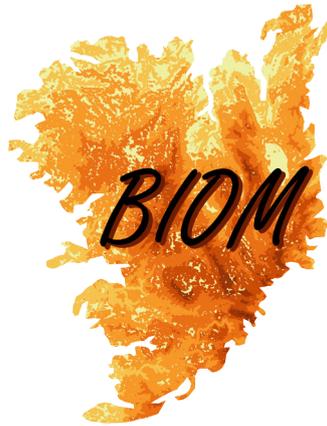
# BIOM

Revue scientifique pour la biodiversité  
du Massif central



# BIOM

Revue scientifique pour la biodiversité  
du Massif central



Numéro 1 - 2020

## Rédacteurs en chef

Camille Roux- camille.roux@uca.fr ; Gilles Thébaud - gilles.thebaud@uca.fr  
UniVegE - Herbiers Universitaires CLF - 3 Bd Lafayette 63000 Clermont-Ferrand - 0473406220

## Comité de rédaction

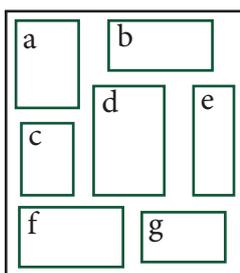
Philippe Bachelard  
Hervé Cubizolle  
Arnaud Delcoigne  
André-Marie Dendievel  
Thibaut Delsinne  
Philippe Geniez  
Yves Meinard

## Comité scientifique

Aude Beauger  
Luc Belenguier  
Emmanuel Boitier  
Vincent Boulet  
Guillaume Choynet  
Vincent Hugonnot  
Mario Kluszczewski

Jean-Paul Mandin  
Céline Sacca  
Alexandre Teynié  
Antoine Thouvenot

## Illustration de couverture



- a) Couloir domitique sur le versant nord du puy de Dôme (cliché V. Hugonnot)  
b) Sommet de l'Aigoual (cliché M. Kluszczewski)  
c) *Pyrola rotundifolia* L. var. *rotundifolia* observée (cliché T. Delsinne)  
d) (a) *Navicula veneta*; (b) *Navicula sanctamargaritae*; (c) *Pinnularia kuetzingii*; (d) *Fallacia pygmaea*; (e) *Fragilaria famelica*; (f) *Crenotia thermalis*; (g) *Halamphora coffeaeformis* and (h) *Suirella patella*.  
e) Travertins, sources de Leyvaus (cliché C. Roux)  
f) Vue zénithale du rempart du bronze final IIIb du Razé en cours de fouille (Cliché B. Houdusse)  
g) *Myrmica scabrinodis* (cliché T. Delsinne)

# BIOM

Numéro 1 - 2020

## SOMMAIRE

Dendievel A.-M., Delrieu F. & Duny A. - Entre Lacs et Tourbières : approche pluridisciplinaire de l'évolution des paysages et des zones humides de la Pénide à Espalem (Haute-Loire) .....	1
Hugonnot V. - Une association bryophytique nouvelle, endémique du puy de Dôme (Puy-de-Dôme, Auvergne-Rhône-Alpes) : le <i>Gymnomitrio coralloidis-Barbilophozietum sudeticae</i> .....	12
Beauger A., Voldoire O., Wetzel C. E., Allain E., Millan F., Breton V., Kolovi S. & Ector L. Biodiversity and ecology of diatoms in mineral springs of the area of Sainte Marguerite (Saint-Maurice-ès-Allier, Massif central, France) .....	21
Belenguier L., Kreder M., Lombard V., Poussin M. & Galkovsky C. - Densité de nids de <i>Myrmica</i> en tourbière : exemple de la tourbière de Jouvion (Puy-de-Dôme) .....	35
Kluszczewski M., Pouget L., Lecoq M., Oudot M., Gautier K. & Bossaert M. - Contribution à la connaissance de l'étage subalpin dans le massif du mont Aigoual (Gard, Lozère) : synthèse bibliographique, délimitation, caractérisation floristique, et comparaison à l'échelle du Massif central .....	49
Choisnet G., Roux C., Bioret F., Cordonnier S. & Hugonnot V. - La végétation des sources thermominérales salées d'Auvergne .....	68
Pavlik M. & Delsinne T. - La Pyrole à feuilles rondes, <i>Pyrola rotundifolia</i> L., 1753 dans la Loire : quand une étude d'impact permet de redécouvrir une espèce végétale .....	97

# Entre Lacs et Tourbières : approche pluridisciplinaire de l'évolution des paysages et des zones humides de la Pénide à Espalem (Haute-Loire)

André-Marie Dendievel<sup>1</sup>, Fabien Delrieu<sup>2</sup> & Anne Duny<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Univ. Lyon, ENTPE, UMRCNRS 5023 LEHNA-IPE, 3 rue M. Audin, 69518 Vaulx-en-Velin Cedex, France - [andremarie.dendievel@gmail.com](mailto:andremarie.dendievel@gmail.com)

<sup>2</sup>DRAC, SRA Auvergne-Rhône-Alpes, Hôtel de Chazerat, 4 rue Blaise Pascal, 63000 Clermont-Ferrand, France - [fabien.delrieu@culture.gouv.fr](mailto:fabien.delrieu@culture.gouv.fr)

<sup>3</sup>Paleotime, 6173 avenue Jean-Sébastien Achard-Picard, 38250 Villard-de-Lans - [anne.duny@paleotime.fr](mailto:anne.duny@paleotime.fr)

Soumis le 25 décembre 2019

Accepté le 4 février 2020

Publié le 17 juin 2020

## Résumé

Dans le cadre d'un programme de recherche pluridisciplinaire, nos travaux visent à reconstituer l'évolution des paysages dans le massif du Cézallier durant la Protohistoire. Cet article présente les premiers résultats obtenus sur le plateau de la Pénide (Espalem, Haute-Loire) qui a la particularité d'accueillir d'anciens lacs, un site fortifié et une nécropole protohistorique. À partir de carottages dans la tourbière du « Lac Long » et de sondages archéologiques, nous avons mis en évidence les grandes lignes des changements de l'environnement local depuis 8500 av. J.-C. Il semble, d'après nos résultats, que le Lac Long se soit comblé en évoluant en tourbière au cours du Néolithique, avant de redevenir un lac de faible profondeur durant l'âge du Bronze final, soit vers 1200-1000 av. J.-C. Les populations de la Protohistoire ont choisi ce plateau pour habiter et construire leurs tertres funéraires (*tumulus*) au bord des lacs. Par la suite, les lacs et zones humides du plateau de la Pénide ont été fortement drainés à des fins agricoles, notamment au cours du XIXe siècle. Ces sites sont aujourd'hui protégés pour leur flore et leur faune spécifiques (Natura 2000) et renferment un patrimoine historique hors du commun.

### Mots-clés

Evolution des zones humides  
Patrimoine naturel  
Carottages  
Archéologie  
Protohistoire

## Abstract

In the course of an interdisciplinary research programme, we aim at reconstructing the landscape evolution of the Cézallier mountain range during the Protohistory. This paper presents the first results on the La Pénide Plateau (Espalem, Haute-Loire) where former lakes, a protohistoric fortified site and a necropolis are found. Based on a core extracted in the « Lac Long » fen and on archaeological surveys, we have highlighted the main local environmental changes since 8500 BC. According to our results, the « Lac Long » was a lake and evolved into a mire during the Neolithic period, before becoming again a shallow lake during the Final Bronze Age, circa 1200-1000 BC. Protohistoric people settled on this plateau and built burial mounds (*tumulus*) on the edge of the lakes. Then, the lakes and the wetlands of the La Pénide Plateau were extremely drained, especially during the XIXth century. These natural sites are protected nowadays due to their specific flora and fauna (Natura 2000) and record an outstanding historical heritage.

### Keywords

Wetland evolution  
Natural Heritage  
Core  
Archaeology  
Protohistory

## Introduction

Actuellement, les zones humides, dont les tourbières, et leur biodiversité sont en pleine régression à travers le monde : on estime qu'en raison du drainage et du surpâturage, l'Europe a perdu environ 60 à 80 % de ses zones humides depuis le début du XXe siècle (Mitsch & Gosselink 2015). Une situation similaire est observée dans le Massif central où près de 20 % des tourbières ont disparu et 54 % sont sévèrement dégradées (Cubizolle 2019 ; Manneville et al. 2006). Néanmoins les mécanismes et les vitesses précises d'évolution de ces écosystèmes sont encore méconnus : il y a un besoin important de comprendre comment ces écosystèmes changent et réagissent, notamment face à la pression exercée par les sociétés humaines au cours du temps. Pour se faire, les zones humides et les tourbières renferment de précieuses informations environnementales dans leurs sédiments organiques qui contiennent les restes de la végétation locale, sous la forme de macro-restes ou de pollen, accumulés au cours des siècles (Barber 1993 ; Cubizolle 2009). Leur étude vise à proposer une meilleure compréhension de l'évolution des paysages palustres en lien avec les activités humaines au cours du temps sur le plateau d'Espalem.

Dans le Cézallier et sur le plateau d'Espalem en Haute-Loire, les zones humides sont nombreuses et constituent une véritable ressource pour l'agriculture et l'élevage (Fig. 1). Les paysages de vastes espaces enherbés et pâturés, ont permis la conservation optimale des vestiges archéologiques. De nombreux tertres funéraires de la Protohistoire (*tumulus*), construits durant l'âge

du Bronze et l'âge du Fer, sont ainsi connus à proximité des zones humides d'Espalem. La structure en pierre (basalte) et terre de ces tertres a permis leur préservation en élévation et les rend parfaitement visibles dans le paysage (Blaizot et al. 2004 ; Duny et al. 2013 ; Gandelin 2011). D'autres structures en pierre comme les systèmes défensifs anciens (remparts) ou les réseaux parcellaires (murets, voies) sont également conservés dans le Cézallier et sur le plateau d'Espalem (Fig. 1). Ainsi, cette région peut être considérée comme un conservatoire des paysages protohistoriques associant de façon exceptionnelle et très imbriquée sites archéologiques et zones humides.

Pour ces raisons, un programme collectif de recherche (PCR Haute Auvergne, coordonné par F. Delrieu) a été lancé en 2018 afin de profiter de cette situation exceptionnelle pour comprendre l'occupation du sol et l'utilisation des ressources depuis la Protohistoire ancienne. Ce travail vise à réaliser un recensement et une caractérisation fine des données archéologiques (types de vestiges, durées et modalités d'occupation), et à les confronter aux données environnementales conservées dans les zones humides.

Dans le cadre de cet article, nous présentons les résultats acquis en 2018 et en 2019 à partir des fouilles archéologiques et des carottages dans les zones humides pour appréhender l'évolution des paysages palustres en lien avec les activités humaines au cours du temps sur le plateau d'Espalem.

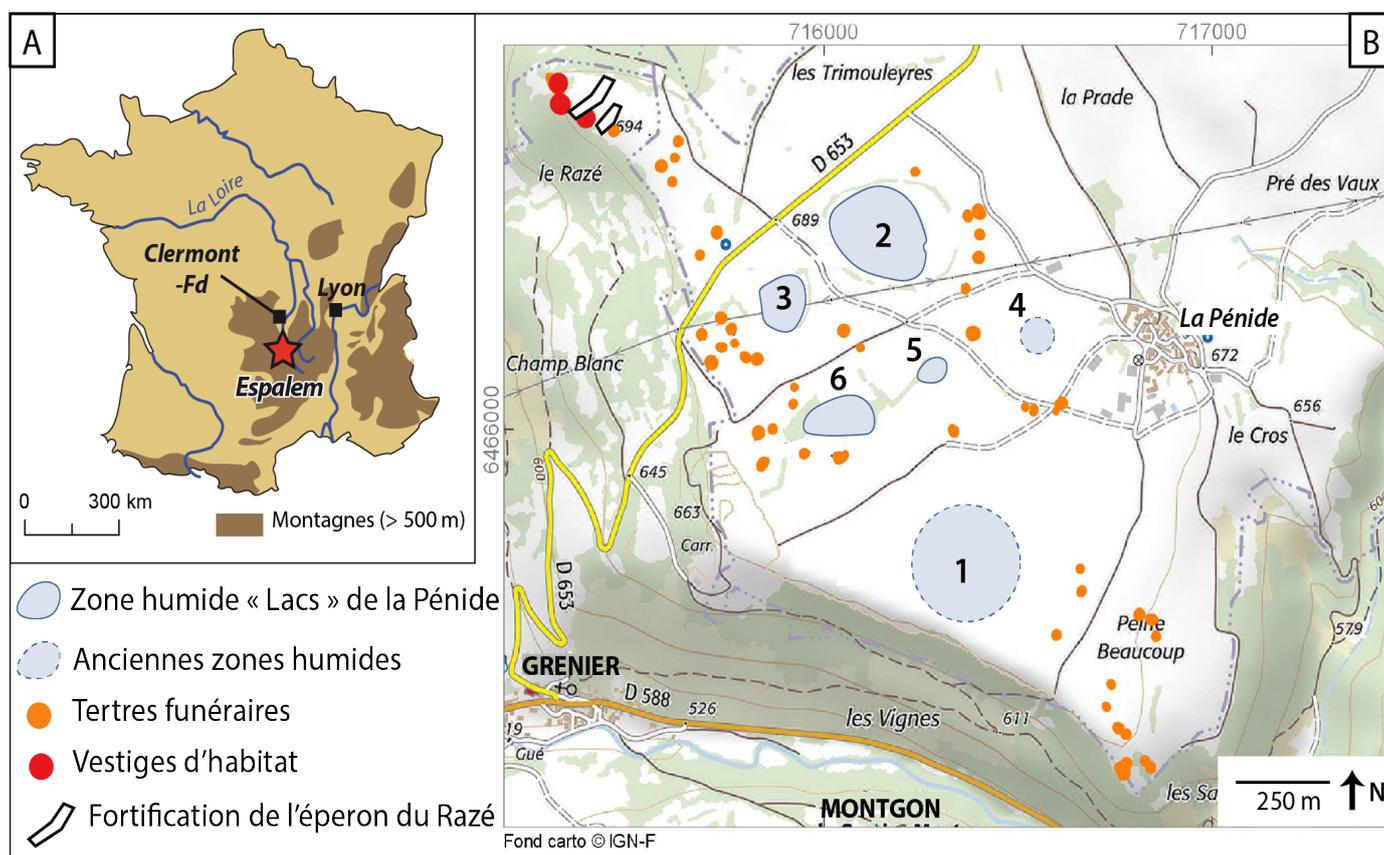


Figure 1 - A) Localisation du plateau de la Pénide dans le Massif central en France. B) Carte de situation des sites protohistoriques et des zones humides sur le plateau de la Pénide (Cartographie et DAO, © Fabrice Muller, INRAP). Numéros : 1) Lac d'Estang, 2) Grand Lac / Lac Bec, 3) Lac Citrou, 4) La Croux, 5) Lac Redon, 6) Lac Long (nom cadastral = Lac Lant).

## Lacs du Plateau de la Pénide à Espalem

### Cadre environnemental local

Le plateau de la Pénide à Espalem (Haute-Loire) comporte plusieurs cuvettes topographiques identifiées comme des « lacs » (Fig. 1). Ces « lacs » correspondent à différents types de zones humides occupant des dépressions sur l'ensemble du plateau basaltique de la Pénide. Ces contextes naturels remarquables abritent une faune et une flore particulières protégées (zones Natura 2000 ; Bernard 2006) :

1) Le « **Lac d'Estang** » occupe la pointe sud du plateau. Il s'agit de la plus vaste dépression drainée qui est aujourd'hui une prairie peu humide (env. 0,1 km<sup>2</sup>).

2) Plus au nord, une autre vaste dépression est occupée par le « **Grand Lac** », connu sous le nom de « **Lac Bec** » au XIXe siècle. Cette dépression (env. 0,09 km<sup>2</sup>) accueille une zone en eau pérenne avec une roselière à scirpe des bois (*Scirpus sylvaticus* L.), roseaux (*Phragmites australis* Cav.) et calamagrostis (*Calamagrostis* sp.). Cette dense roselière occupe environ 40 % de la cuvette topographique (soit 0,036 km<sup>2</sup> environ).

3) Le « **Lac Citrou** » est relié au « Grand Lac » par un fossé drainant très profond (> 3 m). La dépression du lac Citrou (0,025 km<sup>2</sup>) est occupée par une roselière à calamagrostis qui s'étend sur environ 55 % de la dépression originelle (soit 0,013 km<sup>2</sup>).

4) Plus à l'est, se situe la cuvette de « **La Croux** » dont le nom renvoie au creux/dépression et à la présence de terre argileuse dans le langage vernaculaire régional (Pégorier et al. 2006). Cette dépression (0,017 km<sup>2</sup>) est située aux abords du hameau de la Pénide et a probablement été l'une des premières zones humides drainées.

5) Le « **Lac Redon** » est une petite dépression humide (3500 m<sup>2</sup>) située au centre du plateau. Elle est occupée par des communautés à grandes laïches (*Carex* sp.) et entaillée par un fossé drainant profond d'environ 1 m qui dirige les écoulements en direction du « Lac long ».

6) Enfin, le « **Lac Long** » est une tourbière limnogène (16 200 m<sup>2</sup> environ) qui abrite une importante diversité (Fig. 2-A).

Le centre de cette tourbière présente un radeau flottant (tremblant) composé de grandes laïches dont *Carex nigra* L. reposant sur des buttes de bryophytes. La tourbière est entourée par une ceinture aquatique d'environ 2 m de largeur (Fig. 2-B) à



Figure 2 – A) Vue aérienne du Lac Long (IGN 2013). 1) Surface d'eau libre et communautés aquatiques, 2) végétation arbustive (saulaie), 3) ancien exutoire bouché (voir C), 4) cœur de la tourbière et tremblants, 5) point de carottage, 6) surfaces agraires, 7) tumulus de la nécropole de la Pénide. B) Vue de la tourbière depuis le nord. C) Vue de l'ancien exutoire, aujourd'hui colmaté (zone 3) depuis le sud-ouest (Photographies : A-M. Dendievel 2017).

potamots (*Potamogeton sp.*), lentilles d'eau (*Lemna trisulca* L.) et roseaux (*Typha latifolia* L.). Sur la bordure, se trouve notamment une zone à fenouil d'eau (*Oenanthe aquatica* L.) et à cresson amphibie (*Rorippa amphibia* (L.) Besser). À l'ouest se développe une saulaie marécageuse (*Salix cinerea* L.), bordée de taxons plus héliophiles comme le noisetier (*Corylus avellana* L.).

Comme les autres zones humides du plateau, cette tourbière a été remodelée par les pratiques agraires : des murets en pierre sèche limitent la zone humide au sud, tandis que l'exutoire est obstrué pour permettre le passage des engins agricoles (Fig. 2-C).

### Contexte géologique et potentiel d'archivage de la biodiversité

Les « lacs » étudiés se situent sur le plateau basaltique à l'ouest du hameau de la Pénide (commune d'Espalem, Haute-Loire). Cette table basaltique pourrait s'être mise en place autour de 4,9 millions d'années selon les datations réalisées à Chalet (Thonat et al. 2014), mais l'origine des dépressions circulaires qui accueillent les « lacs » n'est pas clairement identifiée à ce jour. Il ne s'agit pas de cratères de maars – volcans explosifs d'origine hydromagmatique – car aucun dépôt caractéristique – anneau de tuf par exemple – n'a été identifié (Thonat et al. 2014). L'hypothèse envisagée, mais qui n'a pas pu être vérifiée malgré des forages profonds effectués par le Bureau des Recherches Géologiques et Minières (BRGM), est celle de dépressions liées à la dissolution de roches sédimentaires situées sous les coulées de basalte. Ce type de formation a également été avancé pour expliquer les dépressions du plateau du Devès en Haute-Loire étudiées par A. Tourman (2007) : « Lacs » de Collange (Loudes) et de Freycenet (Borne). Enfin, le toponyme de « lacs » attribué de façon générale à ces dépressions suggère qu'elles ont pu accueillir des pièces d'eau pérennes par le passé.

## Matériel et méthodes

### Approche géohistorique et prospections paléoenvironnementales

Aujourd'hui en partie comblées par des sédiments organiques, ces zones humides renferment de véritables archives naturelles qu'il est possible d'interroger par des méthodes paléoenvironnementales pour reconstituer l'évolution des zones humides et de leur biodiversité au cours du temps, en lien avec les changements climatiques et les impacts anthropiques (Cubizolle 2009 ; Dendievel 2018). Ainsi, afin de caractériser précisément la chronologie d'accumulation des sédiments dans les lacs du plateau de la Pénide à Espalem, nous avons appliqué une méthodologie en quatre étapes principales.

L'étape 1 consiste à dépouiller la documentation cartographique afin d'identifier des zones humides susceptibles d'avoir accumulé des sédiments sur le long terme. Cette approche s'appuie sur l'étude des cartes anciennes (Atlas de Trudaine, carte de Cassini, Cadastre Napoléonien, cartes topographiques de l'IGN depuis le XIXe siècle), et des photographies aériennes anciennes et actuelles. En dehors de l'atlas de Trudaine conservé aux Archives Nationales de Paris (côte CP/F/14/8497 ; <http://www2.culture.gouv.fr/documentation/archim/atlasdetrudaine.htm>), et du Cadastre Napoléonien conservé aux Archives Départementales

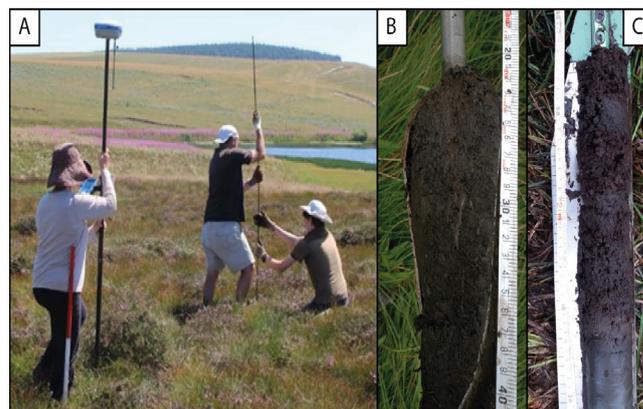


Figure 3 - A) Estimation de l'épaisseur des sédiments par sondage à la barre par deux opérateurs. Un troisième opérateur les suit en notant les observations et la position à l'aide d'un GPS différentiel (Photographie : E. Nectoux 2018). B) Sédiment argileux remonté à la tarière dans le « Grand Lac » (Photographie : A.-M. Dendievel 2018). C) Carotte de sédiment prélevée à la sonde russe dans le « Lac Long » illustrant le passage de la tourbe (en haut) aux sédiments argilo-organiques lacustres (en bas) entre 185 et 222 cm (Photographie : A.-M. Dendievel 2018).

de la Haute-Loire (côte 3 P 2555), les documents sont accessibles via le Géoportail (<http://www.geoportail.gouv.fr>).

Cette étape a permis d'écarter la dépression de La Croux et le Lac d'Estang en raison de leur assèchement précoce préjudiciable à l'accumulation et la conservation de sédiments organiques.

L'étape 2 a lieu sur le terrain pour tester le potentiel des sites identifiés à l'étape 1. Nous avons effectué des sondages à la barre dans les zones humides (Fig. 3-A). Cette technique permet d'estimer l'épaisseur des sédiments en enfonçant au maximum une tige graduée dans la zone humide et en notant la profondeur atteinte (French 2012). Le sondage à la barre permet de disposer d'une information qualitative sur l'épaisseur et le type de sédiments stockés (argiles, tourbe, sables).

Ensuite, l'étape 3 vise à vérifier et collecter les sédiments dans les zones humides. Nous réalisons des sondages à la tarière pédologique (Fig. 3-B) en différents points des zones humides. Lorsque la plus importante profondeur de sédiments organiques est atteinte, on prélève ensuite les sédiments à l'aide d'un carottier manuel. Les sédiments sont décrits sur le terrain en fonction du degré de décomposition de la matière organique, de leur texture et de leur couleur à l'aide d'un code Munsell. Les carottes de sédiments sont ensuite conservées en chambre froide en vue de leur étude.

Sur le Lac Long, en raison de la présence d'un bras d'eau permanent et profond autour de la tourbière, nous avons eu recours à une embarcation légère afin de transporter le matériel de carottage jusque sur le radeau flottant.

L'étape 4 se déroule en laboratoire. Des échantillons sont prélevés pour réaliser des datations par le carbone 14 sur sédiments bruts et macro-restes botaniques. Nous avons ciblé certains niveaux remarquables de la partie supérieure des stratigraphies : niveaux de charbons et transitions tourbe / argile. Les échantillons ont été datés par accélérateur de spectrométrie

de masse (AMS). Les résultats ont été calibrés avec un intervalle de confiance de 95 % ( $2\sigma$ ) en utilisant le programme CALIB (Rev 7.0.0) et la courbe de calibration « IntCal13 » (Reimer et al. 2013 ; Stuiver & Reimer 1993).

### Problématique et méthode archéologique

La bordure sud du plateau de la Pénide revêt pour les recherches sur la Protohistoire locale un intérêt de premier ordre. En effet, il s'agit de l'un des seuls contextes du Massif central permettant de travailler de concert sur les données liées à l'habitat et aux pratiques funéraires grâce à la présence d'une nécropole tumulaire et d'un habitat fortifié, potentiellement contemporain de cette dernière. Le plan de localisation des vestiges actuellement documentés est éloquent et confirme une intimité géographique évidente entre l'éperon barré du Razé et la nécropole de la Pénide (Fig. 1).

Le plateau de la Pénide correspond à un secteur fondamental pour comprendre l'interaction entre habitat fortifié et nécropoles tumulaires. En effet, les habitats fortifiés sont fréquents au cours de certaines périodes comme le Bronze final III ou le Hallstatt final (Delrieu & Furestier 2019). Les fouilles récentes sur plusieurs sites comme le Suc de Lermu à Charmensac et les ramassages de mobilier de surface attestent cet état de fait (Delrieu et al. 2018).

Cette situation n'est pas seulement propre au Massif central et se vérifie dans une bonne partie de l'Europe occidentale. Le site du Razé à Espalem, connu dès les années 1970, était mal documenté et généralement rattaché à la Protohistoire au sens large en raison d'un probable rempart de pierre sèche. Il convenait donc en premier lieu de préciser l'attribution chronologique de la séquence d'occupation de ce site. Un relevé topographique a été réalisé à l'aide d'un GPS Différentiel Stonex© en 2018. Puis, une prospection archéologique du site et de ses abords a été menée par une équipe de 4 à 6 personnes afin de collecter du matériel archéologique caractéristique. Enfin, en 2019, une petite opération de fouille a été conduite sur le rempart principal afin d'obtenir des données archéologiques pour le dater et documenter les occupations successives potentielles. La datation

du site fortifié était essentielle pour confronter les données du site du Razé avec l'évolution des zones humides et avec les phases d'occupation de la nécropole de la Pénide.

En effet, deux tertres (*tumulus*) avaient déjà été fouillés au début des années 2010 dans le cadre d'une procédure d'archéologie préventive précédant l'extension d'une carrière (Duny et al. 2013). Sur la nécropole, notre intervention consistait surtout à étoffer la documentation cartographique car aucun relevé récent n'était disponible. L'objectif était ainsi de mettre en évidence les liens spatiaux pouvant exister entre le site fortifié, la nécropole tumulaire et les zones humides autour desquelles se distribuaient les tertres funéraires.

Ce protocole méthodologique devrait permettre, à terme, de proposer une comparaison chronologique et cartographique sur les interactions entre les éléments structurant le paysage du plateau de la Pénide.

## Résultats

### D'anciens lacs et marais : Grand Lac (Lac Bec), Lac Citrou, Lac d'Estang et Lac Redon

D'après les documents cartographiques consultés, les zones humides de la Pénide semblent avoir une origine relativement ancienne, antérieure à la période Moderne (Fig. 4). Ainsi, sur l'itinéraire du « Grand chemin de Clermont à St Flour, conduisant à Mandé » extrait de l'Atlas de Trudaine (1745-1780), deux dépressions sont représentées dans l'alignement de la route : il s'agit du Grand Lac (Lac Bec) et du Lac Citrou. Leur représentation en bleu sur cette carte mais aussi sur celle de Cassini indique qu'il s'agissait de lacs avec des surfaces d'eau libre (Fig. 4). Ces deux lacs sont également identifiés sur le cadastre napoléonien (1843 à Espalem) et la carte de l'État Major (vers 1866). Il semble qu'à cette période, le Lac d'Estang, le Lac Long et le Lac Redon ont déjà été drainés car ils sont uniquement mentionnés en tant que « prés » (Fig. 4).

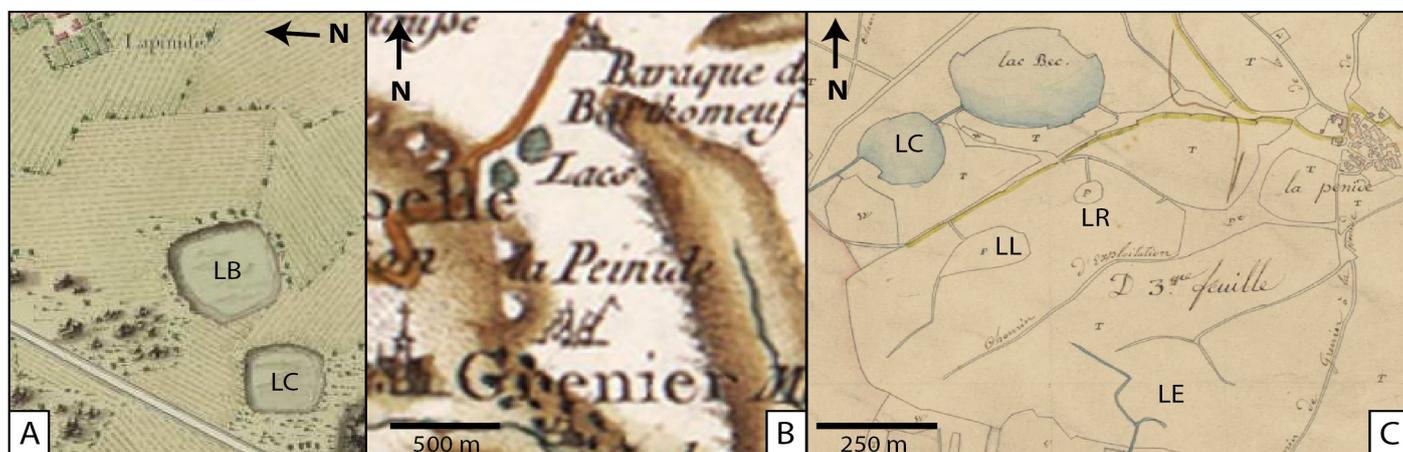


Figure 4 – Cartes anciennes du plateau de la Pénide (Espalem, Haute-Loire). **A)** Atlas de Trudaine à partir de 1745 (Archives Nationales, côte CP/F/14/8497). **B)** Extrait de la Carte de Cassini à la fin XVIIIème siècle (source : Géoportail). **C)** Tableau d'assemblage du Cadastre Napoléonien établi à Espalem en 1843 (Archives Départementales de la Haute-Loire, côte 3 P 2555). Abréviations : LB = Lac Bec / Grand Lac, LC = Lac Citrou, LL = Lac Long, LR = Lac Redon, LE = Lac d'Estang.

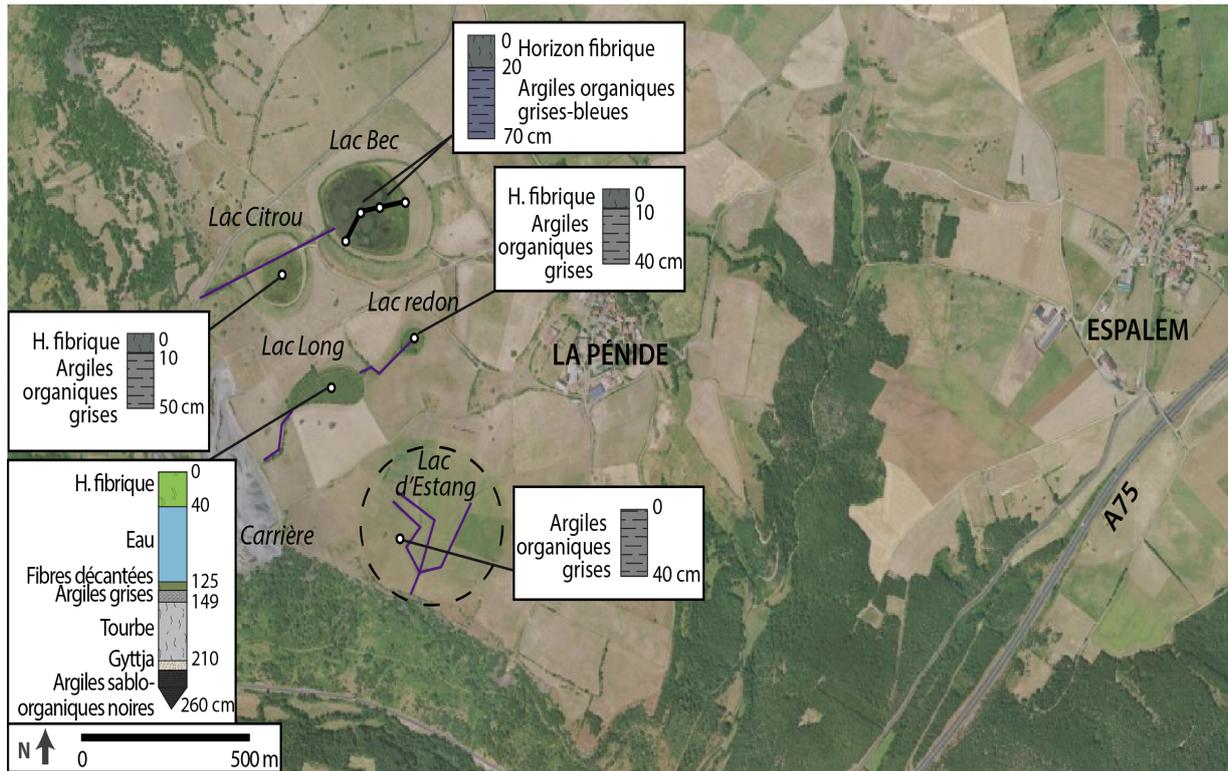


Figure 5 – Résultats de la campagne de sondages et carottages manuels dans les zones humides du plateau de la Pénide à Espalem (Haute-Loire). Le sommet des stratigraphies est généralement composé par un horizon (H.) fibrique correspondant à la décomposition partielle de la végétation hygrophile actuelle. En violet sont représentés les réseaux de drainage visibles sur le terrain et en photographie aérienne.

D'après les sondages à la barre et à la tarière, le Grand Lac, le Lac Citrou, le Lac d'Estang et le Lac Redon présentent 50 à 70 cm de sédiments fins (Fig. 5).

Les couches les plus profondes sont constituées d'argiles organiques grises-bleues compactes présentant des traces d'oxydation. Ces remplissages sont caractéristiques d'anciens marais ou lacs peu profonds, assainis et drainés, dont le niveau d'eau et le taux d'humidité varient fortement au cours de l'année : des surfaces en eau peuvent apparaître au printemps ou à l'automne, alors qu'ils sont pratiquement à sec durant l'été.

### Le Lac Long : une tourbière limnogène.

Étant donné les difficultés d'accès et de progression (franchissement des zones profondes en eau > 2 m), nous n'avons pas pu réaliser de transect pour appréhender totalement ce site. Néanmoins, nous avons implanté un carottage près du centre du site (Fig. 2). Au fond, à plus de 260 cm de profondeur, se trouvent des argiles grises/noires, riches en sables et en graviers, datées entre 8300 et 6600 av. J.-C. (Fig. 5 ; Tab. 1).

Une sédimentation organo-minérale lacustre (*gyttja*), puis une accumulation de tourbe se succèdent jusqu'à 145 cm de profondeur. On notera la présence d'un niveau fibrique très peu décomposé (180–210 cm). La transition entre dépôts lacustres et tourbe est caractéristique des tourbières limnogènes, c'est à dire formées par entourage d'un ancien lac. Ce niveau semble s'être accumulé entre 6600 et 5500 av. J.-C. (Tab. 1). Un épais niveau de bois vers 153 cm de profondeur marque la fin de l'accumulation de tourbe.

Une rupture sédimentaire abrupte est ensuite visible : un niveau d'argiles organiques grises apparaît entre 135 et 149 cm de profondeur. Une datation de ce niveau a livré un âge de 1200 à 1000 av. J.-C. environ, c'est-à-dire durant l'âge du Bronze final. La zone humide devait alors correspondre à un lac peu profond et organique, peut-être même à un marais uniquement en eau durant les périodes les plus humides (printemps, automne, début de l'hiver). Ensuite, un faciès organique entre 125 et 135 cm de profondeur correspond à des fibres décantées depuis le radeau de tourbe (Fig. 5). Enfin, après 85 cm d'eau libre, le sommet du carottage a perforé le radeau de tourbe actuel. Cette séquence recèle donc de précieuses informations sur l'évolution de l'environnement local au moment des occupations du Néolithique et de la Protohistoire.

### Deux sites archéologiques contemporains et complémentaires.

#### L'éperon barré du Razé

Le site du Razé est un petit éperon barré qui correspond à la partie distale de la coulée volcanique du plateau de La Pénide (Fig. 6). La pointe de cette coulée, orientée au nord-ouest, domine de plus de 150 m le cours de l'Alagnon situé en contrebas. La bordure ouest de cet éperon est matérialisée par des falaises dont la hauteur varie de 5 à 10 mètres. Les falaises au nord sont moins puissantes et se terminent par un glacis de blocs de basalte érodés couvrant l'intégralité du versant. L'éperon est délimité au sud-est par l'aménagement d'un rempart qui le sépare du reste du plateau et formant une emprise de 9500 m<sup>2</sup>. Le site est mentionné par A. Vinatié dès 1970 à la suite de prospections. Ce dernier évoque le ramassage de quelques tessons de facture protohistorique dans l'emprise délimitée par le rempart.

Tableau 1 - Détail des résultats de datation  $^{14}\text{C}$  au lac long.

Echantillon	Profondeur (cm)	Details	Code laboratoire	Age $^{14}\text{C}$ mesuré (1 $\sigma$ )	Age $^{14}\text{C}$ calibré av. J.-C. (2 $\sigma$ )
LL-140	139-141	Macro-restes (dont bois)	LY-16741(GrM)	2915 $\pm$ 30 BP	1209-1016
LL-160	159-160	Tourbe	Beta-504804	6640 $\pm$ 30 BP	5627-5520
LL-197	196-197	Charbons	Beta-504803	7760 $\pm$ 30 BP	6646-6505
LL-220	219-221	Tourbe	DAMS-035639	7720 $\pm$ 36 BP	6615-6474
LL-239	238-240	Macro-restes (dont bois)	LY-16742(GrM)	9040 $\pm$ 50 BP	8341-8196

Le rempart s'étend sur 112 m pour une largeur moyenne de 7 m et une hauteur conservée de 1 à 2 m. Il ne présente aucune interruption dans son tracé, mais les extrémités sud et nord sont actuellement ouvertes. Suite au relevé topographique de 2018, deux lignes de rempart supposé ont été cartographiées (Fig. 1).

La prospection pédestre accompagnée de ramassages a permis de collecter principalement de la céramique, aussi bien sur le plateau situé en arrière du rempart que sur le flanc sud-est du site. Dans cette zone, deux terrasses anthropiques ont pu être observées (Fig. 1 – points rouges). La céramique atteste de fréquentations du site dès la Préhistoire avec au moins trois séquences représentées : le Néolithique moyen (4900–3500 av. J.-C.), l'âge du Bronze ancien (2200–1550 av. J.-C.) et le Bronze final IIIb (900–750 av. J.-C.). Ces différentes datations ont été en partie confirmées en 2019 par la fouille du système défensif : une première occupation centrée sur le Bronze ancien a été mise en évidence.

Elle est caractérisée par un paléosol conservé et associé à une série de calages de poteaux. Une seconde occupation au Bronze final IIIb est directement en lien avec le rempart. Ce dernier est

aménagé avec un double parement (interne et externe) de blocs de basalte de taille homogène (env. 40 cm de côté en moyenne ; Fig. 7). Un talus s'appuie sur la face interne du rempart. Sa fonction est probablement liée à l'accès à la partie sommitale de la courtine.

Ainsi, l'éperon barré du Razé semble avoir été fréquenté au cours de deux périodes bien distinctes de la Protohistoire. Un habitat, probablement ouvert (non-fortifié) se développe au Bronze ancien (bâtiments sur poteaux). Après une phase d'abandon, un ouvrage défensif est aménagé pour fortifier l'éperon basaltique au cours du Bronze final IIIb. La présence de mobilier céramique atteste de la vocation domestique de cette occupation. Par la suite, le site est abandonné et retrouve une vocation agraire.

### La nécropole tumulaire de la Pénide

C'est à Alphonse Vinatié, correspondant des Antiquités Préhistoriques et Historiques d'Auvergne, que l'on doit la reconnaissance de la nécropole de la Pénide. En effet, à partir de 1976, il identifia, par un examen morphologique et un ramassage de mobilier, environ 35 *tumulus* et petites tombes, en spécifiant toutefois dans ces notes que certains peuvent n'être que de simples pierriers (Provost & Rémy 1994).



Figure 6 – Vue aérienne de l'éperon barré du Razé avec la vallée de l'Alagnon en contrebas (Photographie B. Houdusse 2019).



Figure 7 – Vue zénithale du rempart du bronze final IIIb du Razé en cours de fouille (Photographie B. Houdusse 2019).

D'un point de vue spatial, l'examen de la carte de répartition de la nécropole de la Pénide (Fig. 1) fait ressortir deux points principaux. Trois concentrations de vestiges se distinguent clairement au sud de l'actuelle route départementale, alors que seul un monument est répertorié au nord de cette route, où se situe aussi le site d'habitat fortifié. Si l'on considère une origine au moins antique à cette voie, dont la route départementale reprend plus ou moins le tracé, l'espace semble s'articuler entre espace des vivants au nord, et au sud les défunts comme proposé par Dedet (1992), Delrieu (2000), Delrieu & Milcent (2012). L'orientation des *tumulus* est aussi importante car les ensembles funéraires sont spécifiquement « tournés » vers l'intérieur du plateau au sein duquel les « lacs » doivent jouer un rôle prépondérant. Structurant naturellement l'espace, ils devaient en effet correspondre à des marqueurs symboliques privilégiés, guidant et conditionnant les pratiques funéraires et cultuelles des populations.

Bien que ces remarques ne constituent pas un fait nouveau, elles permettent d'appréhender les choix d'implantation des nécropoles protohistoriques et d'établir des parallèles à l'échelle régionale avec les nécropoles cantaliennes de type 1 (Delrieu 2000) ou la nécropole aveyronnaise du Blacas à Viala-du-Pas-de-Jaux (Gruat & Poujol 1997). Ces deux sites offrent des caractéristiques similaires avec un désintéressement des bords de plateau ou lignes de crête au profit de zone de replat, plus intérieures pouvant s'articuler autour d'un élément anthropique (voie, chemin...) ou naturel (lacs, ruisseau, originalité géologique...).

De 1999 à 2012, plusieurs travaux d'archéologie préventive, motivés par l'agrandissement de la carrière de Blanchon, ont permis d'appréhender une partie de ces vestiges et/ou de leurs abords. Un diagnostic près du Lac Long a mis en évidence des traces d'occupation et une aire rubéfiée (Hénon 1999). La fouille réalisée sur ce même site en 2001 a identifié un système de combustion de type charbonnière daté de l'âge du Bronze Moyen (Blaizot et al. 2004).



Figure 8 – Vue zénithale d'un *tumulus* de la nécropole de la Pénide en cours de fouille (Photographie A. Duny 2012).

En 2006, un deuxième diagnostic a permis de tester six tertres protohistoriques, notés par A. Vinatié : trois tertres (T.1, T.2 et T.6), une tombelle (T.3) et deux pierriers (Dunkley 2006).

Au Lac Citrou, un troisième diagnostic a mis en lumière l'organisation du tertre n°8 d'A. Vinatié, renommé T.1 (Gandelin 2011). Enfin, en 2012, les *tumulus* T.1 et T.6 ont été fouillés (Fig. 8) : le matériel récolté couplé aux résultats des datations <sup>14</sup>C positionnent leur mise en œuvre au Bronze moyen/Bronze final I pour l'un (T.6), au cours du Bronze final pour l'autre (T.1), soit entre 1600 et 1050 av. J.-C. de façon large (Duny 2016).

### Éléments de convergence

Les éléments de datation des sites du plateau de la Pénide permettent d'évoquer une contemporanéité partielle entre l'habitat fortifié et la nécropole au cours de l'âge du Bronze final de façon large (1250–750 av. J.-C.). Cependant les lacunes sont encore nombreuses : l'âge du Bronze ancien est documenté sur le site fortifié mais serait absent de la nécropole et, à l'inverse, l'âge du Bronze moyen est présent sur la nécropole mais pas sur l'habitat. Il faut donc rester prudent par rapport à ces premières constatations. En effet, si les deux principales occupations de l'habitat semblent cernées et cohérentes, il n'en est pas de même pour la nécropole car seulement 2 des 55 *tumulus* ont été fouillés. Cette lacune documentaire est d'autant plus prégnante qu'il est bien attesté que ces ensembles funéraires du Cézallier connaissent des occupations longues s'échelonnant du Bronze ancien au Hallstatt final (Delrieu & Milcent 2012). La fouille d'autres *tumulus* de la nécropole dans les prochaines années sera nécessaire à la compréhension des interactions chronologiques et fonctionnelles entre ces sites.

### Discussion : évolution des paysages lacustres et palustres du plateau de la Pénide

Les stratigraphies prélevées dans les « Lacs » du plateau de la Pénide permettent de proposer plusieurs hypothèses sur la mise en place et de l'évolution des paysages et des zones humides au cours du temps. Les informations les plus complètes concernent le « Lac Long ». Il s'agit en fait d'une tourbière limnogène, formée par l'entourbement d'un ancien lac (Payette 2001). Nous disposons de peu d'informations sur le lac originel, qui semble très ancien, car il n'était pas présent sur les cartes du XVIII<sup>e</sup> siècle. D'après le carottage, des argiles grises/noires riches en sables et en graviers s'accumulent durant les premières étapes de comblement des cuvettes du plateau. Ces dépôts hétérogènes résultent d'une altération chimique et mécanique des roches basaltiques et de colluvions fines qui colmatent le fond des dépressions (argiles imperméables) et permettent le développement des lacs. D'après les datations réalisées, ces dépôts semblent datés autour de 8300 av. J.-C. (Mésolithique). Cette estimation est assez proche des âges déterminés à la base des Lacs de Freycenet et de la Gimberte sur le plateau du Devès en Haute-Loire par A. Tourman (2007). Puis, une sédimentation lacustre de type *gyttja* (dépôt organo-minéral) est liée à un plan d'eau relativement peu profond et eutrophe, entre 8300 et 6600 avant J.-C. au Lac Long (Fig. 9-A). L'histoire sédimentaire continue avec l'accumulation de tourbe

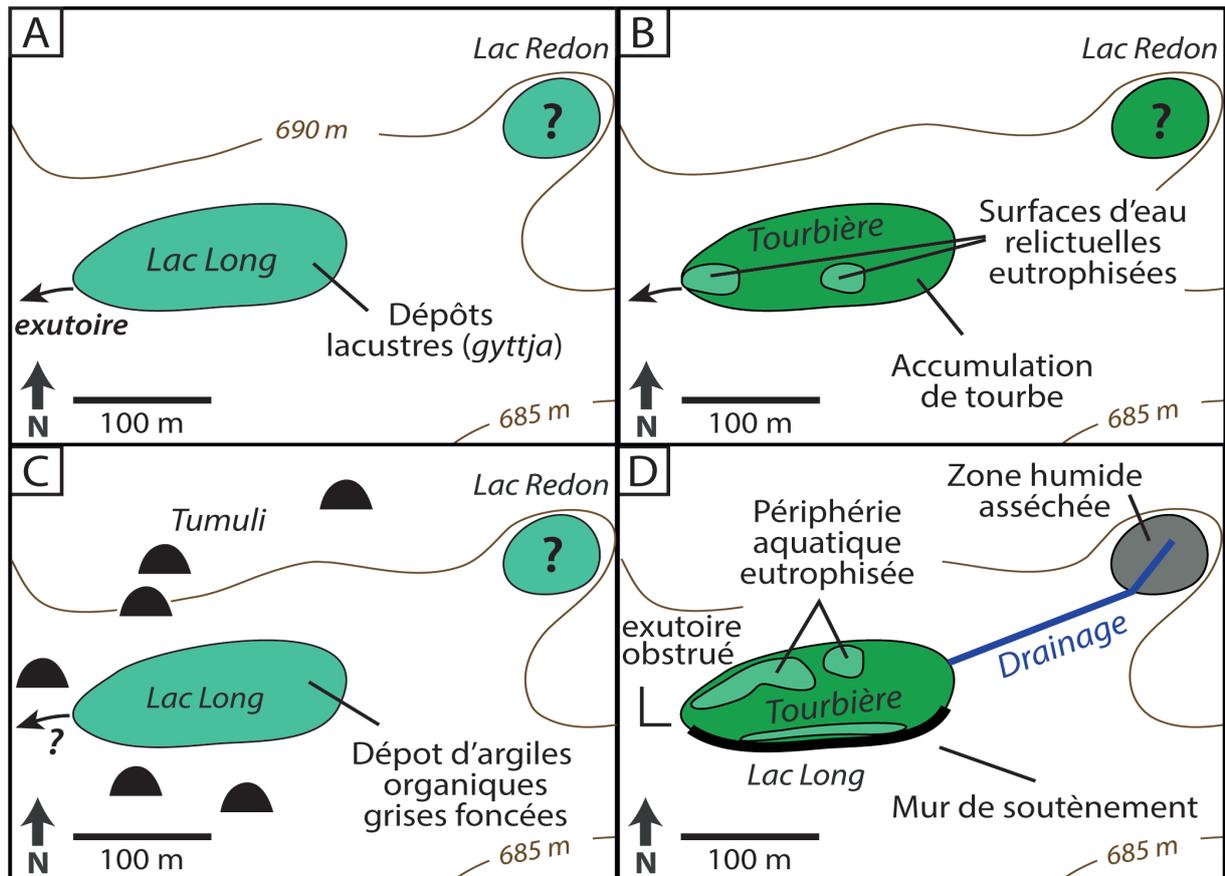


Figure 9 – Hypothèse d'évolution du Lac Long et du Lac Redon (Espalem, Haute-Loire). **A)** Lac peu profond entre 8300 et 6600 av. J.-C. **B)** Evolution en une tourbière de 6600 à 1200 av. J.-C. et occupations du Néolithique. **C)** Retour à un écosystème lacustre vers 1200 – 1000 av. J.C. et construction des *tumuli* de l'âge du Bronze autour du lac. **D)** Situation actuelle.

très peu décomposée qui correspond sans doute à la décantation du radeau de tourbe formé au-dessus de l'ancien lac entre 6600 et 5500 av. J.-C. (Fig. 9-B). Les tourbières qui se mettent en place lors de ces phases de transition abritent en général une très forte biodiversité avec une flore aquatique flottante (potamots, renoncules), émergente (plantain d'eau, massettes) et palustre (bryophytes, arbustes de type saules, aulnes et bouleaux), comme cela a pu être démontré pour la tourbière de La Narce du Béage en Ardèche par exemple (Dendievel 2018 ; Dendievel et al. 2019).

Enfin, le niveau de bois qui clôt cette séquence pourrait indiquer une baisse marquée du niveau d'eau entre 5000 et 2000 ans av. J.-C. permettant l'installation d'une forêt marécageuse. Cet écosystème tourbeux a pu perdurer pendant le Néolithique. Puis, des argiles organiques grises se mettent en place durant l'âge du Bronze final (1200-1000 av. J.-C. ; 135-149 cm). Ce type de sédimentation traduit un retour vers des conditions de lac peu profond ou de marais au cours de la Protohistoire. Ce type d'environnement devait constituer un cadre paysager remarquable pour les populations protohistoriques qui ont établi leur habitat au Razé et leurs espaces funéraires à proximité des lacs de la Pénide au cours de l'âge du Bronze (Fig. 9-C).

La proximité spatiale entre ces zones humides et les nécropoles tumulaires est assez exceptionnelle sur le plateau de la Pénide, mais est par ailleurs bien documentée dans les massifs volcaniques de l'ouest de l'Auvergne. C'est le cas de la nécropole tumulaire de la Croix de Baptiste à Allanche et Vèze dans le Cantal (Delrieu & Milcent 2012). Cet ensemble funéraire remarquable est

implanté le long d'une ligne topographique desservie par une voie à proximité immédiate de la tourbière de Sagne Gousseau. De même, la nécropole tumulaire des Brougues sur le versant nord-ouest du Cantal se distribue en périphérie de petites tourbières qui marquent clairement ce paysage (Delrieu & Dendievel 2019). Cette imbrication étroite entre nécropole et zone humide (lac, marais ou tourbière) semble récurrente sans qu'il soit réellement possible d'en expliciter les causes à ce jour. Les recherches à venir sur ces derniers sites permettront peut-être d'éclaircir de manière plus évidente le rôle que tiennent les zones humides dans l'implantation puis l'évolution des nécropoles tumulaires de la Protohistoire.

Enfin, dans le contexte de très forte anthropisation du plateau de la Pénide au Moyen Âge puis au cours de la période moderne, plusieurs phases de drainage semblent avoir été effectuées. À commencer d'abord par le Lac d'Estang et le Lac Redon, qui comportent de larges cicatrices de fossés drainants. Sur le Lac Long, le muret de soutènement des parcelles agricoles et l'obstruction de son exutoire pourraient aussi avoir contribué à créer une zone en eau périphérique destinée aux besoins agraires. Dans la stratigraphie, cela se traduit par un changement très net entre les niveaux d'argiles grises et les fibres organiques décantées depuis les tremblants. Cette rupture indique aussi un hiatus chronologique et stratigraphique au-dessus des dépôts argileux. Ce changement abrupt pourrait être expliqué par un curage moderne conduisant à la situation actuelle (Fig. 9-D). Les autres zones humides du plateau témoignent d'opérations de drainage importantes notamment pour le Grand Lac (Lac Bec)

et le Lac Citrou, durant la seconde moitié du XIXe siècle comme le montrent les documents cartographiques (Figs. 4 et 5). En effet, les surfaces en eau du Grand Lac s'étendaient sur environ 0,059 km<sup>2</sup> en 1843 d'après les cartes, alors que la zone humide est actuellement restreinte à 0,036 km<sup>2</sup>, soit une régression de 49 % de la surface. Cette diminution semble aussi avoir affecté le Lac Citrou qui n'est plus du tout en eau aujourd'hui. Il s'agit de modifications majeures à l'échelle locale, qui sont en accord avec la disparition rapide des zones humides, de leur biodiversité mais aussi de leur mémoire dans les décennies à venir (Russi et al. 2013).

## Conclusions

Le plateau de la Pénide à Espalem présente un caractère exceptionnel de conservatoire environnemental et archéologique. En effet, la présence conjointe d'un habitat fortifié protohistorique, d'une nécropole tumulaire en partie contemporaine, d'anciens lacs et de zones humides fonctionnant au même moment, correspond à une configuration pour l'heure inédite. Les premiers résultats obtenus en 2018 et 2019 sont particulièrement encourageants.

Les études sédimentologiques du Lac Long ont souligné la complexité des trajectoires de ces écosystèmes : ce site a d'abord fonctionné comme un lac à partir de 8500 ans av. J.-C., avant d'évoluer en une tourbière plane au Néolithique, puis de redevenir un lac au cours de l'âge du Bronze final. Le mécanisme de cette dernière évolution n'est toutefois pas encore connu (changement climatique ? influence des actions humaines ?).

Nous avons pu démontrer la contemporanéité de ce lac avec le site fortifié et les espaces funéraires présents sur le plateau, ce qui va permettre dans les années à venir d'étudier les évolutions de ce paysage lacustre en lien avec les activités des vivants et les espaces dédiés aux morts. Les études de la biodiversité conservée dans les sédiments (pollen, spores, macro-restes botaniques) en 2020 devraient ainsi ouvrir des perspectives de recherche très intéressantes pour renouveler la problématique des interactions homme/milieus au cours de la Protohistoire, notamment dans les zones de moyenne montagne.

## Remerciements

Ce travail de recherche sur le plateau d'Espalem est intégré dans le PCR Haute-Auvergne coordonné par F. Delrieu, et financé par le Département du Cantal, la Direction Régionale des Affaires Culturelles et le Service Régional de l'Archéologie Auvergne-Rhône-Alpes. Nous tenons à remercier les collègues qui nous ont apporté leur aide, notamment lors des carottages, des relevés et des fouilles archéologiques. Merci en particulier à Elisabeth Lacoste, Christine Jouannet et Fabrice Muller.

## Références

Barber K. E., 1993. Peatlands as scientific archives of past biodiversity. *Biodiversity & Conservation*, **2** : 474-489. <https://doi.org/10.1007/BF00056743>.

Bernard D., 2006. *Inventaire et cartographie des habitats naturels et des espèces végétales d'intérêt communautaire du site Natura*

2000 FR830 1082 : « Grand Lac - Lac Long - Le lac », CEPA, Riom, 23 p.

Blaizot F., Fabre L., Wattez J., Vital J. & Combes P., 2004. Un système énigmatique de combustion au Bronze moyen sur le plateau d'Espalem (canton de Blesle, Haute-Loire). *Bulletin de la Société Préhistorique Française*, **101**(2) : 325-344.

Cubizolle H., 2009. *Paléoenvironnements*, A. Colin, Paris, 271 p.

Cubizolle H., 2019. *Les tourbières et la tourbe. Géographie, hydro-écologie, usages et gestion conservatoire*. Lavoisier, Paris, 419 p.

Dedet B., 1992. Rites funéraires protohistoriques dans les garrigues languedociennes. Approche ethno-archéologique. *Revue Archéologique de Narbonnaise*, suppl. **24** : 1-413.

Delrieu F., 2000. *Etude spatiale et caractérisation des tertres funéraires protohistoriques du nord-est du Cantal : communes d'Allanche, Vernols et Chalinargues*. Mémoire de Maîtrise, Université de Clermont-Ferrand, 160 p.

Delrieu F., Auxerre-Geron F.-A., Chabert S. & Moulin C., 2018. Les occupations protohistoriques et tardo-antiques du Suc de Lermu à Charmensac : état des lieux et données nouvelles. La recherche archéologique dans le Cantal – 2. *Revue de la Haute Auvergne*, **80** : 157-216.

Delrieu F. & Dendievel A.-M., 2019. Sites de hauteurs et zones humides : Nouvelle approche des paysages protohistoriques entre le Bronze final IIIb et La Tène ancienne en Haute-Auvergne. In: Martinez D., Kasprzyk M., Quiquerez A., *Confrontation entre sites de hauteur des âges des Métaux (âge du Bronze et Premier âge du Fer) et de l'Antiquité Tardive et du haut Moyen Âge, Journée d'étude Axe Fabrique du Paysage*, MSH, Dijon.

Delrieu F. & Furestier R., 2019. Habitats de hauteur et fortifiés à l'âge du Bronze et au premier âge du Fer entre Alpes et Massif central. *Documents d'Archéologie Méridionale*, **40** : 9-17.

Delrieu F. & Milcent P.-Y., 2012. Les paysages tumulaires protohistoriques dans le Massif Central (France) : les exemples du Cézallier et du Causse Noir. In: Bérenger D., Bourgeois J., Talon M., Wirth S., *Paysages funéraires de l'Âge du Bronze, actes du Colloque International sur l'Âge du Bronze (Herne, 15-18 octobre 2008)*, Darmstadt, P. von Zabern, 23-57.

Dendievel A.-M., 2018. Dynamiques d'accumulation de tourbe et évolution de la biodiversité : l'analyse macroreste des tourbières du plateau du Béage (haute Ardèche, Sud-Est du Massif Central). *L'Echo des Tourbières*, **22** : 37-39.

Dendievel A.-M., Dietre B., Cubizolle H., Hajdas I., Kofler W., Oberlin C. & Haas J. N., 2019. Holocene palaeoecological changes and agro-pastoral impact on the La Narce du Béage mire (Massif Central, France). *The Holocene*, **29**(6) : 992-1010. <https://doi.org/10.1177/0959683619831416>.

Dunkley J., 2006. *Espalem, Haute-Loire : Lac Lant « Les Carrières de Blanchon »*. Rapport final d'opération de diagnostic archéologique. INRAP RAA, Bron, 94 p.

Duny A., 2016. Architecture funéraire de l'âge du Bronze en Haute-Auvergne : le cas de deux tumulus de la nécropole de la Pénide à Espalem, Haute-Loire. In: De Chazelles C.-A., Schwaller M. (dir.), *Vie quotidienne, tombes et symboles des sociétés protohistoriques de Méditerranée nord-occidentale. Mélanges offerts à Bernard Dedet*. MAM, HS7(2), Lattes, 527-542.

Duny A., Baner Jea R., Batchelor C., Gray L. & Save S., 2013. *Une structure tumulaire du Bronze final en Haute-Auvergne : Le tertre n°6 du Lac Lant à Espalem*. Rapport final d'Opération. Mosaïques Archéologie, Cournonterral, 149 p.

French C., 2012. Geoarchaeological and soil micromorphological

- studies in wetland archaeology. In: Menotti F., O'Sullivan A. (dir.), *The Oxford handbook of wetland archaeology*, Oxford University Press, Oxford, 555–568.
- Gandelin M., 2011. *Espalem et Grenier-Montgon, Haute-Loire, Auvergne. Lac Lant, Les Pignatieires, Le Blanchon*. Rapport final d'opération, INRAP RAA, Bron, 66 p.
- Gruat P. & Poujol J., 1997. Le tertre n°10 de l'ensemble tumulaire du Blacas (Le Viala-du-Pas-de-Jaux). *Cahier d'Archéologie Aveyronnaise*, **11** : 87–101.
- Hénon P., 1999. Espalem et Grenier-Montgon. Lac Lant et Lac Long. Nécropole tumulaire des Lacs. In: *Bilan Scientifique Régional d'Auvergne*, DRAC Auvergne, 58–59.
- Manneville O., Vergne V. & Villepoux O., Groupe d'Etude des Tourbières, 2006. *Le monde des tourbières et des marais. France, Suisse, Belgique, Luxembourg*. Delachaux et Niestlé, Paris, 319 p.
- Mitsch W. J. & Gosselink J. G., 2015. *Wetlands*. 5th Edition, Wiley, Hoboken (NJ, USA), 736 p.
- Payette S., 2001. Les principaux types de tourbières. In: Payette S., Rochefort L. (dir.), *Ecologie des tourbières du Québec-Labrador*. Presses Univ. Laval, Québec (Canada), 39–89.
- Pégorier A., Lejeune S. & Calvarin E., 2006. *Les noms de lieux en France*. IGN, Paris, 518 p.
- Provost M. & Rémy B., 1994. *Carte archéologique de la Gaule. La Haute-Loire (43)*. Académie des Inscriptions et Belles-Lettres, Paris, 192 p.
- Reimer P., Bard E., Bayliss A., Beck J. W., Blackwell P., Bronk Ramsey C., Buck C., Cheng H., Edwards R. L., Friedrich M., Grootes P., Guilderson T., Hafliðason H., Hajdas I., Hatté C., Heaton T., Hoffmann D., Hogg A., Hughen K., Kaiser K. F., Kromer B., Manning S., Niu M., Reimer R., Richards D., Scott E. M., Southon J., Staff R., Turney C. & van der Plicht J., 2013. Intcal13 et Marine13 radiocarbon age calibration curves 0–50,000 years cal BP. *Radiocarbon*, **55** (4) : 1869–1887. [https://doi.org/10.2458/azu\\_js\\_rc.55.16947](https://doi.org/10.2458/azu_js_rc.55.16947).
- Russi D., ten Brink P., Farmer A., Badura T., Coates D., Förster J., Kumar R. & Davidson N., 2013. *The Economics of Ecosystems and Biodiversity for Water et Wetlands*, IEEP et Ramsar Secretariat, Londres, Bruxelles, Gland, 77 p.
- Stuiver M. & Reimer P.J., 1993. Extended 14C data base et revised CALIB 3.0 14C Age calibration program. *Radiocarbon*, **35**(1) : 215–230. <https://doi.org/10.1017/S0033822200013904>.
- Thonat A., Mathonnat M., Pin C., Rocher P., Bertin C. & Chevremont P., 2014. Massiac, Carte géologique de la France à 1/50 000, 765. BRGM Editions, Service géologique national, Orléans, 135 p.
- Tourman A., 2007. *Fonctionnement, dynamique et intérêt paléo-environnemental des tourbières du plateau volcanique du Devès (Velay, Massif Central)*. Thèse de Doctorat en Géographie, Université Jean Monnet, Saint-Etienne, 373 p.

# Une association bryophytique nouvelle, endémique du puy de Dôme (Puy-de-Dôme, Auvergne-Rhône-Alpes) : le *Gymnomitrio corallioidis-Barbilophozietum sudeticae*

Vincent Hugonnot

Le bourg 43 380 Blassac - [vincent.hugonnot@wanadoo.fr](mailto:vincent.hugonnot@wanadoo.fr)

Soumis le 21 janvier 2020  
Accepté le 29 février 2020  
Publié le 17 juin 2020

## Mots-clés

*Gymnomitrium*  
Puy de Dôme  
Bryosociologie  
*Andreaeion petrophilae*  
Conservation  
Réchauffement climatique

## Résumé

Le *Gymnomitrio corallioidis-Barbilophozietum sudeticae* est une association nouvelle considérée comme micro-endémique du sommet du puy de Dôme dans l'état actuel des connaissances. Cette association forme des colonies crustacées sur les affleurements de domite pulvérulente des versants nord et nord-ouest du cumulodôme, parmi des landes cryophiles. Elle est caractérisée par *Gymnomitrium corallioides*, *G. concinnatum*, *Marsupella badensis* et *Barbilophozia sudetica*. Cette association pionnière présente un caractère permanent. Elle était autrefois probablement plus répandue dans la chaîne des Puys. Il s'agit d'une communauté spécialisée, sensible aux modifications climatiques, peut-être appelée à disparaître à moyen terme sur ce sommet relativement peu élevé.

## Abstract

*Gymnomitrio corallioidis-Barbilophozietum sudeticae* is a micro-endemic association of the summit of the Puy de Dôme. It forms crustacean colonies on the outcrops of pulverulent domite on the north and north-west slopes of the cumulodome, among cryophilic heathlands. It is characterized by *Gymnomitrium corallioides*, *G. concinnatum*, *Marsupella badensis* and *Barbilophozia sudetica*. This pioneering association as a permanent character. Today, it is confined to the subalpine belt but was formerly probably more widespread in the chaîne des Puys. It is a specialized community, sensitive to climate change, possibly going to disappear in the medium term.

## Keywords

*Gymnomitrium*  
Puy de Dôme  
Bryosociology  
*Andreaeion petrophilae*  
Conservation  
Global warming

## Introduction

Les volcans d'Auvergne forment un alignement d'édifices volcaniques nord-sud d'origines et d'âges variés qui s'étendent du plateau de l'Aubrac au sud à la chaîne des Puys au nord. Les plus célèbres massifs sont les monts Dore, les monts du Cantal et la chaîne des Puys. Cette dernière, avec ses quelques 80 volcans disposés en chapelet d'environ 30 km de long, forme une chaîne d'une remarquable homogénéité écologique. Si la flore bryophytique de ces massifs a fait l'objet d'importants travaux (Héribaud 1899 ; Schumacker & Sapaly 1996), il en va tout autrement de la végétation bryophytique. La connaissance bryosociologique de la haute Auvergne est fort peu avancée et repose essentiellement sur la transposition géographique de travaux effectués en Allemagne, en Italie et dans le nord de l'Europe.

Lors de prospections bryologiques effectuées sur le sommet du puy de Dôme, ayant donné lieu à une synthèse floristique (Hugonnot et al. 2019), une communauté apparemment singulière, inféodée aux affleurements de domite dans les landes subalpines, et dans une moindre mesure dans les calamagrostidaies, a pu être observée. Il s'agit d'une remarquable association nouvelle et probablement endémique que nous décrivons dans les paragraphes suivants.

## Contexte écologique : le puy de Dôme

Une des particularités du puy de Dôme est de ne posséder aucun réseau hydrographique en raison de la nature filtrante des laves.

La chaîne des puys joue en quelque sorte le rôle de barrière climatique. Le régime océanique entraîne une répartition saisonnière des précipitations assez régulière tout au long de l'année (Jolibert 2014). Les puys ont donc un climat montagnard très humide. Avec une moyenne proche de 1650 mm, le puy de Dôme constitue d'ailleurs un pôle de concentration des précipitations et d'abaissement des températures. La couverture neigeuse est relativement durable en raison de l'altitude de ce volcan. La température moyenne annuelle est de 6 °C à 1400 m. Les vents constituent un facteur limitant pour la végétation sur les crêtes.

La chaîne des Puys est apparue au Quaternaire. Les volcans situés sur le horst cristallin forment un alignement nord-sud d'une trentaine de km de long sur 3-4 de large. Cet alignement est parallèle à la faille majeure qui limite le horst et la Limagne. Deux types de volcans sont présents : des cônes et des cumulodômes, dont fait partie le puy de Dôme. Les cumulodômes ont émis un saupoudrage de nuées ardentes. Le puy de Dôme est aujourd'hui plus haut de 300 m que le plateau cristallin. Son sommet est plat. Il est constitué d'un magma acide, trachyte et trachyandésite (localement appelée domite par Von Bluch en 1806), dont la teneur en silice est supérieure à 60 % (Boivin et al. 2009).

Ces laves visqueuses sont restées autour du point d'émission et ne se sont que peu répandues. C'est une roche blanchâtre, d'aspect crayeux, rugueuse, à rares phénocristaux. Elle contient de la sanidine, de la biotite brun clair, quelquefois de l'amphibole, et un excès de silice sous forme de cristobalite et de tridymite (entre 65 à 70% de silice dans la pâte). Il s'agit d'une variété de trachyte sub-alkalin ou de trachy-andésite.

La végétation du site a été étudiée par Thébaud et al. (2014) et Roux (2017). Les principales communautés végétales des hauts de versants sont présentées succinctement ci-dessous. Nous renvoyons le lecteur à ces deux références pour plus de détails.

Les fourrés à Sorbiers (Groupement à *Sorbus* Thébaud, C. Roux, C.-E. Bernard & Delcoigne 2014, à *Salix caprea* L. essentiellement), sont rencontrés à la limite supérieure de la hêtraie, dans la frange inférieure de l'étage subalpin entre 1200-1300 m. Il s'agit de la seule communauté arbustive pénétrant à cette altitude.

Les calamagrostidaies (*Calamagrostion arundinaceae* [Luquet 1926] Oberd. 1957) sont au nombre de deux et sont particulièrement représentatives de la végétation du puy de Dôme :

- La calamagrostidaie mésophile (*Heracleo sphondylii-Calamagrostietum arundinaceae* Michalet & Philippe ex Thébaud, C. Roux, C.-E. Bernard & Delcoigne 2014) correspond à une communauté développée au-dessus de la limite supérieure des forêts, à l'étage subalpin (au-dessus de 1260 m), sur des pentes escarpées, en particulier dans les concavités des versants. Les mousses pleurocarpes mésophiles sont généralement abondantes, avec notamment *Brachytheciastrum velutinum* (Hedw.) Ignatov & Huttunen, *Brachythecium rutabulum* (Hedw.) Schimp., *B. salebrosum* (Hoffm. ex F.Weber & D.Mohr) Schimp., *Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp., *Plagiothecium denticulatum* (Hedw.) Schimp., *Rhynchostegium confertum* (Dicks.) Schimp., *Hylocomiadelphus triquetrus* (Hedw.) Ochyra & Stebel etc. ;

- La calamagrostidaie chionophile (*Luzulo sylvaticae-Calamagrostietum arundinaceae* Michalet & Philippe ex Thébaud, C. Roux, C.-E. Bernard & Delcoigne 2014) est une communauté typique des versants longuement enneigés.

Ces deux calamagrostidaies constituent des groupements stables que l'on peut considérer comme climaciques, même sur des versants relativement chauds. Au niveau national, ces habitats sont exceptionnels, exclusivement présents sur les sommets d'Auvergne et des Vosges. Sous le couvert dense des espèces de la calamagrostidaie on peut découvrir un groupement bryophytique inféodé aux petits blocs de laves mobiles, posés dans la pente, dominé par *Brachydontium trichodes* (F.Weber) Milde, *Blindia acuta* (Hedw.) Bruch & Schimp., *Campylostelium saxicola* (F.Weber & D.Mohr) Bruch & Schimp., *Marsupella sprucei* (Limpr.) Bernet etc.

Deux communautés de landes sont susceptibles d'héberger la nouvelle communauté décrite ici :

- La lande xérophile des versants froids (*Alchemillo saxatilis-Vaccinietum uliginosi* Thébaud ex Schaminée, Hennekens & Thébaud 1993) du subalpin inférieur, est installée sur les arêtes rocheuses entre 1300 et 1400 m. Elle ne colonise que les secteurs les plus froids, sur des sols peu évolués (de type ranker andopodzolique acide et riche en matière organique, avec un humus brut épais). Les sous-arbrisseaux (*Vaccinium* et *Calluna* essentiellement) dominent une sous-strate herbacée possédant notamment quelques espèces des nardaies. La strate bryo-lichénique peut être bien développée, avec quelques grandes espèces appartenant aux genres *Parmelia*, *Cladonia*, *Rhytidiadelphus* et *Hylacomium*. *Alchemilla saxatilis* Buser, *Vaccinium uliginosum* L., *Trifolium alpinum* L., *Jasione laevis* Lam., *Vaccinium myrtillus* L., *Avenella flexuosa* (L.) Drejer, *Calluna vulgaris* (L.) Hull, *Festuca nigrescens* Lam. etc. forment l'essentiel du cortège. Cette communauté de lande est stable et sous la dépendance du climat contraignant des arêtes froides du site et de l'érosion éolienne. Dans la chaîne des Puy, l'association n'est présente que sur le puy de Dôme. Elle est plus répandue dans les monts Dore ;

- La lande mésophile subalpine (*Vaccinietum uliginosi-myrtilli* Braun-Blanq. 1926) est typiquement située dans le subalpin inférieur et installée sur les arêtes sommitales entre 1360 et 1400 m. La lande est installée sur des arêtes soumises à des précipitations et des brouillards très fréquents. Les oligotrophiles acidiphiles dominent au premier rang desquelles se trouvent *Vaccinium uliginosum*, *V. myrtillus*, *Avenella flexuosa*, *Calluna vulgaris* etc. Cette communauté de lande est stable comme la précédente. Cette association était d'ailleurs considérée comme permanente dans les travaux pionniers de Braun-Blanquet (1926).

## Méthode

Les prospections de terrain ont essentiellement été réalisées au cours des étés 2017, 2018 et 2019. Les versants du sommet du puy de Dôme ont été parcourus et des relevés bryosociologiques effectués sur les affleurements de domite. Les échelles classiques d'abondance-dominance et de sociabilité ont été utilisées, comme préconisé dans Braun-Blanquet (1964). Les paramètres facilement évaluables ont également été relevés (pente, exposition, végétation vasculaire etc.).

Nous nous basons sur le synopsis de Marsteller (2006) pour les végétations bryophytiques. La nomenclature des bryophytes suit le référentiel national Taxref (Hugonnot & Celle 2019), de même que pour les trachéophytes (Gargominy et al. 2016).

## Résultats

### Caractères écologiques

Le *Gymnomitrio coralloidis-Barbilophozietum sudeticae* est strictement inféodé aux affleurements de domite. Les affleurements favorables sont majoritairement exposés au nord et à l'ouest. Cette association n'a pas été observée sur le versant sud, le plus chaud. Les surfaces colonisées sont de l'ordre de 0,5 à quelques m<sup>2</sup> (exceptionnellement quelques dizaines de m<sup>2</sup>), en fonction de la surface de l'affleurement rocheux.

Les espèces constitutives de l'association sont recouvertes par la neige de manière assez durable au cours de l'hiver et bénéficient longuement des eaux de fonte au cours du printemps. La nature poreuse de la roche, en particulier de sa surface partiellement désagrégée, favorise probablement une certaine rétention de l'eau de pluie, d'autant plus que l'association forme une sorte de croûte extrêmement dense à la surface. Enfin, l'association subit une dessiccation modérée au cours de l'été en raison de l'exposition favorable et de la relative fréquence des orages.

Dans les premières millimètres le substrat apparaît faiblement enrichi en matière organique directement issue de la décomposition des parties anciennes des végétaux pionniers, en particulier les bryophytes.

Les communautés trachéophytiques développées à proximité immédiate du *Gymnomitrio coralloidis-Barbilophozietum sudeticae* sont essentiellement des landes oligotrophiles, relevant du *Vaccinietum uliginosi-myrtilli* et de l'*Alchemillo saxatilis-Vaccinietum uliginosi*. Ces landes cèdent la place aux communautés bryophytiques sur les substrats presque exclusivement minéraux que sont les affleurements de domite.

### Bryosociologie (Tab. 1)

#### *Gymnomitrio coralloidis-Barbilophozietum sudeticae* ass. nov. (Tab. 1, relevés 1 à 13)

Holotypus : Table 1, relevé 4 : puy de Dôme ; Ceysat ; 2,960644 °E ; 45, 773847 °N ; 19/08/2019.

Cette nouvelle association est caractérisée par la présence de plusieurs espèces : *Gymnomitron concinatum*, *Marsupella badensis*, *Barbilophozia sudetica*, *Ditrichum heteromallum* et *Gymnomitron coralloides*. Elle est paucispécifique (moyenne du nombre de taxons : 6,7) à l'instar de nombreuses autres associations bryophytiques. Le nombre total de taxons est cependant variable d'un relevé à l'autre (de 4 à 8). Les hépatiques à feuilles dominent assez largement au plan numérique (total de 9 espèces). En ce qui concerne les recouvrements, ces hépatiques structurent littéralement le peuplement bryophytique. Les mousses pleurocarpes sont totalement absentes.

Seules quelques rares acrocarpes sont présentes de manière éparse. Au final, le recouvrement moyen de cette association est élevé, dépassant fréquemment 70 % (65 % de moyenne) (Fig. 1).

Il ne semble pas possible d'individualiser de sous-association à l'examen de notre tableau.

### Syntaxonomie

Le *Gymnomitrio coralloidis-Barbilophozietum sudeticae* comporte plusieurs espèces de l'*Andraeaion petrophilae* Šm. 1944 : *Barbilophozia sudetica*, *Gymnomitron adustum*, *G. coralloides*, *Marsupella sprucei* et *Racomitrium fasciculare*. L'attribution à cette alliance semble évidente.

Les communautés dominées par les *Gymnomitriacées* sont particulièrement mal connues et mal décrites au point de vue

Tableau 1 – Relevés bryosociologiques.

Numéro du relevé	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Surface (cm <sup>2</sup> )	400	200	1000	300	400	500	800	400	500	600	100	250	900
Pente (deg.)	40	50	60	40	30	80	50	60	40	30	60	40	30
Recouvrement	95	80	70	65	70	60	80	30	40	50	70	70	70
Nombre de taxons	6	7	5	9	8	6	8	7	5	4	8	6	8
<b>Espèces caractéristiques</b>													
<i>Gymnomitrium corallioides</i> Nees	+	2.4	3.5	2.4	3.5	2.4	3.4	1,2	2.4	1,2	3.5	3.5	2.4
<i>Barbilophozia sudetica</i> (Nees & Huebener) L.Söderstr., De Roo & Hedd.	3.4	1.3	3.4	3.4	1.3	3.4	3.4		1.3	3.4	3.4		3.4
<i>Gymnomitrium concinnatum</i> (Lightf.) Corda	2.1	2.2	1.2	2.1	2.1	1.2	1.2	2,3	2.2	1.2	2.1	2.1	1.2
<i>Marsupella badensis</i> Schiffn.	5.5	4.5	2.4	3.4	3.4	2.4	3.4	+	1,2	+	3.4	3.4	3.4
<b>Autres espèces et compagnes</b>													
<i>Ditrichum heteromallum</i> (Hedw.) E.Britton	1.3			1.3	+		1.2				1.3	+	
<i>Racomitrium ericoides</i> (Brid.) Brid.		+		+			+						
<i>Oligotrichum hercynicum</i> (Hedw.) Lam. & DC.				+	+	+							
<i>Pogonatum urnigerum</i> (Hedw.) P.Beauv.		+		+							+		
<i>Pohlia cruda</i> (Hedw.) Lindb.		+				+					1,2		
<i>Marsupella emarginata</i> (Ehrh.) Dumort.					1.3							1,2	
<i>Andreaea rupestris</i> Hedw.	+							1,2					
<i>Anomobryum concinnatum</i> (Spruce) Lindb.			+										1,2
<i>Pohlia annotina</i> (Hedw.) Lindb.							+						1,2
<i>Polytrichastrum alpinum</i> (Hedw.) G.L.Sm.					+						+		
<i>Scapania scandica</i> (Arnell & H.Buch) Macvicar				1.3									
<i>Brachydontium trichodes</i> (F.Weber) Milde								+					
<i>Gymnomitrium adustum</i> Nees								+					
<i>Marsupella sprucei</i> (Limpr.) Bernet							+						
<i>Plagiochila porelloides</i> (Torr. ex Nees) Lindenb.									+				
<i>Racomitrium affine</i> (F.Weber & D.Mohr) Lindb.								+					
<i>Racomitrium fasciculare</i> (Hedw.) Brid.												1,2	
<i>Racomitrium lanuginosum</i> (Hedw.) Brid.													+
<i>Diplophyllum albicans</i> (L.) Dumort.													+



Figure 1 – Couloir domitique sur le versant nord du puy de Dôme. On distingue au premier plan une zone érodée, laissant apparaître la domite nue ; des landes cryophiles et au second plan, le *Gymnomitrio coralloididis-Barbilophozietum sudeticae*.

bryosociologique. Cette famille contient un grand nombre de taxons alticoles, typiques des arêtes rocheuses exposés à la rigueur du climat alpin (Váňa et al. 2010). Si l'on exclut des variantes diverses de plusieurs associations humo-saxicoles à terricoles (variante alticole à *Gymnomitrium concinnatum* du *Diplophyllum albicans* Schade 1923 par exemple), le cœur des communautés crustacées à Gymnomitriacées est représenté par l'unique association *Gymnomitrietum concinnati* Herzog ex Phil. 1956 (Tab. 2). Cette association subalpine largement répandue notamment dans les Alpes (Hébrard 1971 ; Lecoine 1978), les Pyrénées (obs. pers.), la Forêt Noire (Philippi 1956) possède quelques caractéristiques en commun avec le *Gymnomitrio coralloididis-Barbilophozietum sudeticae*, notamment l'espèce éponyme, *Gymnomitrium concinnatum*, mais également *Barbilophozia sudetica* et *Marsupella badensis*. Toutefois plusieurs différences floristiques fortes sont apparentes, comme l'absence totale de *Gymnomitrium coralloididis* au sein du *Gymnomitrietum concinnati* et de *Racomitrium sudeticum* au sein du *Gymnomitrio coralloididis-Barbilophozietum sudeticae*. Les espèces de l'*Andreaeion petrophilae* sont au nombre de 3 dans les deux associations mais ne sont pas les mêmes. Enfin, quelques espèces saxicoles, acidiphiles assez plastiques au plan écologique (*Marsupella emarginata*, *Andreaea rupestris*, *Diplophyllum albicans*, *Racomitrium lanuginosum*) sont communes aux deux, quoique plus fréquentes au sein du *Gymnomitrietum concinnati*. Une longue liste de compagnes de fréquence relativement élevée conforte cette différenciation syntaxonomique : *Ditrichum*

*heteromallum*, *Racomitrium ericoides*, *Oligotrichum hercynicum*, *Pogonatum urnigerum*, *Pohlia cruda* sont propres au *Gymnomitrio coralloididis-Barbilophozietum sudeticae* tandis que *Racomitrium heterostichum*, *Paraleucobryum longifolium*, *Cynodontium polycarpon*, *Pohlia nutans*, *Dicranum scoparium*, *Polytrichum commune*, *Barbilophozia hatcheri*, *Polytrichum juniperinum* sont cantonnés au *Gymnomitrietum concinnati*. Le *Gymnomitrietum concinnati* est une association largement répandue dans le Massif central (monts Dore, monts du Cantal, Mézenc, haut Forez, Pilat etc.), où elle est surtout bien développée dans les éboulis siliceux aux expositions nord, et plus rarement, sur les parois de lave non friable à l'étage subalpin. Les espèces les plus fidèles localement sont *Gymnomitrium concinnatum*, *Barbilophozia sudetica*, *Marsupella badensis*, *Racomitrium sudeticum*, *Racomitrium fasciculare*, *Hymenoloma crispulum* et *Barbilophozia hatcheri*. Au plan écologique, le *Gymnomitrio coralloididis-Barbilophozietum sudeticae* présente l'originalité de se développer sur un substrat pulvérulent, la domite.

Ces arguments plaident en faveur de l'individualisation d'une nouvelle association et peut-être aussi pour la reconsidération de la variabilité du *Gymnomitrietum concinnati*, qui contient probablement plusieurs communautés distinctes. Cette dernière remarque dépasse le cadre du présent travail.

L'architecture syntaxonomique suivante est proposée :

*Grimmieta alpestris* Had. & Vondr. in Jež. & Vondr. 1962

*Grimmetalia alpestris* Šm. 1944

*Andreaeion petrophilae* Šm. 1944

*Gymnomitrio coralloididis-Barbilophozietum sudeticae* ass. nov.

### Distribution du *Gymnomitrio coralloididis-Barbilophozietum sudeticae*

Le *Gymnomitrio coralloididis-Barbilophozietum sudeticae* est décrit du sommet du puy de Dôme, dans la chaîne des Puys (département du Puy-de-Dôme). Les caractéristiques climatiques de cet édifice volcanique, combinées à son altitude supérieure à tous les autres puys de la chaîne et à la présence d'une roche rare, la domite, rendent la présence de cette association sur d'autres puys à proximité peu probable.

Plusieurs associations trachéophytiques de calamagrostidaies ou de landes chaméphytiques sont présentes à la fois sur le puy de Dôme et se retrouvent dans les monts Dore et sont donc considérées comme endémiques des monts d'Auvergne. La répartition du *Gymnomitrio coralloididis-Barbilophozietum sudeticae* pourrait suivre la même logique. Les trachytes étant également présentes dans les monts Dore et les monts du Cantal, le *Gymnomitrio coralloididis-Barbilophozietum sudeticae* est à rechercher dans ces massifs sur des stations trachytiques semblables à celles du puy de Dôme. En l'état actuel de nos connaissances nous considérons toutefois cette association comme une micro-endémique du puy de Dôme. L'existence de cette association dans d'autres régions d'Europe de l'Ouest est peu vraisemblable.

Cette association revêt vraisemblablement un caractère relictuel dans la mesure où le climat qui régnait au cours de périodes glaciaires pouvait lui être favorable, même à plus faible

	<i>Gymnomitrio coralloidis-Barbilophozietum sudeticae</i>	<i>Gymnomitrium concinnati</i> Herzog ex Phil. 1956
Nombre de relevés	13	20
<b>Espèces caractéristiques du <i>Gymnomitrio coralloidis-Barbilophozietum sudeticae</i> et du <i>Gymnomitrium concinnati</i></b>		
<i>Gymnomitrium coralloides</i> Nees	V	
<i>Gymnomitrium concinnatum</i> (Lightf.) Corda	V	V
<i>Marsupella badensis</i> Schiffn.	V	II
<i>Barbilophozia sudetica</i> (Nees & Huebener) L.Söderstr., De Roo & Hedd.	V	II
<i>Racomitrium sudeticum</i> (Funck) Bruch & Schimp.		V
<b><i>Andreaeion petrophilae</i></b>		
<i>Racomitrium fasciculare</i> (Hedw.) Brid.	+	II
<i>Hymenoloma crispulum</i> (Hedw.) Ochyra		IV
<i>Racomitrium microcarpon</i> (Hedw.) Brid.		II
<i>Gymnomitrium adustum</i> Nees	+	
<i>Marsupella sprucei</i> (Limpr.) Bernet	+	
<b>Autres espèces</b>		
<i>Marsupella emarginata</i> (Ehrh.) Dumort.	I	II
<i>Andreaea rupestris</i> Hedw.	I	V
<i>Diplophyllum albicans</i> (L.) Dumort.	+	III
<i>Racomitrium lanuginosum</i> (Hedw.) Brid.	+	I
<i>Ditrichum heteromallum</i> (Hedw.) E.Britton	III	
<i>Racomitrium ericoides</i> (Brid.) Brid.	II	
<i>Oligotrichum hercynicum</i> (Hedw.) Lam. & DC.	II	
<i>Pogonatum urnigerum</i> (Hedw.) P.Beauv.	II	
<i>Pohlia cruda</i> (Hedw.) Lindb.	II	
<i>Anomobryum concinnatum</i> (Spruce) Lindb.	I	
<i>Pohlia annotina</i> (Hedw.) Lindb.	I	
<i>Polytrichastrum alpinum</i> (Hedw.) G.L.Sm.	I	
<i>Scapania scandica</i> (Arnell & H.Buch) Macvicar	+	
<i>Brachydontium trichodes</i> (F.Weber) Milde	+	
<i>Plagiochila porelloides</i> (Torr. ex Nees) Lindenb.	+	
<i>Racomitrium affine</i> (F.Weber & D.Mohr) Lindb.	+	
<i>Racomitrium heterostichum</i> (Hedw.) Brid.		V
<i>Paraleucobryum longifolium</i> (Ehrh. ex Hedw.) Loeske		II
<i>Cynodontium polycarpon</i> (Hedw.) Schimp.		II
<i>Pohlia nutans</i> (Hedw.) Lindb.		II
<i>Dicranum scoparium</i> Hedw.		II
<i>Polytrichum commune</i> Hedw.		II
<i>Barbilophozia hatcheri</i> (A.Evans) Loeske		II
<i>Polytrichum juniperinum</i> Hedw.		II
<i>Grimmia alpestris</i> (F.Weber & D.Mohr) Schleich.		I

Tableau 2 – Tableau de fréquence du *Gymnomitrio coralloidis-Barbilophozietum sudeticae* ass. nov. et du *Gymnomitrium concinnati* Herzog ex Phil. 1956

altitude. Il est vraisemblable qu'une telle association cryophile ait connu une large rétractation en relation avec l'augmentation des températures pour se réfugier sur le seul haut sommet subalpin domitique de la région.

### Affinités phytogéographiques (Fig. 2 et Tab. 3)

Le *Gymnomitrio coralloidis-Barbilophozietum sudeticae* possède un caractère boréo-arctique-montagnard particulièrement tranché. Les océaniques tempérées à nordiques sont de surcroît bien représentées ce qui traduit de manière fidèle l'ambiance climatique du sommet du puy de Dôme.

### Syndynamique

La dynamique de cette communauté est difficile à retracer sans le recours à des suivis diachroniques précis. Toutefois, l'observation de la variabilité de la composition floristique et des phénomènes d'érosion naturelle permet de formuler quelques hypothèses quant à la trajectoire dynamique suivie par le groupement. Bien que les micro-stations colonisées par l'association soit relativement peu déclives, les affleurements rocheux en eux-mêmes sont souvent fort pentus et de plus soumis à des conditions écologiques drastiques : permanence du manteau neigeux, gelées fréquentes toute l'année, orages violents etc. Les croûtes bryophytiques qui revêtent les affleurements de domite sont régulièrement exfoliées par plaques plus ou moins étendues, sur quelques cm d'épaisseur. On peut observer la recolonisation des trouées ainsi créées par les mêmes espèces que celles qui colonisent les rochers non érodés. L'association semble donc posséder un caractère permanent.

### Reproduction

La grande majorité (86,4 %) des espèces constitutives du *Gymnomitrio coralloidis-Barbilophozietum sudeticae*, en particulier les espèces caractéristiques, sont dioïques (Tab. 3). Quatre espèces dioïques ne se multiplient que végétativement, au moyen de propagules et 8 espèces dioïques ne produisent ni spores ni propagules. La cohabitation locale d'individus des deux sexes permet toutefois la production massive de sporophytes chez 9 espèces dioïques. L'association repose donc sur une colonisation sporale, et végétative (spécialisée, au moyen de propagules, ou non, par simple bouturage de fragments) des surfaces dénudées. La colonisation de nouveaux micro-habitats semble donc aisée pour un lot non négligeable d'espèces et plus problématique pour celles qui ne produisent aucune diaspore bien mobile (spore ou propagule).

### Conservation

Le *Gymnomitrio coralloidis-Barbilophozietum sudeticae* est vraisemblablement une remarquable association micro-endémique d'un sommet auvergnat. Par ailleurs, plusieurs des espèces de l'association sont considérées comme menacées à l'échelle de l'Auvergne (Hugonnot & Celle, 2015). Bien que certaines espèces constitutives soient relativement répandues sur les sommets subalpins d'Auvergne, la présence de l'association dans d'autres massifs ou d'autres sommets à caractère subalpin reste à démontrer.

Cette association pionnière et cryophile doit pouvoir disposer de surfaces décapées à recoloniser, ce qui semble pouvoir se faire naturellement par le jeu de l'érosion naturelle des petites parois rocheuses. On notera l'extrême sensibilité de cette association face à des agressions extérieures. Pour des raisons peu claires,

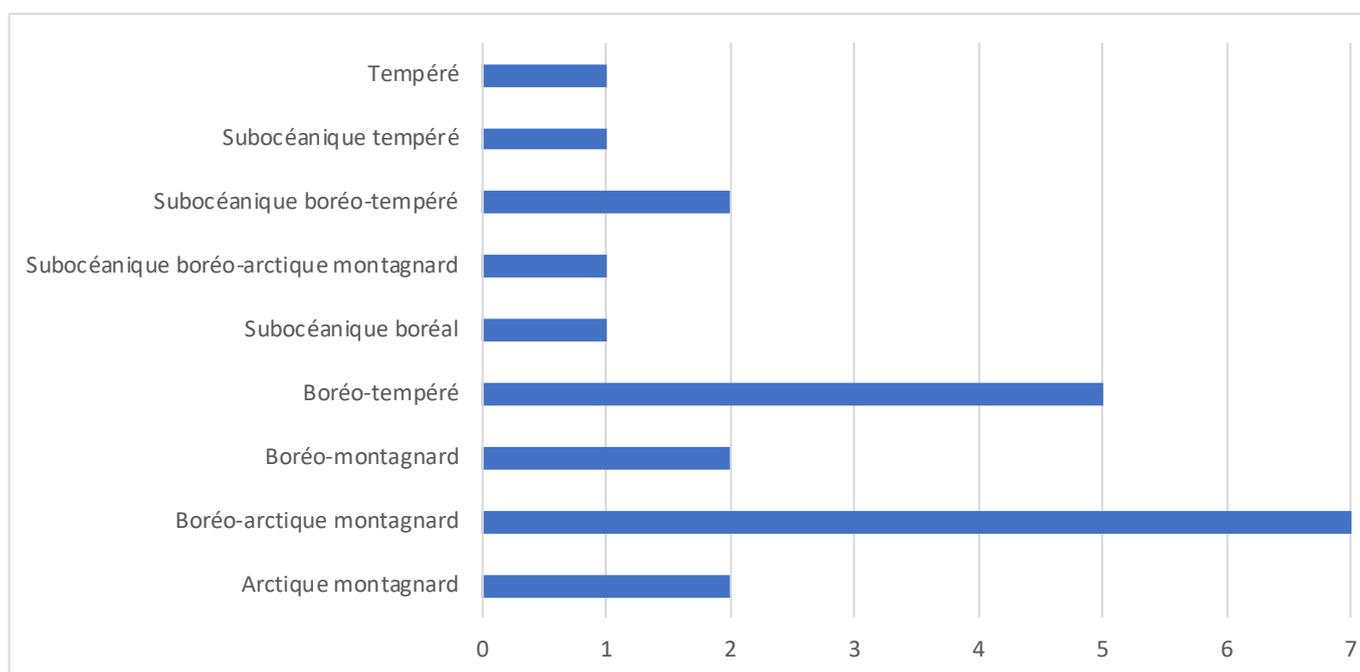


Figure 2 – Affinités biogéographiques des taxons constitutifs du *Gymnomitrio coralloidis-Barbilophozietum sudeticae* ass. nov.

cette association ne semble pas capable de se réinstaller sur des surfaces dénudées artificiellement, sur le bord des voies de communication par exemple. D'autre part, les dispositifs visant à stabiliser les blocs rocheux jugés dangereux constituent une menace pour l'association dans la mesure où l'instabilité des substrats est la garante de la conservation de la métapopulation du sommet du puy de Dôme.

La sensibilité de cette association face aux effets du réchauffement climatique est probablement très forte. Une élévation des températures moyennes, une modification du régime des précipitations pourraient entraîner d'importants déséquilibres dynamiques, reproducteurs etc. qui pourraient être en faveur d'espèces concurrentes, moins spécialisées au plan écologique et plus dynamiques dans des conditions moins contraignantes.

La colonisation des flancs du puy de Dôme par les ligneux pourrait également constituer une menace pour la conservation de cette association. Le pâturage est utilisé comme outil de gestion des landes du site. Le pâturage des flancs les plus escarpés, dominés par des couloirs rocheux pourrait être mieux encadré en raison des conséquences néfastes dues au surpiétinement. Toutefois, il faut admettre que le pâturage ovin traditionnel ayant eu cours sur le puy de Dôme ne s'est pas traduit par une disparition de l'association. Le piétinement des brebis pourrait être favorable à une certaine ouverture du milieu par érosion localisée et ouverture des landes les plus denses, et dans ce sens, être plutôt positif pour le maintien de l'association. De nouvelles études, incluant des suivis permanents permettraient de mieux cerner les effets du pâturage sur les communautés bryophytiques les plus remarquables.

Tableau 3 – Caractérisation biogéographique et reproductrice des espèces du *Gymnomitrio coralloididis-Barbilophozietum sudeticae* ass. nov.

Taxons	Élément phytogéographique	Système reproducteur	Présence de sporophytes	Multiplification végétative
<i>Andreaea rupestris</i> Hedw.	Boréo-arctique montagnard	monoïque	fertile	
<i>Anomobryum concinnatum</i> (Spruce) Lindb.	Boréo-montagnard	dioïque	stérile	
<i>Barbilophozia sudetica</i> (Nees & Huebener) L.Söderstr., De Roo & Hedd.	Boréo-arctique montagnard	dioïque	stérile	propagules
<i>Brachydontium trichodes</i> (F.Weber) Milde	Subocéanique tempéré	monoïque	fertile	
<i>Diplophyllum albicans</i> (L.) Dumort.	Subocéanique boréo-tempéré	dioïque	stérile	propagules
<i>Ditrichum heteromallum</i> (Hedw.) E.Britton	Boréo-tempéré	dioïque	fertile	
<i>Gymnomitrium adustum</i> Nees	Subocéanique boréo-arctique montagnard	monoïque	fertile	
<i>Gymnomitrium concinnatum</i> (Lightf.) Corda	Arctique montagnard	dioïque	fertile	
<i>Gymnomitrium coralloides</i> Nees	Arctique montagnard	dioïque	fertile	
<i>Marsupella badensis</i> Schiffn.	Subocéanique boréo-tempéré	dioïque	stérile	
<i>Marsupella emarginata</i> (Ehrh.) Dumort.	Boréo-tempéré	dioïque	fertile	
<i>Oligotrichum hercynicum</i> (Hedw.) Lam. & DC.	Boréo-arctique montagnard	dioïque	fertile	
<i>Plagiochila porelloides</i> (Torr. ex Nees) Lindenb.	Boréo-tempéré	dioïque	stérile	
<i>Pogonatum urnigerum</i> (Hedw.) P.Beauv.	Boréo-arctique montagnard	dioïque	stérile	
<i>Pohlia annotina</i> (Hedw.) Lindb.	Boréo-tempéré	dioïque	stérile	propagules
<i>Pohlia cruda</i> (Hedw.) Lindb.	Boréo-arctique montagnard	dioïque	stérile	
<i>Polytrichastrum alpinum</i> (Hedw.) G.L.Sm.	Boréo-arctique montagnard	dioïque	fertile	
<i>Racomitrium affine</i> (F.Weber & D.Mohr) Lindb.	Tempéré	dioïque	fertile	
<i>Racomitrium ericoides</i> (Brid.) Brid.	Subocéanique boréal	dioïque	stérile	
<i>Racomitrium fasciculare</i> (Hedw.) Brid.	Boréo-tempéré	dioïque	stérile	
<i>Racomitrium lanuginosum</i> (Hedw.) Brid.	Boréo-arctique montagnard	dioïque	stérile	
<i>Scapania scandica</i> (Arnell & H.Buch) Macvicar	Boréo-montagnard	dioïque	stérile	propagules

L'avenir du *Gymnomitrio coralloididis-Barbilophozietum sudeticae* peut paraître bien sombre sur le sommet du puy de Dôme. On peut prévoir que cette association hyper-spécialisée verra sa surface se réduire inexorablement face aux diverses pressions exercées sur les milieux naturels de ce site aux caractéristiques exceptionnelles.

## Remerciements

Ils d'adressent à Florine Pépin pour la relecture critique du manuscrit.

## Références

- Boivin P., Besson J.-C., Briot D., Camus G., De Goër De Hervé A., Gourgaud A., Labazuy P., Langlois E.-P., De Larouzière F.-D., Livet M., Mergoïl J., Miallier D., Morel J.-M., Vernet G. & Vincent P., 2009. *Volcanologie de la Chaîne des Puys*. 5ème édition, PNR des Volcans d'Auvergne, 196 p.
- Braun-Blanquet J., 1926. Le «climax complexe» des landes alpines (*Genisteto-Vaccinion*) du Cantal. *Arvernica*, **2** : 29-48.
- Braun-Blanquet, J., 1964. *Pflanzensoziologie, Grundzüge der Vegetationskunde*. 3rd ed. Springer, Wien-New York. 865 pp
- Gargominy O., Terceire S., Régnier C., Ramage T., Schoelinck C., Dupont P., Vandel E., Daszkiewicz P. & Poncet L., 2016. *TAXREF v10.0, référentiel taxonomique pour la France : méthodologie, mise en œuvre et diffusion*. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris. Rapport SPN 2016 – 101 : 144 pp.
- Hébrard J.-P., 1971. Contribution à l'étude des bryoassociations rupicoles de l'étage subalpin dans le sud-est de la France. *Annales de l'Université de Provence Sciences*, **46** : 117-149.
- Héribaud J., 1899. Les Muscinées d'Auvergne. Mémoire Académie des Sciences, Belles-Lettres & Arts, Clermont-Ferrand, 2ème Série : XIV, 544 p.
- Hugonnot V. & Celle J., 2015. Première liste rouge des bryophytes d'Auvergne. *Evaxiana*, **1** : 5-29.
- Hugonnot V. & Celle J., 2019. *TAXREF v11.0, référentiel taxonomique pour la France*. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.
- Hugonnot V., Pépin F. & Vergne T., 2019. Les bryophytes du puy de Dôme (Puy-de-Dôme, France). *Journal de Botanique - Société Botanique de France*, **86** : 17-57.
- Jolibert N., 2014. Le climat de la communauté de communes clermontoise. *Revue des Sciences Naturelles d'Auvergne*, **77** : 19-23.
- Lecoïnte A., 1978. Aperçu sur la végétation bryophytique subalpine et alpine des environs du glacier d'Aletsch (Valais suisse). *Document Phytosociologique, N.S.*, **3** : 325-336.
- Marstaller R., 2006. Syntaxonomischer Konspekt der Moosgesellschaften Europas und angrenzender Gebiete. *Hausknechtia Beiheft*, **13** : 1-191.
- Philippi G., 1956. Einige Moosgesellschaften des Südschwarzwaldes und der angrenzenden Rheinebene. *Beiträge zur naturkundlichen Forschung in Südwestdeutschland*, **15** : 91-124.
- Roux C., 2017. *De la Limagne à la chaîne des Puys. Approche analytique intégrative pour l'étude des végétations actuelles et potentielles en moyenne montagne tempérée*. RevoIR Editions, Thèse de doctorat de l'Université Clermont Auvergne, 339 p.
- Schumacker R. & Sapaly J., 1996. *Catalogue critique des hépatiques (Anthocerotophyta et Marchantiophyta) de l'Auvergne (Cantal et Puy-de-Dôme, France)*. Documents de la Station Scientifique des Hautes-Fagnes, 130 p., 7 cartes h. t.
- Thébaud G., Roux, Bernard C.-E. & Delcoigne A., 2014. *Guide d'identification des végétations du nord du Massif central*. Presses Universitaires Blaise Pascal, 274 p.
- Váňa J., Söderström L., Hagborg A., Von Konrat M. & Engel J.J., 2010. Early Land Plants Today: Taxonomy, systematics and nomenclature of *Gymnomitriaceae*. *Phytotaxa*, **11** : 1-80.

# Biodiversity and ecology of diatoms in mineral springs of the area of Sainte Marguerite (Saint-Maurice-ès-Allier, Massif central, France)

Aude Beauger<sup>1,2</sup>, Olivier Voldoire<sup>1</sup>, Carlos E. Wetzel<sup>3</sup>, Elisabeth Allain<sup>1</sup>, Fanny Millan<sup>1,2</sup>, Vincent Breton<sup>2,4</sup>, Sofia Kolovi<sup>4,2</sup> & Luc Ector<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Université Clermont Auvergne, CNRS, GEOLAB, F-63000 Clermont-Ferrand, France ;

<sup>2</sup>LTSER "Zone Atelier Territoires Uranifères", 63000 Clermont-Ferrand, 63178 Aubière Cedex, France ;

<sup>3</sup>Department Environmental Research and Innovation (ERIN), Luxembourg Institute of Science and Technology (LIST), 4422 Belvaux, Luxembourg ;

<sup>4</sup>Université Clermont Auvergne, CNRS/IN2P3, Laboratoire de Physique de Clermont, UMR6533, 4 avenue Blaise Pascal TSA 60026, CS 60026, 63178 Aubière cedex, France.

Corresponding author Aude Beauger [aude.beauger@uca.fr](mailto:aude.beauger@uca.fr) Université Clermont Auvergne, CNRS, GEOLAB, F-63000 Clermont-Ferrand, France.

Soumis le 30 décembre 2019

Accepté le 20 février 2020

Publié le 17 juin 2020

## Abstract

This study investigated the diatom flora from mineral springs in Auvergne (France). Samples were collected from rock/cobbles and fine sediments in 17 springs between November 2014 and April 2015 in which a total of 58 taxa were found. Among the different taxa present in some of the studied springs, two have been recently described: *Navicula sanctamargaritae* and *Sellaphora labernardierei*. *Crenotia thermalis* was observed in all sites except in the Nid de l'Epervier spring. Multivariate analyses revealed differences in species abundance among the springs due to the physical and chemical characteristics and mainly to the presence or absence of nutrients. Petit Jean spring is separated from the other springs and is characterized by a lower calcium concentration. In this site, *Pinnularia kuetzingii*, *Navicula veneta* and *Fallacia pygmaea* were the dominant species. This study brings a better knowledge of the diatom biodiversity of mineral springs and the ecology of each species present.

## Résumé

Cette étude a porté sur la flore de diatomées provenant de sources minérales d'Auvergne (France) et plus précisément sur le secteur de Saint-Maurice-ès-Allier. Des échantillons de diatomées ont été pris sur des roches / galets et des sédiments fins dans 17 sources entre novembre 2014 et avril 2015, dans lesquelles 58 taxons au total ont été trouvés. Parmi les différents taxons, deux présents dans certaines des sources étudiées ont été récemment décrits: *Navicula sanctamargaritae* et *Sellaphora labernardierei*. *Crenotia thermalis* était présent sur tous les sites sauf dans la source Nid de l'Epervier. Des analyses multivariées ont révélé des différences dans l'abondance des espèces entre les différentes sources en raison de leurs caractéristiques physiques et chimiques et principalement en lien avec la présence ou non de nutriments en forte concentration. La source Petit Jean était séparée des autres sites et caractérisée par une concentration en calcium inférieure à celle des autres sources. *Pinnularia kuetzingii*, *Navicula veneta* et *Fallacia pygmaea* étaient les espèces dominantes sur ce site. Cette étude a permis de mieux connaître la biodiversité des diatomées des sources minérales et l'écologie de chaque espèce présente.

### Keywords

Mineral springs  
Diatoms  
Biodiversity  
Ecology

### Mots-clés

Sources minérales  
Diatomées  
Biodiversité  
Écologie

## Introduction

Mineral springs are isolated habitats (Werum 2001) in the landscape (Cantonati et al. 2012). They have been widely studied hydrogeologically but the communities that inhabit them are still poorly known. These environments, influenced by deep groundwater upwelling and surface water (i.e. Boineau & Maisonneuve 1972 ; Cantonati et al. 2012) also known as groundwater dependent ecosystems (GDE) (Kløve et al. 2011), host important biodiversity and specific biocenoses (species adapted to the constraints imposed by these ecosystems) (Wojtal 2013 ; Beauger et al. 2015, 2016 ; Lai et al. 2019). These specificities may be related to the high stability of the physicochemical parameters in these habitats (Van der Kamp 1995).

Springs remain fragile when exposed to human impacts. When they are very or largely isolated, they can harbour endemic, rare, endangered and even relict taxa (Botosaneanu 1995 ; Cantonati et al. 2006). Whatever the spring, living organisms are often unique, with very specific traits and distribution patterns (Wojtal 2013 ; Beauger et al. 2015, 2016, 2017 ; Segadelli et al. 2015). Despite these very specific features, these habitats are still poorly considered in habitat monitoring systems since the EU Water Framework Directive (EU WFD 2000) does not explicitly consider them. However, pressures caused by various human activities degrade aquatic biodiversity (Strayer & Dudgeon 2010) while it is the keystone of the functioning of the ecosystems from which human societies derive goods and services essential for their development. It is therefore important to study particularly these peculiar ecosystems, to specify the biocenoses and their ecological and heritage characteristics.

Among the communities thriving in these habitats are the diatoms that are microscopic and photosynthesising algae characterized by a siliceous skeleton (frustule). Also found in almost every aquatic environment including fresh and marine waters, soils, in fact almost anywhere moistly, they are very useful indicators of the environmental quality, reacting with a high sensitivity especially to elements of geogenic origin, but also to the nutritive load that can result from contamination (Segadelli et al. 2015). In mineral springs, these organisms are studied by diatomists all over the world (e.g. Ector & Iserentant 1988 ; Werum & Lange-Bertalot 2004 ; Potapova & Ponader 2008 ; Želazna-Wieczorek 2011 ; Solak & Wojtal 2012). These ecosystems are characterized by a wide range of physical and chemical conditions that differ from spring to spring. For example, in Auvergne, the conductivity ranges from 100 to 123,200  $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$  (at la Poix spring near Clermont-Ferrand). This results in a wide variability of habitats for diatoms (Sabater & Roca 1992 ; Angeli et al. 2010 ; Wojtal 2013). In the springs, biodiversity is high and new species are regularly identified (Cantonati & Lange-Bertalot 2006, 2011 ; Reichardt 2006 ; Wojtal 2009, 2013 ; Želazna-Wieczorek 2011).

In the Massif central, few studies have been conducted on diatoms in mineral springs (Héribaud 1893, 1920 ; Chaouite 1987 ; Chaouite & Romagoux 1989 ; Tudesque 1996) and they have often been limited to specific emergences of interest for human usages (bottling, thermal activities). Thus, these studies did not address the inventory of the biodiversity of these algae. As a consequence, new taxa have been recently discovered in

Auvergne springs, such as *Navicula sanctamargaritae* Beauger in Beauger et al. (2015), *Sellaphora labernardierei* Beauger, C.E.Wetzel & Ector in Beauger et al. (2016), *Craticula lecohui* Beauger, C.E.Wetzel & Ector in Beauger et al. (2017) and *Pseudostaurosira bardii* Beauger, C.E.Wetzel & Ector in Beauger et al. (2019). The presence of new species highlights the importance of protecting these unique reservoirs of threatened or declining species. The same observation was done in Poland, where Żelazna-Wieczorek (2011) noted that 2% of the 456 taxa identified in the springs studied were classified as endangered (Siemińska et al. 2006). Moreover, new taxa found in a particular spring or group of springs in a small geographical area could be considered endemic and habitat protection should be organized as springs are largely ignored by the surveillance network. As a result, it seems necessary to study the biodiversity of these environments, the ecology of the species present in mineral springs, and understand the anthropogenic pressure they are exposed to.

This paper describes the diatom biodiversity of mineral springs situated in the southern-east part of the Massif central along the Allier River and the ecology of the observed species.

## Materials and methods

### Study sites

The volcanic history of the Massif central lead to the emergence of many mineral springs. Indeed, the internal activity of this region associated with carbon dioxide emissions allows the groundwater to rise to the surface via faults in the rocks. On their way, the waters increase their concentrations in chemical elements.

The longitudinal reach of the Allier River situated between Longues (Vic-le-Comte town) and Sainte Marguerite (St Maurice-ès-Allier town) shelters well known springs on each bank (Fig. 1). The area belongs to the French Massif central and more precisely to the southern part of the Limagne d'Allier basin. Mineral waters emerging into the Limagne d'Allier basin are strongly influenced by their deep circulation in the crystalline basement and the presence of deep  $\text{CO}_2$  sources (Fouillac 1983 ; Gal et al. 2012). Before reaching the surface, water can be mixed in varying proportions with the water surface layers when the fractures have tree-like aspect (Labernardière, personal communication).

In the area of interest, we have identified 16 emergences on the two river banks. At Sainte Marguerite, on the right bank of the river, different springs are present such as Tennis, Vallois and Ile springs. A geyser is also present that gushes out every 15 to 20 minutes. The water that gushes out forms a basin with stagnant water. Both the water that gushes out and the basin were sampled. The sparkling mineral water of Sainte Marguerite has been used since the Antiquity and is presently commercialized. Sainte Marguerite area is also characterized by the presence of travertine deposits formed by water degassing at spring emergence (Fouillac 1983 ; Casanova et al. 1999 ; Rihs et al. 2000). Near the former bottling factory, a drilling is present and the water runs in an open pipe. On the left bank, different springs are also present such as the Tambour, Nid de l'Epervier and Petit and Grand Saladis springs. Grand Saladis appears as a large pond (21 m maximum length and 11 m maximum width) with travertine banks. A seepage is also present near Rocs Bleus spring and emerges in the alluvial terrace.

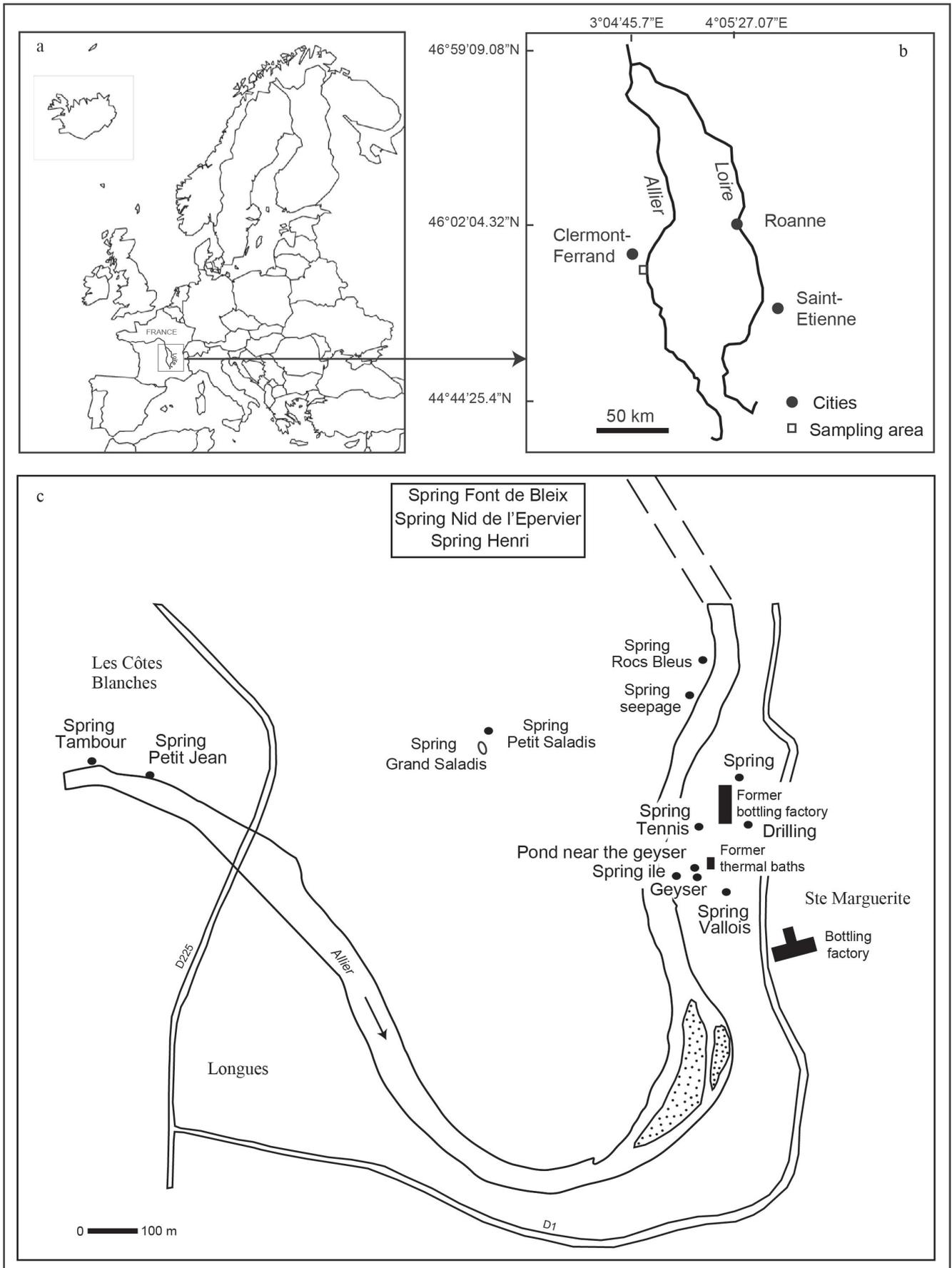


Figure 1 - Map of the studied mineral springs. **a**: map of Europe. **b** and **c**: location of the different mineral springs on each bank of the Allier River (the spring "Basin of the geyser" is not presented on the map as it is at the same place as Geyser).

### Physical and chemical analyses and diatom sampling

The sampling survey was carried out between 15<sup>th</sup> November 2014 and 16<sup>th</sup> April 2015 (Fig. 2). The geographical position of the sampling site was measured using a DGPS Trimble Geo7x, in Lambert 93. Conductivity ( $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ ), pH (pH units), and water temperature ( $^{\circ}\text{C}$ ) were measured at each sampling site, using a multi-parameter WTW FC probe 340i. The oxygen was measured in most sites using the oximeter Ysi ProODO. At each site, a water sample was collected for further chemical analysis in the laboratory and was analysed using the high pressure ion chromatography technique. First, these samples were filtered using Whatmann GF/C filters. For the cation analysis, a Thermo Scientific Dionex ICS1100 system was used, whereas for the anions, a Thermo Scientific Dionex DX120 system was used. The concentrations ( $\text{mg L}^{-1}$ ) in lithium ( $\text{Li}^+$ ), sodium ( $\text{Na}^+$ ), ammonium ( $\text{NH}_4^+$ ), potassium ( $\text{K}^+$ ), magnesium ( $\text{Mg}^{2+}$ ), calcium ( $\text{Ca}^{2+}$ ), fluorine (F), chloride (Cl), nitrite ( $\text{NO}_2^-$ ), nitrate ( $\text{NO}_3^-$ ), phosphate ( $\text{PO}_4^{3-}$ ) and sulphate ( $\text{SO}_4^{2-}$ ) were measured in the laboratory. At last, carbonate concentration ( $\text{HCO}_3^-$ ) was measured using a Hach carbonate kit.

In 2019, an analysis of the radon content of some of these springs was conducted in order to better characterize, both physically and chemically, the water at the sampling points. Ambient gamma-ray dosimetry measurements (expressed in nanoSieverts per hour ( $\text{nSv}\cdot\text{h}^{-1}$ )) were also conducted *in situ* using a Colibri radiometer (Mirion Technology). In the French Massif central, spring water radioactivity is mainly coming from gaseous dissolved radon ( $^{222}\text{Rn}$ ) and its short-lived daughters, most notably  $^{214}\text{Pb}$  and  $^{214}\text{Bi}$  (Boineau & Maisonneuve 1972). Radon activity was determined by gamma-spectrometry at LPC using a germanium detector (Courtine et al. 2008).

For each spring, diatom sampling was adapted according to the sediments present at the different sites, and then vials were named and dated (Tab. 1): 1) in case of fine sediments, the substrate was recovered by scraping the first millimeters of mud directly with the vial, 2) in case of stones, travertine and metal pipe, the diatoms were sampled by brushing the substrates using a toothbrush that was then rinsed in the vials. One sample was

collected per spring.

Springs	Substrates	Bank
Tennis	stone landscaping	right
Ile	stone landscaping	right
Spring	fine sediments	right
Petit Jean	fine sediments	left
Tambour	stone landscaping	left
Petit Saladis	stone landscaping	left
Les Rocs bleus	fine sediments	left
Drilling	stone landscaping	right
Font de Bleix	stone landscaping	left
Seepage	travertine	left
Geyser	metal pipe	right
Basin of the geyser	fine sediments	right
Vallois	stones	right
Pond near the geyser	fine sediments	right
Henri	fine sediments	left
Nid de l'Epervier	fine sediments	left
Grand Saladis	travertine	left

Table 1 - Substrates collected for each spring and their location along the Allier River.

### Slide preparation and microscopy

For each spring, a small fraction of the sample (2 ml) was prepared for light microscopy (LM) observation following the method described in Prygiel & Coste (2000). Samples were cleaned using hydrogen peroxide ( $\text{H}_2\text{O}_2$ , 35%) and hydrochloric acid (HCl), and rinsed several times with distilled water. Cleaned material was diluted with distilled water to avoid excessive concentrations of diatom valves on the slides. Then, a drop of dried, clean material was mounted in Naphrax®. LM observations and morphometric measurements were done using a Leica® DM2700M microscope with a 100x oil immersion objective using a differential interference contrast. For each slide, 400 valves were counted. Once the counting was complete, the relative abundances of diatom species were calculated.

Diatom species were identified according to Krammer & Lange-Bertalot (1997a, 1997b, 2000a, 2000b, 2004), Krammer (2000, 2002, 2003), Lange-Bertalot (2001) and Werum & Lange-Bertalot (2004).

We also, analyzed the percentage of teratological individuals (i.e. identification of the deformations) to identify the impact of these extreme habitats. For this purpose, the following protocol was applied on each slide: 300 different individuals valves were observed and classified either as teratological or normal. Only individuals in valve view were considered in this protocol.

For the scanning electron microscopy (SEM), parts of the oxidized suspensions were filtered with additional deionized water through a 3  $\mu\text{m}$  Isopore polycarbonate membrane filter (Merck Millipore). Filters were mounted on aluminum stubs and coated with platinum using a Modular High Vacuum Coating



Figure 2 - Sampling process. a: sampling of the diatoms at Tambour spring. b: physical measures in situ at Petit Jean spring and c: biofilm observations at Les Rocs bleus spring.

System BAL-TEC MED 020 (BAL-TEC AG, Balzers, Liechtenstein). An ultrahigh-resolution analytical field emission (FE) scanning electron microscope, Hitachi SU-70 (Hitachi High-Technologies Corporation, Japan), was operated at 5 kV and 10 mm distance for image analysis. SEM images were taken using the lower (SE-L) and upper (SE-U) detector signal and sometimes tilted up to an angle of 28°.

### Data analysis

The environmental data structure and their relationships were explored by Principal Component Analysis (PCA, Goodall 1954) based on 14 physical and chemical variables.

The species response to the environmental gradients, regardless of the measured parameters, was tested using Detrended Correspondence Analysis (DCA, Hill & Gauch 1980). The length of the maximum gradient of the first two DCA axes was nearly 4 SD (4.063), which indicates that unimodal methods should be further applied for multivariate analysis of diatom assemblages. Then, a Correspondence Analysis (CA, Greenacre 1984) was performed to reveal changes in diatom species composition in all examined mineral springs, using taxa representing 1% or more of the total diatom population in at least one sample. At last, a Canonical Correspondence Analysis (CCA) was carried out to assess diatom species-environmental relationships (Borcard et al. 1992 ; Birks 2012). Densities were log-transformed, prior to analyses, to normalize and homogenize the variance. PC-Ord 6 statistical tools were used (McCune & Mefford 2006).

### Results

#### Physical and chemical characteristics of the mineral springs

In this area, the conductivity ranged from 1344  $\mu\text{S.cm}^{-1}$  at Font de Bleix spring to 8580  $\mu\text{S.cm}^{-1}$  at Vallois spring and pH from 6.42 at Font de Bleix to 7.48 pH units at the seepage while the water temperature ranged between 4.3 at Grand Saladis and 29.1°C at

the drilling. Considering the dissolved oxygen, it ranged between 0.71% at Tennis spring and 73.4% at the geyser basin.

Figure 3 displays the result of a Principal Component Analysis using the spring physical and chemical variables. PCA axes 1 and 2 explained a total of 68 and 12% respectively of the variance in the environmental data. No difference appears between the left and right bank. In the right part of the first factorial plan, a first group appeared with the springs highly mineralized (conductivity  $>7000 \mu\text{S.cm}^{-1}$ ) with low nitrate and phosphate concentrations. These springs are also carbonated ( $\text{HCO}_3^- > 2000 \text{mg.L}^{-1}$ ) and known to be salty with concentrations of the order of 1600  $\text{mg.L}^{-1}$  for sodium and 1700  $\text{mg.L}^{-1}$  for chloride. In this group, Grand Saladis spring and the seepage have higher pH ( $>7.40$ ) while it varies between 6.42 and 7.18 for the other springs.

On the left part of the first factorial plan, a second group gathers Henri, Nid de l'Epervier and Font de Bleix springs displaying lower conductivity ( $< 2000 \mu\text{S.cm}^{-1}$ ). Nid de l'Epervier and Font de Bleix share high nitrate concentration ( $>30 \text{mg.L}^{-1}$ ). At last, the geyser basin is characterized by a high conductivity ( $>8000 \mu\text{S.cm}^{-1}$ ) but 2  $\text{mg.L}^{-1}$  of nitrates. For this last sampling site, the other ionic concentrations were lower than the other springs of the first group.

Table 2 displays the radioactivity measurements done on the different springs together with the rate of diatom deformation. It is interesting to note that ambient equivalent doses can reach up to 850  $\text{nSv.h}^{-1}$ , significantly above the 150-200  $\text{nSv.h}^{-1}$  background in Auvergne. This is due to the presence of radioelements from  $^{238}\text{U}$  decay chain in spring sediments and travertines. Correlation between radon activity and diatom deformation has been recently observed in very radioactive springs (Millan et al. 2019). According to Table 2, the highest concentrations of radon

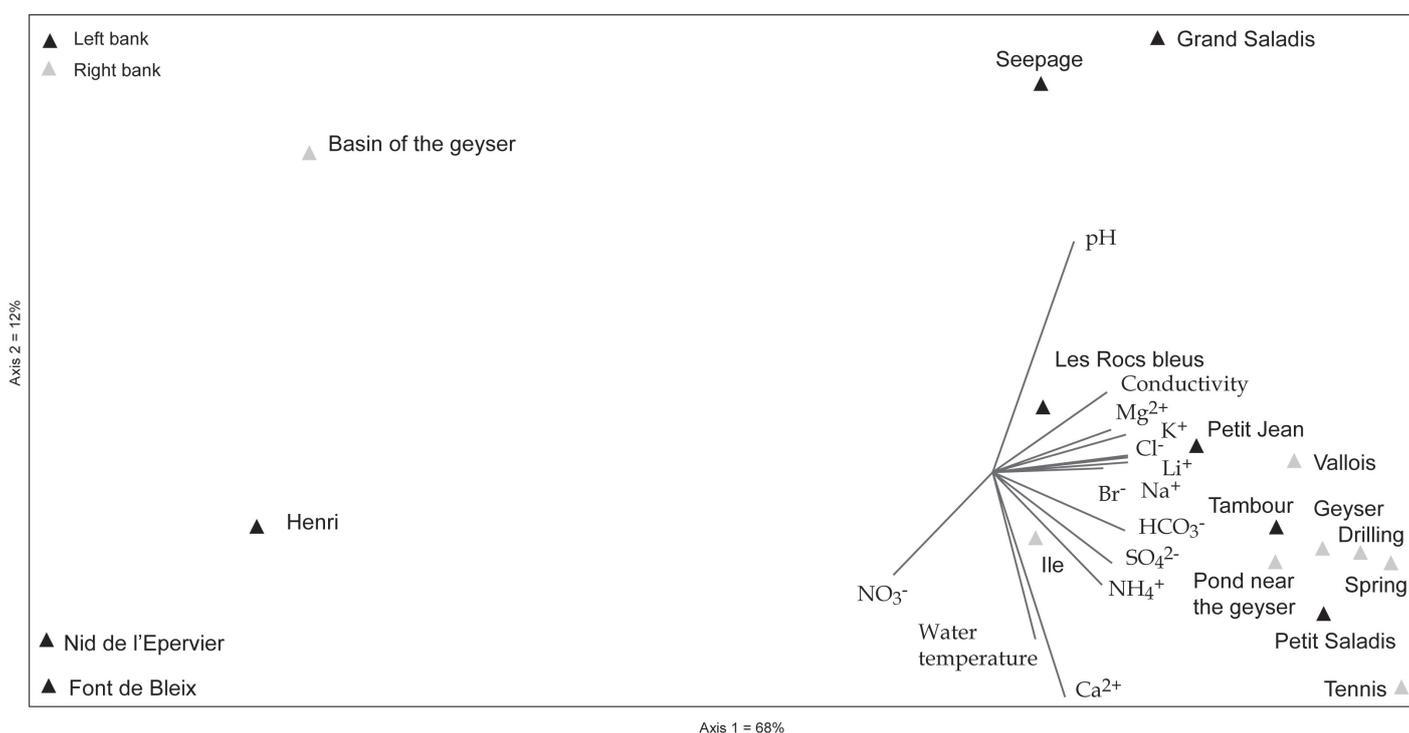


Figure 3 - Ordination plot (F1 X F2) of a Principal Correspondence Analysis of the samples based on the physical and chemical variables.

Table 2 - Measure of radioactivity and percentage of teratological forms: the second column correspond to the range of ambient equivalent doses measured at contact between the COLIBRI radiometer and the spring sediments, travertines or water. The third and fourth column provide the radon activity in spring water together with the rate of teratological shapes.

Springs	Gamma (nSv.h <sup>-1</sup> )	Radon (Bq.L <sup>-1</sup> )	Rate of teratological shape (%)
Tennis	390-840	10-177	1
Ile	/	/	2
Spring	/	/	2
Petit Jean	195-450		7
Tambour	250-370		3
Petit Saladis	/	/	0.5
Les Rocs bleus	150-210	11.2	3
Drilling	/	/	4
Font de Bleix	200	32.2	9
Seepage	/	/	4
Geyser	/	/	3
Basin of the geyser	/	/	4
Vallois	/	/	2
Pond near the geyser	/	/	0
Henri	/	/	5
Nid de l'Epervier	/	/	6
Grand Saladis	330-510	10.2	3

measured in the sampled springs are below 200 Bq.L<sup>-1</sup>, and no correlation is observed with the diatom deformation rate.

*smithii* Thwaites ex W.Smith, *Rhopalodia brebissonii* Krammer and different *Nitzschia* such as *N. supralitorea* Lange-Bertalot.

**Diatom assemblages**

A total of 58 species were identified in the 17 springs (Figs. 4-6). The highest richness was observed at Les Rocs bleus, Petit Jean and Font de Bleix (Fig. 4). Some species were uniquely observed at Les Rocs bleus: *Amphora copulata* (Kützing) Schoeman & R.E.M.Archibald, *Luticola mutica* (Kützing) D.G.Mann, *Mastogloia*

Only 16 diatom species reached the minimum relative abundance of 1% in at least one sample: *Crenotia thermalis* (Rabenhorst) Wojtal, *Fallacia pygmaea* (Kützing) Stickle & D.G.Mann, *Fragilaria famelica* (Kützing) Lange-Bertalot, *Gomphonema parvulum* Kützing, *Halamphora coffeaformis* (C.Agardh) Levkov, *Navicula sanctamargaritae*, *Navicula veneta* Kützing, *Nitzschia* sp.,

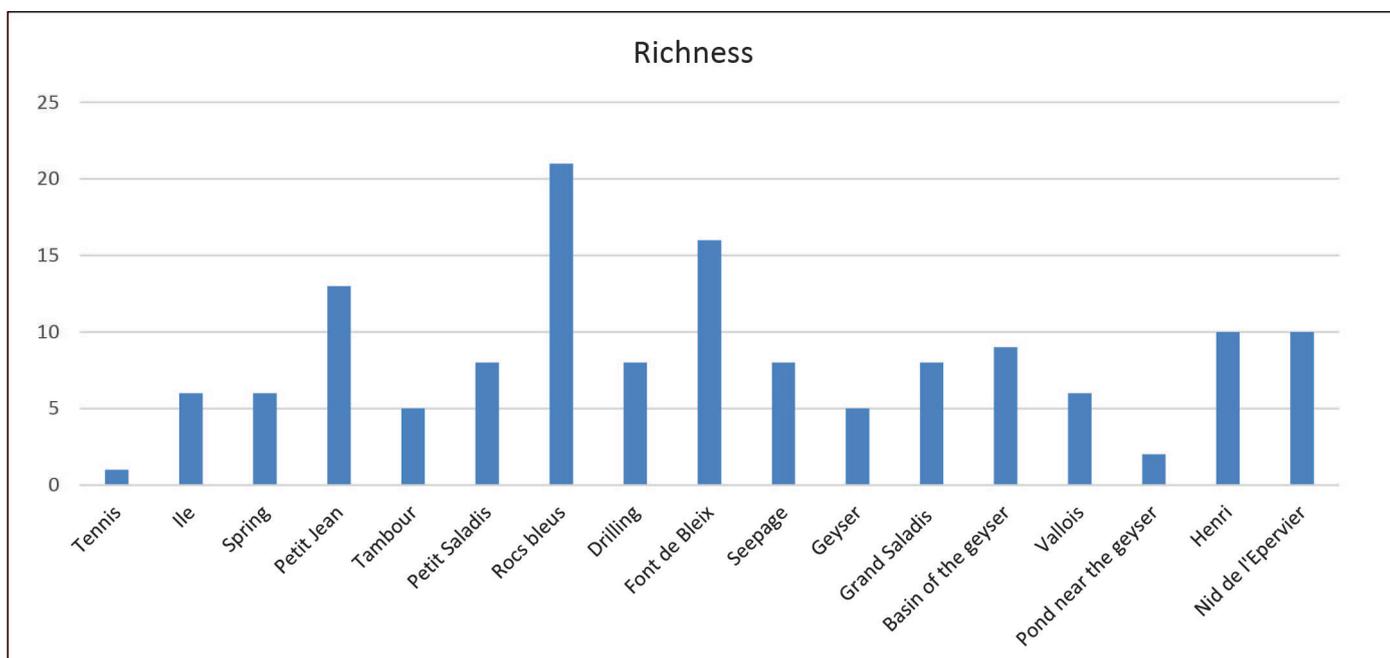


Figure 4 - Species richness observed per spring.

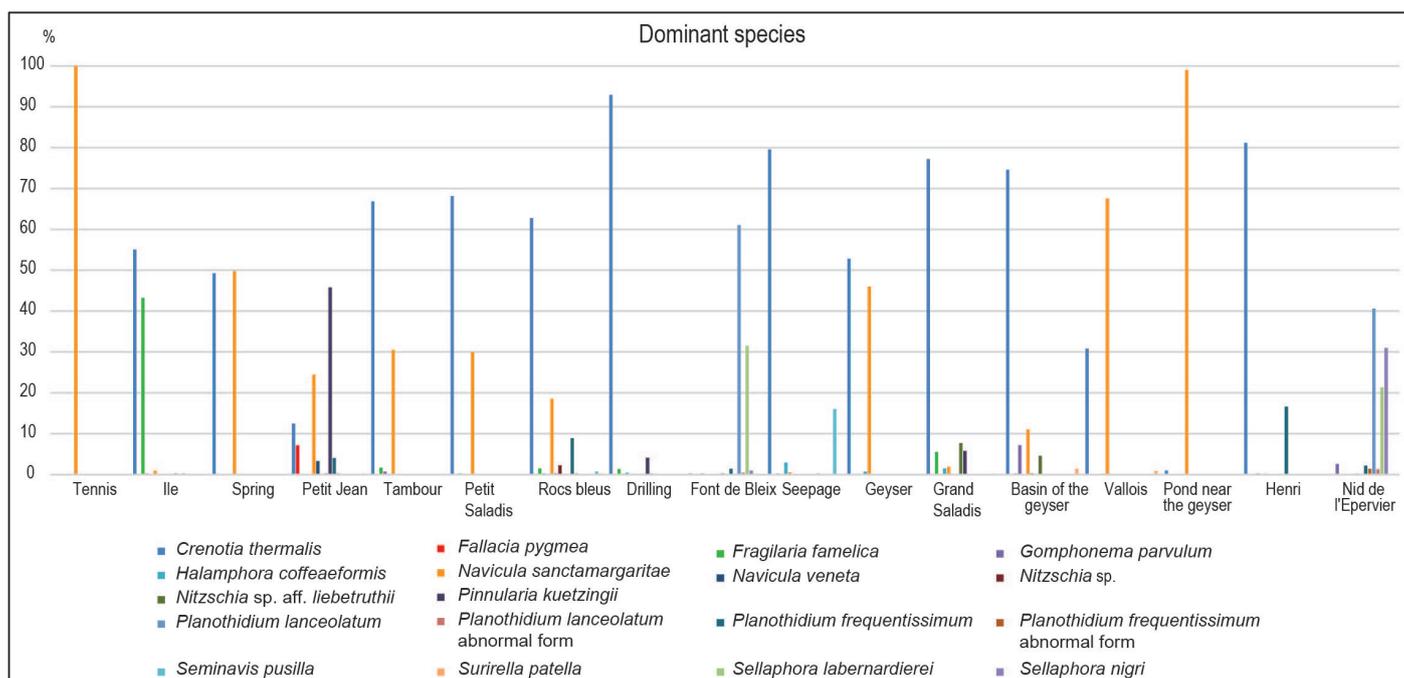


Figure 5 - Dominant species in the 17 springs. Only species with relative abundance > 1% are considered.

*Nitzschia sp. aff. liebethuthii*, *Pinnularia kuetzingii* Krammer, *Planothidium frequentissimum* (Lange-Bertalot) Lange-Bertalot normal and abnormal forms, *Planothidium lanceolatum* (Brébisson ex Kützing) Lange-Bertalot normal and abnormal form, *Sellaphora labernardierei*, *Sellaphora nigri* (De Notaris) C.E.Wetzel & Ector in Wetzel et al., *Seminavis pusilla* (Grunow) E.J.Cox & G.Reid, *Suriella patella* Kützing. Some of these species were characterized using SEM observations (Fig. 6). In general, *Crenotia thermalis* was the most abundant and the most frequently observed species in the springs (Fig. 5): its relative abundance averages at 47%. This species was present in all sites except in Nid de l'Epervier spring. In the drilling, it dominated the community with 92% of relative abundance, while at Tennis, it was almost absent with *Navicula sanctamargaritae* reaching up to 99% of the relative abundance (Supplementary Table).

Figure 7 displays the Principal Correspondence Analysis of the diatom species: CA axes 1 and 2 explained 36 and 15% of the variance, respectively. In Font de Bleix and Nid de l'Epervier springs, different species were present as *Planothidium lanceolatum* normal and abnormal forms, *S. labernardierei* and *S. nigri*. These two springs were on the right part of the first factorial plan. On the left part, the other springs were grouped with taxa such as *H. coffeaeformis* and *N. sanctamargaritae*.

At last, a CCA was performed and the first two axes explained a total of 48% of the variance with respectively 33% and 15% for axes 1 and 2 (Fig. 8). The eigenvalues of the first two CCA axes were 0.73 and 0.32 respectively. The species-environment correlation was 0.999 for axis 1 and 0.993 for axis 2 respectively ( $p=0.03$ ). The first axis represents the mineral-content gradient on its positive part, as it is strongly correlated to conductivity, lithium, sodium, chloride ( $r=0.872$ ,  $r=0.804$ ,  $r=0.801$ ,  $r=0.801$ ). On its negative part, it is related to the trophic gradient. Indeed, nitrates are also associated with the first axis ( $r=-0.962$ ). The second axis is only associated with calcium ( $r=0.394$ ).

Figure 8 shows the CCA biplot of environmental variables and diatom scores for the first two axes. No correlation is observed with the spring location either on the right or left bank. Most of the taxa are located on the right part of the CCA, i.e. they are related to intermediate to high levels of mineral content. The species associated with higher values of the mineral-content gradient (i.e. with a more extreme position in the right part of the first CCA axis) were *Fragilaria famelica*, *Halamphora coffeaeformis*, *Nitzschia sp.* and *Crenotia thermalis*. On the upper right quadrant, *Suriella patella*, *Navicula sanctamargaritae* and *Seminavis pusilla* were associated with high mineral content but also calcium-rich water. In the lower-right quadrant *Pinnularia kuetzingii*, *Navicula veneta* and *Fallacia pygmaea* were associated with Petit Jean spring, characterized with less calcium content.

Other species were associated with the left part of the CCA and they are related to high trophic status (high nitrate concentration) and less mineralized water. Indeed, Nid de l'Epervier and Font de Bleix were apart (as for the PCA) and associated with *Planothidium lanceolatum*, *Sellaphora nigri* and *S. labernardierei*.

*Planothidium frequentissimum* was near the center of the first factorial plan as this species was present in different springs (Ile, Petit Jean, Les Rocs bleus, Drilling, Font de Bleix, Henri and Nid de l'Epervier).

Considering the diatom deformations observed at the different springs, there were differences among the sites (Tab. 2). Indeed, the highest percentage of teratological individuals was observed at the Font de Bleix spring with 9%, at Petit Jean (7%) and Nid de l'Epervier (6%) springs. The abnormal forms observed had deformed valve outline (loss of symmetry relative to both axes; abnormal outline as bent) and changes in striation patterns (Falasco et al. 2009a, 2009b).

## Discussion

Although the Auvergne volcanoes have been extinct

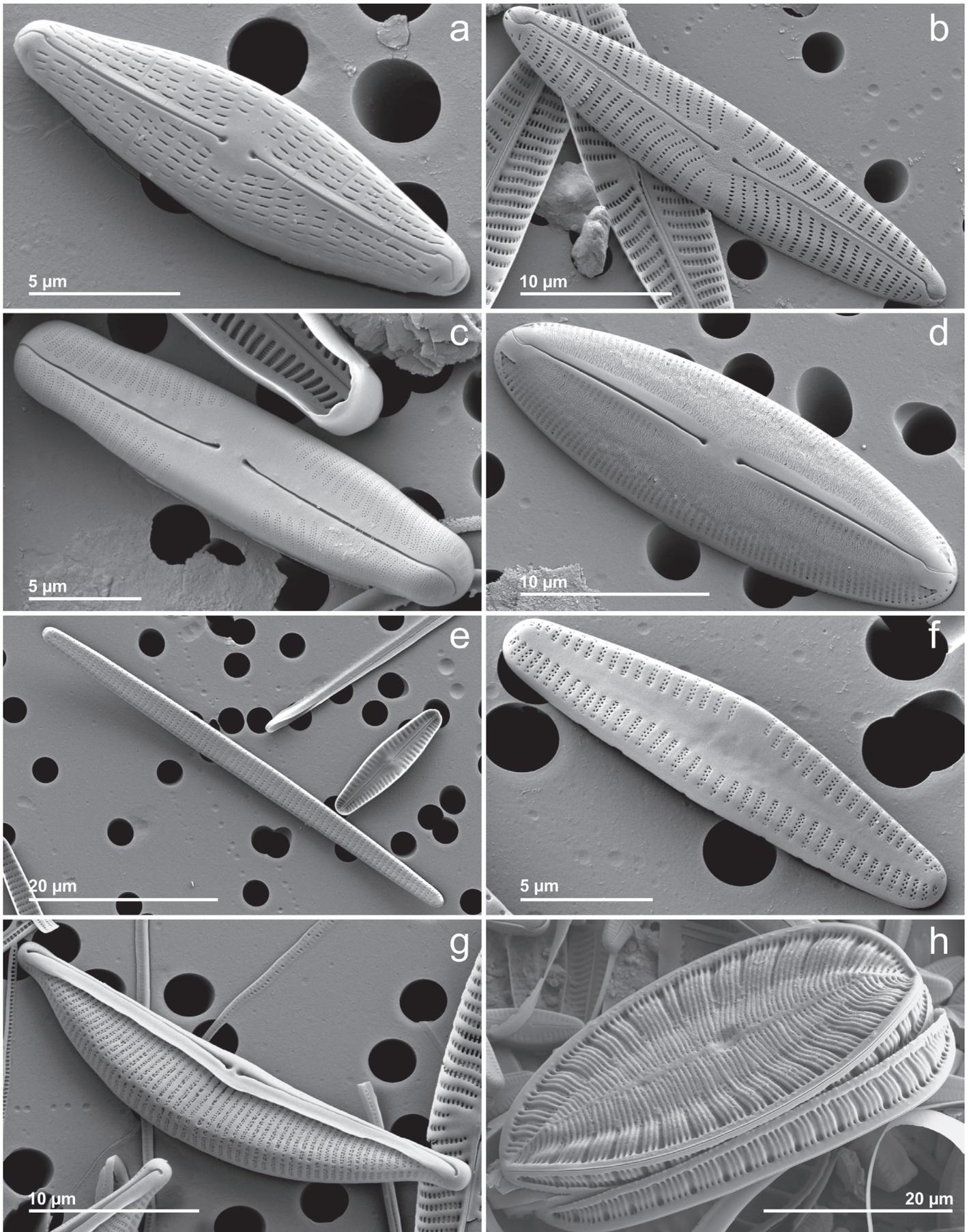


Figure 6 - SEM observations of (a) *Navicula veneta*; (b) *Navicula sanctamargaritae*; (c) *Pinnularia kuetzingii*; (d) *Fallacia pygmaea*; (e) *Fragilaria famelica*; (f) *Crenotia thermalis*; (g) *Halamphora coffeaeformis* and (h) *Surirella patella*.



Figure 7 - Ordination plot of the first factorial plane (F1 X F2) of a Correspondence Analysis based on the taxa. Only species with a relative abundance  $\geq 1\%$  in at least one sample are considered.

for thousands of years, geothermal activity stimulates the penetration of water in the rocks (Boineau & Maisonneuve 1972). These superficial infiltrations as well as the characteristic volcanic footprint is at the origin of a halophilic flora rarely encountered in continental environment. Thus, organisms associated with springs and communities are often unique, with very specific traits and distribution patterns (Beauger et al. 2015, 2016, 2017, 2019 ; Segadelli et al. 2015). Indeed, diatoms were observed in all studied springs, including those characterized by high water temperature and high mineralization, factors generally considered to limit diatom growth (e.g. Żelazna-Wieczorek et al. 2015). Moreover, due to the geology of the area, diatoms lived in acidophilous to slowly neutrophilous water (pH from 6.42 at Font de Bleix to 7.48 at the seepage). At the seepage, the pH increases when CO<sub>2</sub> is degassing as mineral water is running on the travertine present at this spring.

Springs are an interesting biotope given their location at the interface of groundwater and surface water. In the area of Sainte Marguerite, two groups of springs appeared: emergences with a low mineralization and those highly mineralized. In this last group, Petit Jean spring was apart.

Font de Bleix and Nid de l'Epervier springs both display low

conductivity ( $< 2000 \mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ ) and high diatom species richness. At Font de Bleix spring, superficial water inputs are confirmed by the low lithium (Michard 1990) and high nitrate concentration, also observed in Nid de l'Epervier spring. High nutrient contents are mainly related to agricultural activities in the catchment and could account for the deformations observed on diatoms (Falasco et al. 2009a). In these peculiar physical and chemical conditions, the main species are *Planothidium lanceolatum*, *Sellaphora nigri* and *S. labernardierei* recently described (Beauger et al. 2016). According to Wojtal (2013), *P. lanceolatum* was reported as a sensitive indicator of calcium ions and nutrient enrichment in springs studied in Poland. *Sellaphora nigri* is also a diatom species with a wide ecological range, but is generally more abundant in degraded habitats (Lange-Bertalot et al. 2017) reinforcing our observations as this species was found in the presence of a higher concentration of nitrates. *Planothidium frequentissimum* was found in these springs but also in five other springs (Ile, Petit Jean, Rocs bleus, seepage and Henri) presenting different physical and chemical characteristics (conductivity ranging between 1344 and 8340  $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ ) confirming that this species has a wide ecological range (Van Dam et al. 1994). In few mineral springs of Sardinia (Italy), displaying comparable physico-chemical conditions to Font de Bleix and Nid de l'Epervier springs, some common species were observed such as *Diploneis elliptica* (Kützing) Cleve

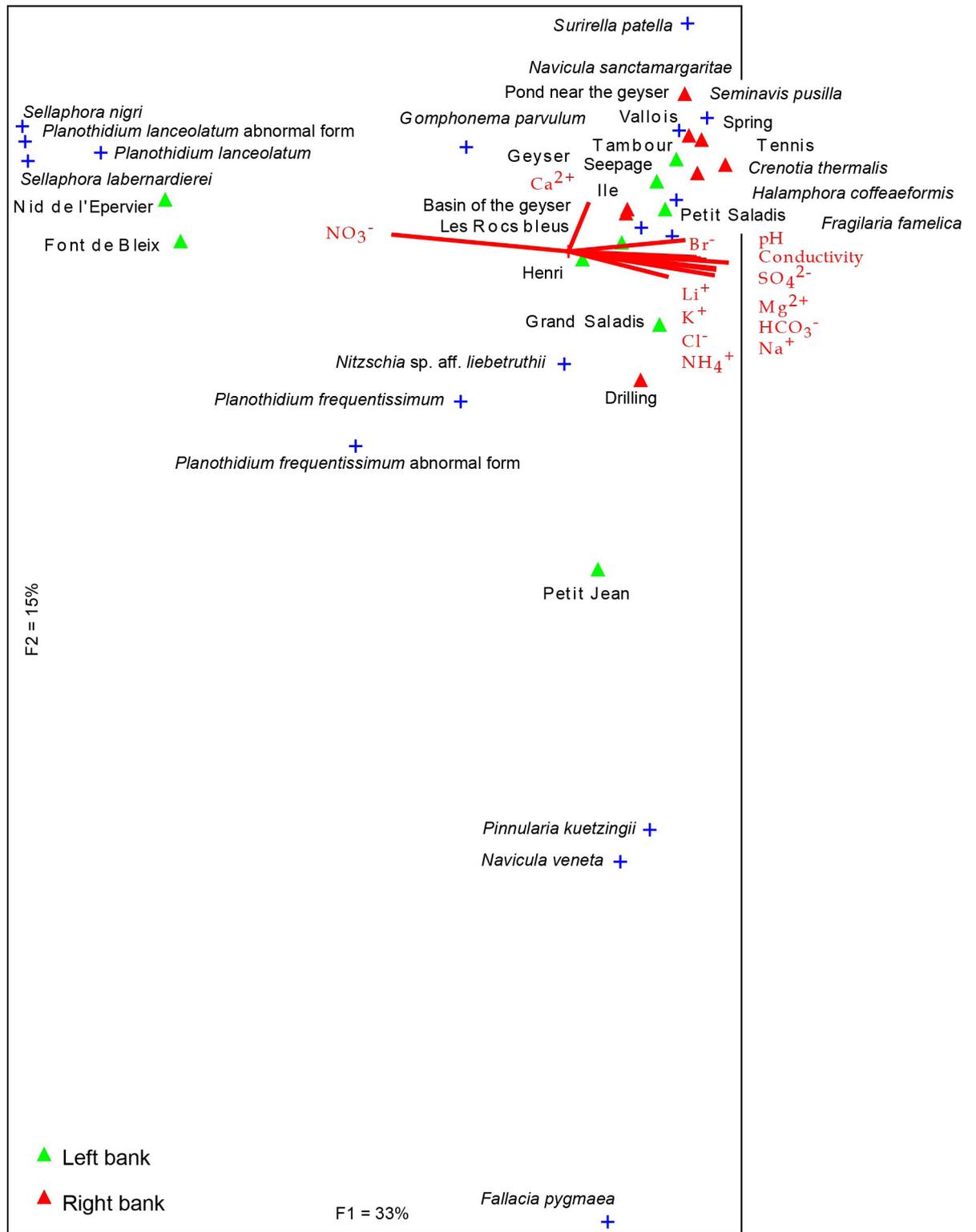


Figure 8 - Ordination plots of the first factorial plane (F1 X F2) of a Canonical Correspondence Analysis based on the physical and chemical data and the taxa with a relative abundance  $\geq 1\%$  in at least one sample.

and *Nitzschia linearis* (C.Agardh) W.Smith (Lai et al. 2019).

The other springs studied were highly mineralized with a conductivity ranging between  $5170 \mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$  at Ile spring and  $8580 \mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$  at Vallois spring while the water temperature varied between  $4.3^\circ\text{C}$  at Grand Saladis and  $29.1^\circ\text{C}$  at the drilling. In this group of springs, the richness varied between 2 at Tennis spring and 21 at Les Rocs bleus. At Les Rocs bleus, some species were specific to this spring: *Amphora copulata*, *Luticola mutica*, *Masto-*

*gloia smithii*, *Rhopalodia brebissonii* and different *Nitzschia* such as *N. supralitoreae*. *Luticola mutica*, occurred as epiphyte on macrophytes and is a brackish water species (Levkov et al. 2013) as *M. smithii* (Lange-Bertalot et al. 2017).

In all of these springs, *Crenotia thermalis* was observed. This species, occasionally encountered in running waters, is observed in electrolyte-rich inland habitats, particularly thermal and mineral springs such as in Poland, Germany and Italy (Wojtal 2013 ; Lange-

Bertalot et al. 2017 ; Lai et al. 2019). *Navicula sanctamargaritae*, described at Tennis spring (Beauger et al. 2015), was observed also in almost all sites of this group of springs (except the drilling), with high mineralization levels of water, mainly in association with *Crenotia thermalis*. *Fragilaria famelica*, present in different springs such as Tambour, Ile, drilling, is known to be typically brackish (Van Dam et al. 1994 ; Rakowska 1997). The observations in springs of Poland suggest that this species is present in water characterized by low dissolved oxygen and low nitrate content (Wojtal 2013) whereas it was observed in this study in more oxygenated water (between 0.71% and 65%) in relation to low nitrate concentration (<3 mg.L<sup>-1</sup>). *Halamphora coffeaeformis* was observed only in 5 springs (drilling, seepage, geyser, Vallois and Grand Saladis). Known to live in naturally salt-rich water with high electrolyte content (Lange-Bertalot et al. 2017), *H. coffeaeformis* is described for the first time in the La Montagne spring (Châteldon) and is therefore a typical species of mineral springs (Levkov 2009). As this species was not observed in all salt-rich springs, as Tennis for example, other chemical factors induced its presence or absence. The springs, where this species was present, were characterized by higher pH (7.09) than the other springs suggesting an alcaliphilous preference as suggested in Van Dam et al. (1994). *Surirella patella* was observed in sites located in the same area, namely the geyser basin, the Vallois spring and *Seminavis pusilla* in Les Rocs bleus, seepage and Grand Saladis springs (only one individual). *Surirella patella* is a mesohalobous species and therefore a brackish water species (Barinova et al. 2011) as *Seminavis pusilla* (Wojtal 2013). In springs of Poland, this last species is associated with calcium-rich waters (Wojtal 2013), as highlighted with the results of the CCA. *P. frequentissimum* was also observed in some of these springs. In the Azores Islands, this taxa is also observed in springs with water temperature above 25°C (Delgado et al. 2019) as in this area of the French Massif central such as in the drilling and Petit Jean springs.

Petit Jean spring was apart on the CA and CCA (with lower calcium concentration than the other springs) and was associated with *Pinnularia kuetzingii*, *Navicula veneta* and *Fallacia pygmaea*. This last species was only present in this spring and is known to occur in brackish water and in very-electrolyte rich water (Lange-Bertalot et al. 2017). *Pinnularia kuetzingii* is known to occur in waters with an average to higher electrolyte content particularly in thermal springs (Krammer 2000). This species was also present in drilling and Grand Saladis springs. At last, *Navicula veneta*, a species more cosmopolitan and common in electrolyte rich to brackish waters (Lange-Bertalot 2001) was well represented in this spring. As *N. veneta* was not observed in all sites, its ecology has to be refined. In Petit Jean spring, the percentage of deformations was high, however, the concentrations of nitrate was low (0.37 mg.L<sup>-1</sup>). The teratological forms should be due to other physical influence.

Compared to mineral springs of Sardinia, the highly mineralized springs of the area of Sainte Marguerite present different common species such as *Gomphonema parvulum*, *Navicula cincta* (Ehrenberg) Ralfs, *N. veneta*, *N. sanctamargaritae* and *Nitzschia* sp. cf. *liebetruthii* (Lai et al. 2019). In Pełczyńska salt spring (Poland), some different species were also common to this group of mineralized springs such as *Halamphora coffeaeformis*, *F. famelica*, *G. parvulum*, *N. cincta*, *N. veneta*, *Nitzschia inconspicua* Grunow, *Nitzschia vitrea*

Norman var. *vitrea*, *Surirella brebissonii* var. *kuetzingii* Krammer & Lange-Bertalot. At last, in Azores, even if Henri spring was not thermal, similar species were observed in thermo-mineral springs such as *Cyclotella* sp., *Diademsis biceps* Arnott and *P. frequentissimum* (Quintela et al. 2013). However, in this area of the world as in Galicia (Spain) and Pełczyńska spring (Poland), *C. thermalis* was curiously not present (Rakowska 1997 ; Quintela et al. 2013 ; Leira et al. 2017). It will be interesting to associate all data sets in order to specify the ecology of this species.

## Conclusion

The studied springs showed high species richness with 58 taxa, even though winter is not the most favourable season for growth and diversity of diatom flora. Among the different taxa, two recently described, *Navicula sanctamargaritae* and *Sellaphora labernardierei*, were present in some of the sites. *Crenotia thermalis* was present in all sites except Nid de l'Épervier spring. Multivariate analyses revealed differences in species composition among the different springs due to the physical and chemical characteristics, especially to the presence or absence of nitrate. Petit Jean spring was separate and characterized by lower calcium concentration than the other springs. In this site, *Pinnularia kuetzingii*, *Navicula veneta* and *Fallacia pygmaea* were the dominant species. Overall, this study allowed to have a better knowledge of the algal biodiversity of mineral springs and of the ecology of each species present.

## Acknowledgements

Funding for this research was partly provided by the framework of the project DIATOMS (LIST - Luxembourg Institute of Science and Technology) and by the project OBLA (Réseau d'Observation de la Biodiversité de la Loire et de ses Affluents) of the ZAL (Zone Atelier Loire).

## References

- Angeli N., Cantonati M., Spitale D. & Lange-Bertalot H., 2010. A comparison between diatom assemblages in two groups of carbonate, low-altitude springs with different levels of anthropogenic disturbances. *Fottea* **10**(1) : 115-128. <https://doi.org/10.5507/fot.2010.006>
- Barinova S., Kukhaleishvili L., Nevo E. & Janelidze Z., 2011. Diversity and ecology of algae in the Algeti National Park as a part of the Georgian system of protected areas. *Turkish Journal of Botany* **35** : 729-774. <https://doi.org/10.3906/bot-1009-83>
- Beauger A., Voltaire O., Mertens A., Le Cohu R. & Van de Vijver B., 2015. Two new *Navicula* species (Bacillariophyceae) from Western Europe. *Phytotaxa* **230**(2) : 172-182. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.230.2.4>
- Beauger A., Wetzel C.E., Voltaire O., Garreau A. & Ector L., 2016. *Sellaphora labernardierei* (Sellaphoraceae, Bacillariophyta), a new epilithic species from French spring and four new combinations within the genus *Sellaphora*. *Phytotaxa* **260**(3) : 235-246. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.260.3.3>
- Beauger A., Wetzel C.E., Voltaire O., Garreau A. & Ector L., 2017. Morphology and ecology of *Craticula lecohui* sp. nov. (Bacillariophyceae) from hydrothermal springs (Puy-de-Dôme, Massif central, France) and comparison with similar *Craticula* species. *Nova Hedwigia*, **146** : 7-22. <https://doi.org/10.1127/1438-9134/2017/007>

- Beauger A., Wetzel C.E., Voldoire O. & Ector L., 2019. *Pseudostaurisira bardii* (Fragilariaceae, Bacillariophyta), a new species from a saline hydrothermal spring of the Massif central (France). *Botany Letters* **166**(1) : 3-13. <https://doi.org/10.1080/23818107.2018.1460278>
- Birks H.J.B., 2012. Chapter 4: Introduction and overview to part II. In: Birks H.J.B., Lotter A.F., Juggins S. & Smol J.P. (eds.) *Tracking Environmental Change Using Lake Sediments*. Series: Data Handling and Numerical Techniques, 5, Springer, Dordrecht, 101-121.
- Boineau R. & Maisonneuve J. 1972. *Les sources minérales du Massif central français et leur cadre géologique*. Rapport BRGM 72-SGN-151-MCE, 32 p.
- Borcard D., Legendre P. & Drapeau P., 1992. Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology* **73**(3) : 1045-1055. <https://doi.org/10.2307/1940179>
- Botosaneanu L., 1995. Springs as refugia for geographic relicts. *Crunoecia* **4** : 5-9.
- Cantonati M. & Lange-Bertalot H., 2006. *Achnantheidium dolomiticum* sp. nov. (Bacillariophyta) from oligotrophic mountain springs and lakes fed by dolomite aquifers. *Journal of Phycology* **42** : 1184-1188. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2006.00281.x>
- Cantonati M. & Lange-Bertalot H., 2011. Diatom monitors of close-to-pristine, very-low alkalinity habitats: three new *Eunotia* species from springs in Nature Parks of the south-eastern Alps. *Journal of Limnology* **70**(2) : 209-221. <https://doi.org/10.4081/jlimnol.2011.209>
- Cantonati M., Gerecke R. & Bertuzzi E., 2006. Springs of the Alps – sensitive ecosystems to environmental change: from biodiversity assessments to long-term studies. *Hydrobiologia* **562** : 59-96.
- Cantonati M., Füreder L., Gerecke R., Jüttner I. & Cox E.J., 2012. Crenic habitats, hotspots for freshwater biodiversity conservation: toward an understanding of their ecology. *Freshwater Science* **31**(2) : 463-480. <https://doi.org/10.1899/11-111.1>
- Casanova J., Bodéan F., Négrel P. & Azaroual M., 1999. Microbial control on the precipitation of modern ferrihydrite and carbonate deposits from the Cézallier hydrothermal springs (Massif central, France). *Sedimentary Geology* **126**(1-4) : 125-145. [https://doi.org/10.1016/S0037-0738\(99\)00036-6](https://doi.org/10.1016/S0037-0738(99)00036-6)
- Chaouite J., 1987. *Contribution à l'étude des protistes des eaux minérales et thermo-minérales en Auvergne*. Thèse troisième cycle (Protistologie), Université Blaise Pascal, Clermont-Ferrand, 230 p., 35 pls.
- Chaouite J. & Romagoux J.-C., 1989. La flore diatomique des eaux minérales de Vichy (Allier) et de Chaudes-Aigues (Cantal). *Revue des Sciences Naturelles d'Auvergne* **55** : 7-23.
- Courtine F., Pilleyre T., Sanzelle S. & Miallier D., 2008. Ge well detector calibration by means of a trial and error procedure using the dead layers as a unique parameter in a Monte Carlo simulation. *Nuclear Instruments and Methods in Physics Research Section A: Accelerators, Spectrometers, Detectors and Associated Equipment* **596**(2) : 229-234. <https://doi.org/10.1016/j.nima.2008.07.155>
- Delgado C., Feio M.J., Gonçalves V., Raposeiro P. & Almeida S.F.P., 2019. Capítulo 17. Fontes termo-minerais em Portugal continental e ilhas dos Açores. In *Rios de Portugal: comunidades, processos e alterações*, edited by Feio M.J. & Ferreira V., 423-441. Imprensa da University of Coimbra – Coimbra University Press. [https://doi.org/10.14195/978-989-26-1624-7\\_17](https://doi.org/10.14195/978-989-26-1624-7_17)
- Ector L. & Iserentant R., 1988. Les diatomées des groupements fontinaux du Val de Bagnes (Valais, Suisse). *Mémoire de la Société Royale de Botanique de Belgique* **10** : 12-16.
- EU WFD (European Union Water Framework Directive), 2000. Directive 2000/60/EC of the European Parliament and of the Council of 23, October 2000 establishing a framework for community action in the field of water policy. *Official Journal of the European Communities* L 327 : 1-72.
- Falasco E., Bona F., Badino G., Hoffmann L. & Ector L., 2009a. Diatom teratological forms and environmental alterations: a review. *Hydrobiologia* **623**(1) : 1-35. <https://doi.org/10.1007/s10750-008-9687-3>
- Falasco E., Bona F., Ginepro M., Hlúbíková D., Hoffmann L. & Ector L., 2009b. Morphological abnormalities of diatom silica walls in relation to heavy metal contamination and artificial growth conditions. *Water SA* **35**(5) : 595-606. <https://doi.org/10.4314/wsa.v35i5.49185>
- Fouillac C., 1983. Chemical geothermometry in CO<sub>2</sub>-rich thermal waters. Example of the French Massif central. *Geothermics* **12**(2-3) : 149-160. [https://doi.org/10.1016/0375-6505\(83\)90025-1](https://doi.org/10.1016/0375-6505(83)90025-1)
- Gal F., Brach M., Braibant G., Bény C. & Michel K., 2012. What can be learned from natural analogue studies in view of CO<sub>2</sub> leakage issues in Carbon Capture and Storage applications? Geochemical case study of Sainte-Marguerite area (French Massif central). *International Journal of Greenhouse Gas Control* **10** : 470-485. <https://doi.org/10.1016/j.ijggc.2012.07.015>
- Goodall D.W., 1954. Objective methods for the classification of vegetation. III. An essay in the use of factor analysis. *Australian Journal of Botany* **2**(3) : 304-324. <https://doi.org/10.1071/BT9540304>
- Greenacre M.J., 1984. *Theory and application of correspondence analysis*. Academic press, London, 364 p.
- Héribaud J., 1893. *Les Diatomées d'Auvergne*. Librairie des Sciences Naturelles, Paris, 255 p.
- Héribaud J., 1920. *Les Diatomées des travertins d'Auvergne*. Imprimerie Médicale et Scientifique, Bruxelles, 206 p.
- Hill M.O. & Gauch H.G., 1980. Detrended correspondence analysis: An improved ordination technique. *Vegetatio* **42** : 47-58. <https://doi.org/10.1007/BF00048870>
- Kløve B., Ala-aho P., Bertrand G., Boukalova Z., Ertürk A., Goldscheider N., Ilmonen J., Karakaya N., Kupfersberger H., Kvoerner J., Lundberg A., Mileusnić M., Moszczyńska A., Muotka T., Preda E., Rossi P., Siergieiev D., Šimek J., Wachniew P., Angheluta V. & Widerlund A., 2011. Groundwater dependent ecosystems. Part I: Hydroecological status and trends. *Environmental Science & Policy* **14**(7) : 770-781. <https://doi.org/10.1016/j.envsci.2011.04.002>
- Krammer K., 2000. *The genus Pinnularia*. *Diatoms of Europe* **1** : 1-703.
- Krammer K., 2002. *Cymbella*. *Diatoms of Europe* **3** : 1-584.
- Krammer K., 2003. *Cymboplectra, Delicata, Navicymbula, Gomphocymbellopsis, Afrocybella*. *Diatoms of Europe* **4** : 1-530.
- Krammer K. & Lange-Bertalot H., 1997a. Bacillariophyceae. 1. Teil: Naviculaceae. In: Ettl H., Gerloff J., Heynig H. & Mollenhauer D. (eds.), *Süßwasserflora von Mitteleuropa*, **2**(1), Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 2th ed., 876 p.
- Krammer K. & Lange-Bertalot H., 1997b. Bacillariophyceae. 2. Teil: Bacillariaceae, Epithemiaceae, Surirellaceae. In: Ettl H., Gerloff J., Heynig H. & Mollenhauer D. (eds.), *Süßwasserflora*

- von Mitteleuropa, 2(2), Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 2th ed., 611 p.
- Krammer K. & Lange-Bertalot H., 2000a. Bacillariophyceae. 3. Teil: Centrales, Fragilariaceae, Eunotiae. In: Ettl H., Gerloff J., Heynig H. & Mollenhauer D. (eds.), *Süßwasserflora von Mitteleuropa*, 2 (3), Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 2th ed., 576 p.
- Krammer K. & Lange-Bertalot H., 2000b. Bacillariophyceae. 5. Teil: English and French translation of the keys. In: Büdel B., Gärtner G., Krienitz L. & Lokhorst G.M. (eds.), *Süßwasserflora von Mitteleuropa*, 2(5), Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, 599 p.
- Krammer K. & Lange-Bertalot H., 2004. Bacillariophyceae. 4. Teil: Achnantheaceae, kritische Ergänzungen zu *Navicula* (Lineolatae) und *Gomphonema*. In: Ettl H., Gärtner G., Heynig H. & Mollenhauer D. (eds.), *Süßwasserflora von Mitteleuropa*, 2(4), Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, 2th ed., 468 p.
- Lai G.G., Beauger A., Wetzel C.E., Padedda B.M., Voldoire O., Lugliè A., Allain E. & Ector L., 2019. Diversity, ecology and distribution of benthic diatoms in thermo-mineral springs in Auvergne (France) and Sardinia (Italy). *PeerJ* 7 : e7238. <https://doi.org/10.7717/peerj.7238>
- Lange-Bertalot, H. 2001. *Navicula sensu stricto*, 10 Genera separated from *Navicula sensu lato* *Frustulia*. *Diatoms of Europe* 2 : 1-526.
- Lange-Bertalot H., Hofmann G., Werum M. & Cantonati M., 2017. *Freshwater benthic diatoms of Central Europe: over 800 common species used in ecological assessments. English edition with updated taxonomy and added species*. Koeltz Botanical Books, Schmitzen-Oberreifenberg, 942 p.
- Leira M., Meijide-Failde R. & Torres E., 2017. Diatom communities in thermo-mineral springs of Galicia (NW Spain). *Diatom Research* 32(1): 29-42. <http://dx.doi.org/10.1080/0269249X.2017.1286266>
- Levkov Z., 2009. *Amphora sensu lato*. *Diatoms of Europe* 5 : 1-916.
- Levkov Z., Metzeltin D. & Pavlov A., 2013. *Luticola* and *Luticolopsis*. *Diatoms of Europe* 7 : 1-698.
- McCune B. & Mefford M.J., 2006. PC-Ord. Multivariate analysis of ecological data. Version 5. *MjM Software*.
- Michard G., 1990. Behaviour of major elements and some trace elements (Li, Rb, Cs, Sr, Fe, Mn, W, F) in deep hot waters from granitic areas. *Chemical Geology* 89(1-2) : 117-134. [https://doi.org/10.1016/0009-2541\(90\)90062-C](https://doi.org/10.1016/0009-2541(90)90062-C)
- Millan F., Izere C., Breton V., Voldoire O., Biron D.G., Wetzel C.E., Miallier D., Allain E., Ector L. & Beauger A., 2019. The effect of natural radioactivity on diatom communities in mineral springs. *Botany Letters* 167(1) : 95-113. <https://doi.org/10.1080/23818107.2019.1691051>
- Potapova M.G. & Ponader K.C., 2008. New species and combinations in the diatom genus *Sellaphora* (Sellaphoraceae) from southeastern United States. *Harvard Papers in Botany* 13(1) : 171-181. [https://doi.org/10.3100/1043-4534\(2008\)13\[171:N SACIT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.3100/1043-4534(2008)13[171:N SACIT]2.0.CO;2)
- Prygiel J. & Coste M., 2000. *Guide méthodologique pour la mise en oeuvre de l'indice Biologique Diatomées NF T 90-354*. Etude Agences de l'Eau-Cemagref Bordeaux, mars 2000. Douai: Agences de l'Eau; 134 p. + clés de détermination (90 planches couleurs) + cdrom bilingue français-anglais (Tax'IBD).
- Quintela A., Almeida S.F.P., Terroso D., Ferreira Da Silva E., Forjaz V. & Rocha F., 2013. Diatom assemblages of thermal and mineral waters from volcanic environments in São Miguel Island, Azores. *Diatom Research* 28(4) : 407-417. <https://doi.org/10.1080/0269249X.2013.822833>
- Rakowska B., 1997. Diatom communities in a salt spring at Pełczyska (Central Poland). *Biologia* 52(4) : 489-493.
- Reichardt E., 2006. Bemerkenswerte Diatomeenfunde aus Bayern V1 – Neue und seltene Arten aus der Schwarzachklamm. *Berichte der Bayerischen Botanischen Gesellschaft* 76 : 41-51.
- Rihs S., Condomines M. & Sigmarsson O., 2000. U, Ra and Ba incorporation during precipitation of hydrothermal carbonates: Implications for <sup>226</sup>Ra-Ba dating of impure travertines. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 64(4) : 661-671. [https://doi.org/10.1016/S0016-7037\(99\)00344-0](https://doi.org/10.1016/S0016-7037(99)00344-0)
- Sabater S. & Roca J.R., 1992. Ecological and biogeographical aspects of diatom distribution in Pyrenean springs. *British Phycological Journal* 27(2) : 203-213. <https://doi.org/10.1080/00071619200650201>
- Segadelli S., Cantonati M., Bertoni E., Spitale D., Angeli N. & Borsato A., 2015. Can reference spring diatom communities be predicted from simple aquifer and emergence-site characteristics? In: Cantonati M., Kelly M.G., Rott E., Sabater S., Stevenson R.J., Whitton B.A., Schneider S., Shubert E.L., Van de Vijver B., Vis M.L. & Angeli N. (eds.) *9th Use of Algae for Monitoring Rivers and comparable habitats (UAMRICH) and International Workshop on Benthic Algae Taxonomy (InBAT)*. June 15.-19. 2015. Abstract Book. Museo delle Scienze - MUSE, Trento, Italy, p. 37.
- Siemińska J., Bąk M., Dziedzic J., Gąbka M., Gregorowicz P., Mrozińska T., Pełechaty M., Owsiany P.M., Pliński M. & Witkowska A., 2006. Red list of algae in Poland. Czerwona lista glonów w Polsce. In: Mirek Z., Zarzycki K., Wojewoda W. & Szeląg Z. (eds.) *Red list of plants and fungi in Poland. Czerwona lista roślin i grzybów Polski*. W. Szafer Institute of Botany, Polish Academy of Sciences, Kraków, 35-52.
- Solak C.N. & Wojtal A.Z., 2012. Diatoms in springs and streams of Türkmen Mt. (Sakarya river basin) common in Turkish inland waters. *Polish Botanical Journal* 57(2) : 375-425.
- Strayer D.L. & Dudgeon D., 2010. Freshwater biodiversity conservation: recent progress and future challenges. *Journal of the North American Benthological Society* 29(1) : 344-358. <https://doi.org/10.1899/08-171.1>
- Tudesque L., 1996. *Étude hydrobiologique de trois sites halophiles: Bard, Saint Nectaire, Les Saladis*. Mémoire de Diplôme Universitaire Supérieur (mention Hydrobiologie), Université Blaise Pascal, Clermont-Ferrand et Centre National de la Recherche Scientifique, Conservatoire des Espaces et Paysages d'Auvergne, 153 p.
- Van Dam H., Mertens A. & Sinkeldam J., 1994. A coded checklist and ecological indicator values of freshwater diatoms from The Netherlands. *Netherlands Journal of Aquatic Ecology* 28(1) : 117-133. <https://doi.org/10.1007/BF02334251>
- Van der Kamp G., 1995. The hydrogeology of springs in relation to the biodiversity of spring fauna: A review. *Journal of the Kansas Entomological Society* 68(2) suppl. : 4-17.
- Werum M., 2001. *Die Kiesalalgengesellschaften in Quellen: Abhängigkeit von Geologie und anthropogener Beeinflussung in Hessen (Bundesrepublik Deutschland)*. Umwelt und Geologie. Hessische Landesamt für Umwelt und Geologie, Wiesbaden, 273 p.
- Werum M. & Lange-Bertalot H., 2004. Diatomeen in Quellen unter hydrogeologischen und anthropogenen Einflüssen in Mitteleuropa und anderen Regionen (Diatoms in springs from Central Europe and elsewhere under the influence of hydrogeology and

- anthropogenic impacts). *Iconographia Diatomologica* **13** : 1-417.
- Wojtal A.Z., 2009. *Nupela marvanii* sp. nov. and *N. lapidosa* (Krasske) Lange-Bertalot in Poland with notes on the distribution and ecology of the genus *Nupela* (Bacillariophyta). *Fottea* **9**(2) : 233-242. <https://doi.org/10.5507/fot.2009.024>
- Wojtal A.Z., 2013. Species composition and distribution of diatom assemblages in spring waters from various geological formations in southern Poland. *Bibliotheca Diatomologica* **59** : 1-436.
- Żelazna-Wieczorek J., 2011. Diatom flora in springs of Łódź Hills (Central Poland). Biodiversity, taxonomy, and temporal changes of epipsammic diatom assemblages in springs affected by human impact. *Diatom Monographs* **13** : 1-419.
- Żelazna-Wieczorek J., Olszyński R.M. & Nowicka-Krawczyk P., 2015. Half a century of research on diatoms in athalassic habitats in central Poland. *Oceanological and Hydrobiological Studies* **44**(1) : 51-67. <https://doi.org/10.1515/ohs-2015-0006>

## Densité de nids de *Myrmica* en tourbière : exemple de la tourbière de Jouvion (Puy-de-Dôme)

Luc Belenguier<sup>1</sup>, Marine Kreder<sup>2</sup>, Vincent Lombard<sup>3</sup>, Mathilde Poussin<sup>4</sup> & Christophe Galkovsky<sup>5</sup>

<sup>1</sup> 123 avenue Joseph Claussat, F- 63400 Chamalières - [l.belenguier@gmail.com](mailto:l.belenguier@gmail.com)

<sup>2</sup> Florat-Haut, F- 63420 Apchat - [marine.kreder@gmail.com](mailto:marine.kreder@gmail.com)

<sup>3</sup> 58 rue Ligérienne (La Daguenière), F - 49800 Loire-Authion - [lombard.vincent14@gmail.com](mailto:lombard.vincent14@gmail.com)

<sup>4</sup> 6 rue Raymond Planté, F - 64000 Pau - [mathilde.poussin1993@gmail.com](mailto:mathilde.poussin1993@gmail.com)

<sup>5</sup> Association Antarea, 104 route de Mounic, F - 33160 Saint-Aubin-de-Médoc - [chris.gal@wanadoo.fr](mailto:chris.gal@wanadoo.fr)

Soumis le 24 février 2020

Accepté le 11 mars 2020

Publié le 17 juin 2020

### Mots-clés

Auvergne  
Densité  
Fourmis  
Myrmica  
Nids  
Tourbières

### Résumé

Dans le cadre d'un travail visant à évaluer l'état de conservation des stations de *Maculinea alcon alcon* dans le Parc naturel régional des Volcans d'Auvergne, une étude a été menée en juillet 2015 pour évaluer la densité de nids de fourmis hôtes (*Myrmica sp.*) sur la tourbière de Jouvion. La méthode d'étude retenue comportait deux phases : un piégeage à l'aide de 249 appâts distribués au sein de grilles possédant des mailles de 16m<sup>2</sup> puis une recherche des fourmilières au sein des mailles où des *Myrmica sp.* avaient été trouvées lors de la phase précédente. Un total de 194 nids de *Myrmica* a été détecté. Les résultats obtenus apportent des éléments en termes de densité de nids pour trois espèces : *Myrmica rubra*, *Myrmica ruginodis* et *Myrmica scabrinodis*, avec respectivement une moyenne de 2,13, 0,65 et 2,08 nids par 100 m<sup>2</sup>. Ces densités semblent faibles en comparaison des données bibliographiques existantes. L'hétérogénéité des méthodes d'inventaires et d'estimation des densités complique toutefois la comparaison entre études. Nos résultats indiquent qu'à Jouvion, le chevauchement entre les plantes hôtes et les fourmilières hôtes de *Maculinea alcon alcon* est faible, ce qui pourrait expliquer au moins en partie le déclin de l'espèce observé sur ce site depuis 2011.

### Abstract

As part of a study to evaluate the conservation status of *Maculinea alcon alcon* stations in the Regional natural Park of the Volcanoes of Auvergne, a study was conducted in July 2015 to evaluate the density of host ant nests (*Myrmica sp.*) on the Jouvion peat bog. The study method consisted of two phases: trapping using 249 baits distributed within grids having 16m<sup>2</sup> meshes and then a search for anthills within grids where *Myrmica sp.* had been found in the previous phase. A total of 194 *Myrmica* nests were detected. The results provide data in terms of nest density for three species: *Myrmica rubra*, *Myrmica ruginodis* and *Myrmica scabrinodis*, with an average of 2.13, 0.65 and 2.08 nests per 100 m<sup>2</sup> respectively. These densities seem low in comparison with existing bibliographic data. However, the heterogeneity of inventory and density estimation methods complicates the comparison between studies. Our results indicate that in Jouvion, the overlap between the host plants and the host anthills of *Maculinea alcon alcon* is low, which could at least partly explain the decline of the species observed on this site since 2011.

### Keywords

The Auvergne region  
Density  
Ants  
Myrmica  
Nests  
Bogs

## Introduction

*Maculinea alcon alcon* (Denis & Schiffermüller, 1775), comme les autres espèces du genre *Maculinea* Van Eecke, 1915, est une espèce myrmécophile stricte, puisque son dernier stade larvaire et sa métamorphose s'effectuent nécessairement au sein d'une fourmilière du genre *Myrmica* Latreille, 1804. Dans le cadre de la déclinaison Auvergnate du Plan national d'actions en faveur des papillons du genre *Maculinea* (Soissons & Bachelard 2013), un inventaire des fourmis a été lancé sur plusieurs tourbières d'Auvergne et a permis d'apporter des données sur leurs répartitions (Belenguier et al. 2018).

L'état de la communauté locale de fourmis *Myrmica* est le facteur clé pour déterminer la taille, la stabilité et la persistance des populations de *Maculinea* (Elmes et al. 1998). Pour *M. alcon alcon*, la densité de nids de *Myrmica* est primordiale puisque du nombre de fourmilières-hôtes dépend la capacité d'accueil en chenilles du papillon. Environ 85 % de la vie du papillon se déroule au sein d'une fourmilière et plus de 98 % de la biomasse qu'il acquiert l'est en tant que parasite social de *Myrmica* (Elmes et al. 1998). Pour Rozier (1999), la densité et la qualité des fourmilières-hôtes sont sans doute les facteurs les plus déterminants et sur la plupart des sites, le nombre et la densité des plantes-hôtes ne limitent pas la population des papillons.

Pour apporter des éléments de quantification de la densité de

nids de *Myrmica*, une étude a été menée sur une tourbière du Puy-de-Dôme.

Le présent article présente la méthode appliquée pour évaluer la densité de nids de fourmis sur le site d'étude. Les résultats sont analysés et mis en perspective avec les données bibliographiques.

## Matériel et méthodes

La tourbière de Jouvion se situe dans le Puy-de-Dôme, à 1020 mètres d'altitude, sur la commune de Saint-Donat. La tourbière est classée en Espace Naturel Sensible du Puy-de-Dôme et est incluse dans le site Natura 2000 « Artense » FR8301039. Les habitats présents sont des tourbières hautes, des boisements humides, des mégaphorbiaies et des prairies humides (Fig. 1).

L'azuré des mouillères est connu sur le site depuis 2005. Cinq zones de *Gentiana pneumonanthe* L., 1753 (plante hôte du papillon) sont présentes. Sur ces dernières ont été dénombrés 1512 œufs de *Maculinea alcon alcon* en 2008 et 1107 œufs en 2009 (Bachelard, com. pers.). La population était alors considérée comme d'intérêt départemental. Toutefois une baisse significative de la population a été constatée, puisqu'en 2011 aucun œuf n'était recensé et 111 l'étaient en 2014 (Bachelard, com. pers.). Plus récemment, une centaine d'œufs était comptée en 2015, 43 en 2016 (Belenguier et al. 2017) et enfin 98 en 2017 (Bachelard, com. pers.).



Figure 1 – Localisation des zones d'étude sur la tourbière de Jouvion.

L'étude visant à quantifier la densité de nids de *Myrmica* sur la tourbière a été menée en 2015. Les prospections ont été réalisées en deux temps sur 3 des 5 zones de gentianes pneumonanthes localisées au préalable. Un maillage de 4x4 mètres a été matérialisé sur le terrain pour chaque zone à l'aide de piquets et de cordes, pour une totalité de 249 placettes (Fig. 1). La dimension des placettes a été choisie en fonction de la distance de fourrage proposée par Elmes et al. (1998) des *Myrmica*-hôtes, soit un rayon de 2 mètres autour du nid.

Pour chaque placette le travail se décline en deux étapes :

1) **Protocole présence/absence des *Myrmica***. Cela correspond à la mise en place du protocole proposé par Kaufmann et al. (2014), adapté, sur la totalité des placettes. Cette méthode consiste en un échantillonnage par appâts placés tous les 4 m en transect ou en grille (ou combinaison des deux). Dans le cas présent, un appât a été déposé au centre de chaque placette et relevé au bout de 30 minutes (c'est sur ce point que le protocole a été adapté puisqu'un seul relevé des appâts a été réalisé contre deux, 30 et 60 minutes après dépôt de l'appât).

Les appâts sont constitués d'un mélange de miel et de rillettes de saumon disposé sur un carré bristol de quelques cm<sup>2</sup>. Toutes les fourmis présentes sur les appâts au moment du relevé sont prélevées à l'aide d'un aspirateur à bouche et transférées dans un tube à identifiant unique contenant de l'alcool à 70°. La présence/absence de *Myrmica* sur chaque appât est notée lors du relevé. Ce protocole ne permet pas un échantillonnage exhaustif de toutes les espèces de fourmis. Il est biaisé en faveur des *Myrmica* (la probabilité de détection ponctuelle est de 70 % pour les *Myrmica* contre moins de 50 % pour les autres espèces) (Kaufmann et al. 2014).

2) **Protocole de recherche des nids de *Myrmica* (protocole « *Myrmica* densité »)**. Cela consiste en une recherche des fourmilières sur chaque placette où la présence de *Myrmica* sp. a été notée lors de l'étape précédente. La recherche est manuelle au sein de la végétation. Lorsque la végétation est haute ou structurée en touradons, il est nécessaire de bien soulever et écarter cette dernière. Lorsqu'un nid est repéré, il est localisé et une dizaine d'ouvrières est prélevée à l'aide d'un aspirateur à bouche et transférée dans un tube à identifiant unique contenant de l'alcool à 70°. Une prospection de 5 touffes de végétation par mètre carré permet une bonne estimation de la densité de nids présents sur une zone (Kaufmann, com. pers.). 80 touffes ont donc été prospectées sur les placettes de 16 m<sup>2</sup>. La localisation des nids a été double : à l'aide d'un GPS (Trimble Juno 3B) et sur des

fiches de terrain précises sur fond de photographies aériennes sur lequel les placettes apparaissent. Ainsi, les points GPS ont été corrigés lorsque nécessaire sur SIG (logiciel Qgis 2.18) grâce aux localisations papier, afin d'avoir une localisation la plus précise possible.

Pour réaliser ces deux phases de prospection, 6 à 8 observateurs se sont relayés sur 3 jours (21, 22 et 23 juillet 2015) avec des conditions météorologiques favorables : journées ensoleillées avec des températures comprises entre 15°C et 30°C.

Les fourmis ont été déterminées par C. Galkowski (association Antarea). Les principales ressources utilisées pour l'identification ont été Blatrix et al. (2013), Galkowski & Lebas (2015), ainsi que les clés d'identification des fourmis de France disponibles sur le site Internet de Claude Lebas.

Le 10 septembre, les gentianes pneumonanthes et les œufs de *Maculinea alcon alcon* ont été inventoriés et localisés sur l'ensemble du site de la même manière que pour les fourmilières (GPS et fiches de terrain précises).

## Résultats

### Protocole présence/absence

249 appâts ont été disposés et relevés. 106 ont été positifs à la présence de *Myrmica* sp. (Tab. 1, Figs 2-5).

Aucune autre espèce de *Myrmica* que *M. scabrinodis* Nylander, 1846, *M. ruginodis* Nylander, 1846 et *M. rubra* (Linnaeus, 1758) n'a été inventoriée. *Formica picea* Nylander, 1846, *Formica sanguinea* Latreille, 1798 et *Lasius platythorax* Seifert, 1992 ont aussi été récoltées sur les appâts. En aucun cas plusieurs espèces de *Myrmica* n'ont été trouvées ensemble sur un même appât. Sur 21 appâts (presque 20 % des appâts positifs à la présence de *Myrmica* sp.), des individus de *Formica picea* ont été trouvés en même temps que des *Myrmica* sp. *Lasius platythorax* a été trouvée une seule fois en même temps qu'une *Myrmica* sp sur un appât.

*Myrmica scabrinodis* est l'espèce la plus fréquente. Elle est présente sur les 3 zones. *Myrmica rubra* a été récoltée assez fréquemment sur la zone B uniquement (26 appâts sur 89). *Myrmica ruginodis* a été trouvée en faible proportion en comparaison. Une différence est à noter entre les zones, notamment la C, avec moins d'un tiers de placettes positives.

Tableau 1 - Résultats du protocole *Myrmica* « présence/absence » sur la tourbière de Jouvion.

Zone	Nombre total de placettes	Nombre de placettes positives (présence <i>Myrmica</i> sp.)	% de placettes positives <i>Myrmica</i> sp.	Nombre de placettes avec <i>Myrmica scabrinodis</i>	% de placettes avec <i>Myrmica scabrinodis</i>	Nombre de placettes avec <i>Myrmica ruginodis</i>	% de placettes avec <i>Myrmica ruginodis</i>	Nombre de placettes avec <i>Myrmica rubra</i>	% de placettes avec <i>Myrmica rubra</i>
A	80	36	45	32	40	4	5	0	0
B	89	47	52,8	18	20,22	3	3,37	26	29,21
C	80	23	28,8	19	23,75	4	5	0	0
TOTAL	249	106	42,6	69	27,7	11	4,4	26	10,4

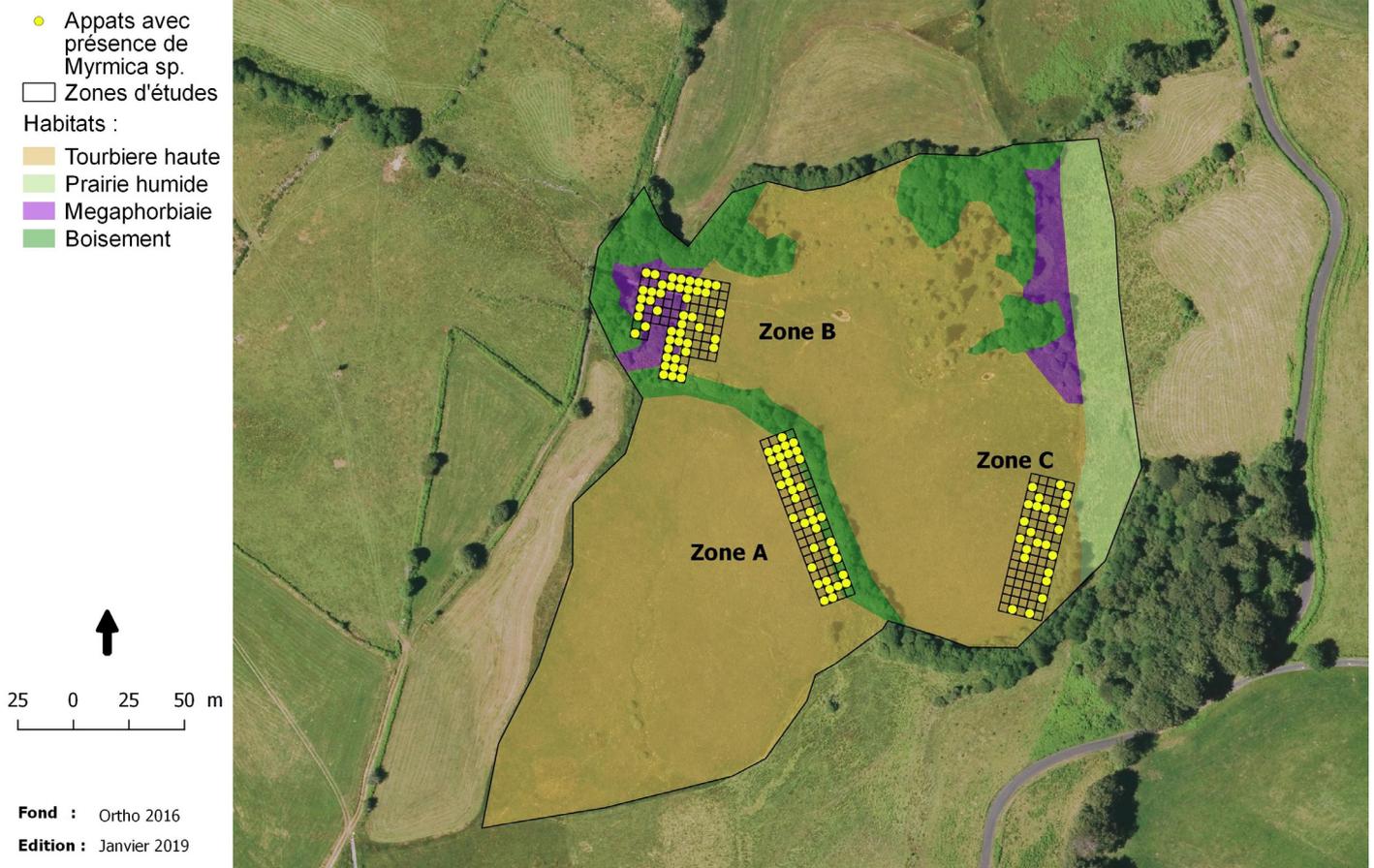
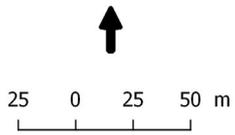


Figure 2 - Localisation des appâts positifs à la présence de *Myrmica* sp.



Figure 3 - Localisation des appâts positifs à la présence de *Myrmica scabrinodis*.

- Appâts avec présence de *M.ruginodis*
- Zones d'études
- Habitats :
- Tourbière haute
- Prairie humide
- Megaphorbiaie
- Boisement

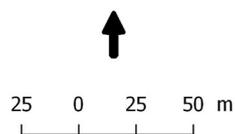


Fond : Ortho 2016  
Edition : Janvier 2019



Figure 4 - Localisation des appâts positifs à la présence de *Myrmica ruginodis*.

- Appâts avec présence de *M.rubra*
- Zones d'études
- Habitats :
- Tourbière haute
- Prairie humide
- Megaphorbiaie
- Boisement



Fond : Ortho 2016  
Edition : Janvier 2019



Figure 5 - Localisation des appâts positifs à la présence de *Myrmica rubra*.

Tableau 2 - Résultats globaux du protocole *Myrmica* « densité » sur la tourbière de Jouvion.

Zone	Surface totale de la zone (m <sup>2</sup> )	Nombre de placettes positives à la présence de <i>Myrmica</i> sp. (étape 1)	Surface prospectée (m <sup>2</sup> )	Nombre de nids	Nombre de nids/100m <sup>2</sup> de surface prospectée	Nombre de nids/100m <sup>2</sup> de l'ensemble de la zone
A	1280	36	576	63	10,9	4,92
B	1424	47	752	117	15,5	8,21
C	1280	23	384	14	3,6	1,09
<b>TOTAL</b>	<b>3984</b>	<b>106</b>	<b>1712</b>	<b>194</b>	<b>11,3</b>	<b>4,86</b>

### Protocole recherche des nids

#### Toutes espèces de *Myrmica* confondues

Sur les 106 placettes positives à la présence de *Myrmica* (lors de l'étape 1) réparties sur les 3 zones de gentianes pneumonanthes, 194 nids de *Myrmica* ont été trouvés (Tab. 2, Fig. 6).

La densité de nids/100 m<sup>2</sup> de surface prospectée lors de la recherche des fourmières varie de 3,6 (zone C) à 15,5 (zone B). Ramenée à la surface totale de chaque zone (c'est-à-dire à la surface du maillage sur les 3 stations de gentianes pneumonanthes), la densité de nids/100m<sup>2</sup> varie de 1,09 à 8,21.

#### Par espèce de *Myrmica*

Sur une même placette (16 m<sup>2</sup>, dans la zone B), jusqu'à 14 nids de *M. rubra* ont pu être localisés (cela constitue également le nombre maximal de nids, toutes espèces confondues, trouvés sur une même placette). 3 autres placettes contiguës dans cette même zone B ont permis de repérer un nombre de nids de 8 ou 9 pour cette espèce.

Dans la zone A, 2 placettes (voisines) ont présenté 6 et 7 nids pour *M. scabrinodis*. Le plus grand nombre de nids trouvés pour *M. ruginodis* sur une même placette est de 3, dans la zone B. Sur une placette de la zone B, 9 nids de *Myrmica* ont été localisés dont 4 nids de *M. rubra*, 3 de *M. scabrinodis* et 2 de *M. ruginodis*.

*Myrmica scabrinodis* est particulièrement présente dans la zone A (Fig. 7). La densité y est de près de 10 nids pour 100 m<sup>2</sup> de surface prospectée (Tab. 3). Sur la totalité de la zone où la

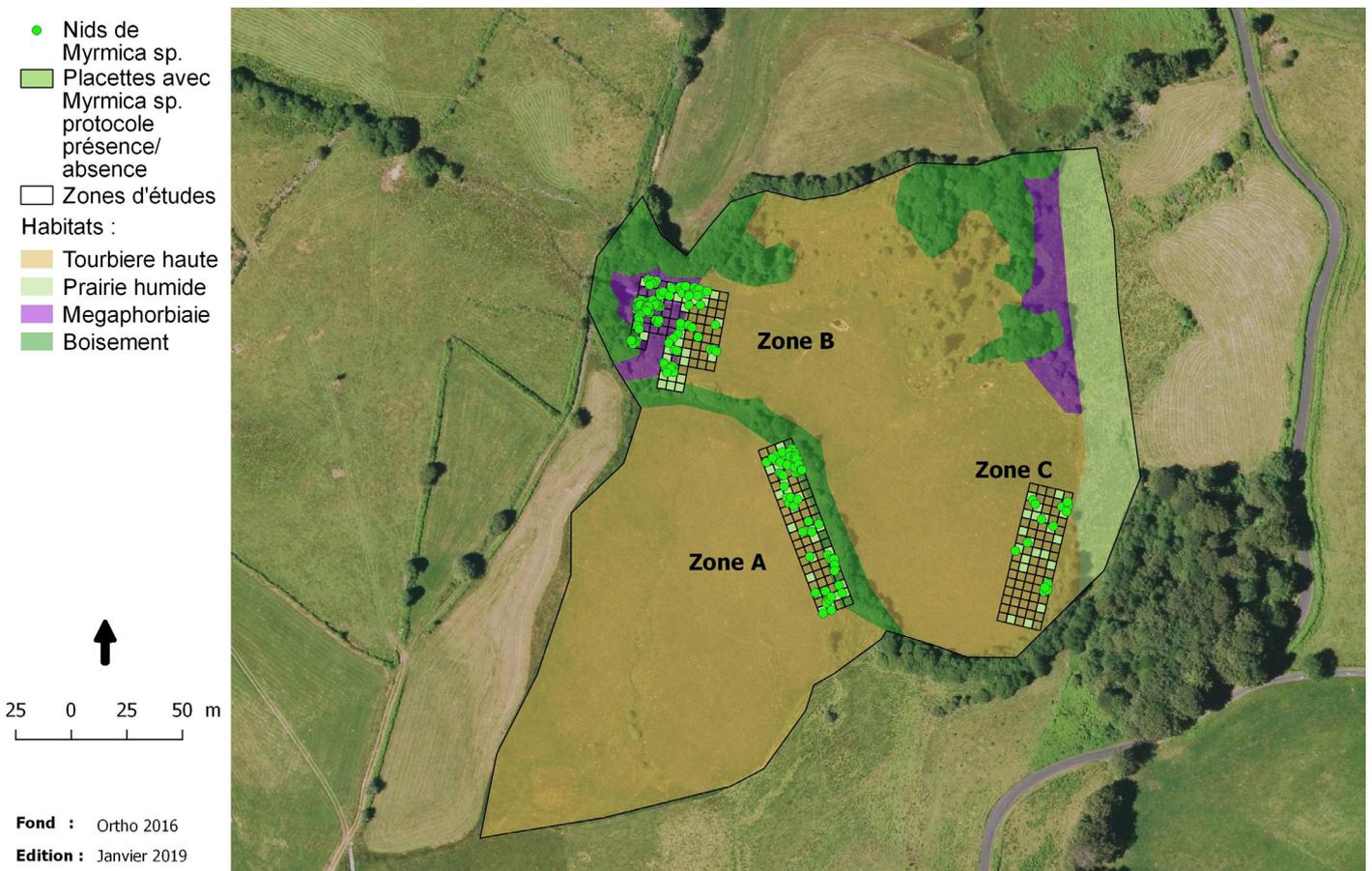

 Figure 6 - Localisation des nids de *Myrmica* sp.

Tableau 3 - Résultats du protocole *Myrmica* « densité » sur la tourbière de Jouvion par espèce.

Zone	<i>Myrmica scabrinodis</i>			<i>Myrmica ruginodis</i>			<i>Myrmica rubra</i>			TOTAL NIDS
	Nombre de nids	Nombre de nids/100m <sup>2</sup> de surface prospectée	Nombre de nids/100m <sup>2</sup> de l'ensemble de la zone	Nombre de nids	Nombre de nids/100m <sup>2</sup> de surface prospectée	Nombre de nids/100m <sup>2</sup> de l'ensemble de la zone	Nombre de nids	Nombre de nids/100m <sup>2</sup> de surface prospectée	Nombre de nids/100m <sup>2</sup> de l'ensemble de la zone	
A	53	9,2	4,14	9	1,6	0,70	1	0,2	0,08	63
B	19	2,4	1,33	14	1,8	0,98	84	10,5	5,90	117
C	11	2,9	0,86	3	0,8	0,23	0	0	0,00	14
<b>TOTAL</b>	<b>83</b>	<b>4,7</b>	<b>2,08</b>	<b>26</b>	<b>1,5</b>	<b>0,65</b>	<b>85</b>	<b>4,8</b>	<b>2,13</b>	<b>194</b>


 Figure 7 - Localisation des nids de *Myrmica scabrinodis*.

recherche de nids a été réalisée, la densité est de l'ordre de 4,7 nids/100m<sup>2</sup> de *M. scabrinodis*. *Myrmica ruginodis*, elle, est présente ponctuellement sur les 3 zones (Fig. 8). Quant à *Myrmica rubra* est très présente dans la zone B, elle y est même dominante (Fig. 9).

La comparaison du nombre de nids pour chaque espèce dans les trois zones d'étude montrent une différence significative de leurs répartitions (Test du  $\chi^2$  avec correction de Yates :  $X\text{-square} = 102,1987$ ,  $df = 4$ ,  $p\text{-value} \leq 2,2.10^{-16}$ ).

## Discussion

Les résultats obtenus dans le cadre de la présente étude permettent d'apporter des éléments de densité pour les *Myrmica*

sur cette tourbière d'Auvergne. Ces résultats sont discutés en plusieurs points : par rapport aux données bibliographiques existantes, à la distribution des nids et aux informations sur le lien espèces/habitats, aux protocoles utilisés et enfin leur intérêt pour l'évaluation de l'état de conservation des stations de *Maculinea alcon alcon*. Les limites de l'étude sont exposées en préalable.

### Limites de l'étude

Les résultats de l'étude doivent être considérés à l'aune des limites inhérentes à la méthode retenue :

- Le protocole utilisé dans l'étape 1 (appâts) présente une probabilité de détection qui n'est pas exhaustive (estimée



Figure 8 - Localisation des nids de *Myrmica ruginodis*.



Figure 9 - Localisation des nids de *Myrmica rubra*.

à 70 % pour les *Myrmica* selon Kaufmann et al. 2014). Aussi, il est possible que certaines placettes où des *Myrmica sp.* étaient présentes n'aient pas été localisées.

- Le maillage est constitué de carrés de 4 m de côté. Ce choix a été fait pour des raisons de mise en place pratique sur le terrain. Pour respecter la distance théorique de fourragement des *Myrmica* retenue (2 m), les placettes auraient dû être de forme circulaire, mais les cercles juxtaposés auraient laissé des zones non couvertes.

- La recherche des nids a été réalisée sur 5 touffes de végétation par m<sup>2</sup> (soit 80 touffes par maille de 16 m<sup>2</sup>). Les résultats obtenus sont donc une estimation minimale du nombre de nids présents car toute la végétation de la placette n'est pas prospectée (même si 80 touffes sur 16 m<sup>2</sup> constituent déjà un effort de prospection important). Par ailleurs, la notion de touffe reste relativement subjective et ne couvre pas systématiquement une surface exactement délimitée. Enfin, la recherche des nids étant réalisée en surface, les éventuels nids profondément enfouis et peu visibles en superficie peuvent avoir été sous-estimés.

- La recherche des nids a été effectuée sur deux jours. Il n'est pas impossible que le dérangement de nids ait pu entraîner un déplacement des fourmilières. Toutefois, le risque d'un double comptage d'un même nid (avant et après dérangement) reste faible.

- Les prospections, du fait de leur caractère chronophage, ont été réalisées par plusieurs opérateurs différents. Un biais observateur dans la recherche des fourmilières existe donc.

- La localisation des fourmilières (et des pieds de gentianes pneumonanthe) comporte un degré de précision qui n'est pas parfait. Aussi, l'estimation de la co-existence nids/Gentiane, abordée dans la suite de l'article, n'est pas absolue. Toutefois, le double repérage réalisé (GPS et fiche terrain) permet de minimiser cette imprécision.

- Polydomie : une même colonie peut posséder plusieurs nids connectés. On estime donc ici le nombre de nids, pas de colonies (ce qui n'a pas la même valeur d'un point de vue de l'estimation de la densité spécifique et de la conservation).

- Taille des colonies : une colonie compte quelques centaines à plusieurs milliers d'ouvrières. Cette variabilité inter et intraspécifique fait que chaque nid n'a pas la même probabilité de détection.

### Densité de nids : comparaison avec les données bibliographiques

Pour comparer les densités de nids obtenues avec les références

bibliographiques, l'une des difficultés est de savoir quelle est la surface à prendre en compte (totalité de la zone d'étude ou zone où les nids sont présents par exemple). De plus, la méthode de recherche des nids peut varier (recherche exhaustive ou par échantillonnage, prise en compte des nids profondément enfouis...). Enfin, la structure de la communauté de fourmis (le nombre d'espèces et la taille et l'abondance des nids) est contrôlée par la quantité et la qualité des sites de nidification appropriés (Elmes et al. 1998), dépendant de l'habitat, de la présence d'espèces compétitrices, prédatrices ou parasites, de la disponibilité en ressources alimentaires... Il faut donc prendre en considération ces éléments pour relativiser les comparaisons suivantes (résumées dans les Tab. 4 et 5).

Sur le marais de Lavours, Rozier (1999) a recensé toutes les fourmilières le long de 3 transects sur les zones humides où était présente de la Sanguisorbe (l'étude portait notamment sur *Maculinea teleius* [Bergsträsser 1779]). La recherche était effectuée en ciblant les solariums sur une surface échantillonnée de 150 m<sup>2</sup> sur 4 années. L'auteur rapporte les densités de nids suivantes :

- *M. rubra* (nids par m<sup>2</sup>) : 0,07 (en 1994), 0,05 (en 1996), 0,03 (en 1997) et 0,03 (en 1998).

- *M. scabrinodis* (nids par m<sup>2</sup>) : 0,25 (en 1994), 0,39 (en 1996), 0,34 (en 1997) et 0,37 (en 1998).

Dans la vallée du Rhône, en 1984 Thomas (Rozier 1999) estimait la densité pour *M. scabrinodis* entre 0,48 et 0,65/m<sup>2</sup> tandis qu'en 1996 aux Pays-Bas, Wynhoff trouvait certaines stations avec plus de 0,8 nid/m<sup>2</sup> (Rozier 1999). Concernant *M. rubra*, l'estimation de Thomas (Rozier 1999) s'élevait à 0,25 nid/m<sup>2</sup>. Il existe une très forte variabilité entre les sites puisqu'en Pologne une densité de 0,4 nid/m<sup>2</sup> a été enregistrée alors que l'étude de Wynhoff montrait que certains sites, exceptionnels, aux Pays-Bas présentaient 6,25 nids/m<sup>2</sup> (Rozier 1999).

Seifert (1988) précise que :

- Pour *M. rubra*, des densités allant jusqu'à 105 nids/100 m<sup>2</sup> ont été enregistrées dans des habitats ouverts sur sol alluvionnaire où *M. rubra* était la seule espèce de fourmis.

- Pour *M. ruginodis*, les densités typiques dans les habitats boisés d'Europe centrale sont de 5 à 15 nids/100 m<sup>2</sup>.

- Pour *M. scabrinodis*, l'auteur cite les deux articles de 1982 d'Elmes & Warlaw qui ont étudié des populations dans le sud de l'Angleterre. Ces derniers rapportent pour sept sites prairiaux différents une densité moyenne de nids de 21/100m<sup>2</sup> (dans la publication originale Seifert (1988) écrit 0,21 nid/100

Tableau 4 - Résultats des densités de nids/m<sup>2</sup> obtenus par Forgeot (2007).

Densité de nids par m <sup>2</sup>	Type d'habitat					
	Lande hygrophile	Lande hygrophile pâturée	Lande hygrophile fauchée	Lande mésophile	Lande mésophile pâturée	Lande mésophile fauchée
<i>M. scabrinodis</i>	0,2	0,15	0,04	0,155	0,235	0,06
<i>M. ruginodis</i>	0	0,07	0	0,07	0,01	0,055

Tableau 5- Synthèse des résultats bibliographiques de densités de nids obtenus.

Références bibliographiques	Densité de nids pour 100 m <sup>2</sup>		
	<i>M. rubra</i>	<i>M. ruginodis</i>	<i>M. scabrinodis</i>
Elmes et Wardlaw (1982) - sud Angleterre in Seifert (1988)	/	/	21 jusqu'à 100 (densité maximale)
Thomas (1984) in Rozier (1999) - Vallée du Rhône	25	/	48 à 65
Wynhoff (1996) in Rozier (1999) - Pays-Bas	625 (sites exceptionnels)	/	plus de 80 sur certaines stations
Seifert (1986 in Seifert 1988)	jusqu'à 105 (sol alluvionnaire si c'est la seule espèce de fourmi)	5 à 15 (Europe centrale)	19,1 jusqu'à 109 (densité maximale) dans le sud de la Grande-Bretagne
Rozier (1999) - Vallée du Rhône	3 à 7	/	25 à 39
Forgeot (2007) - Manche	/	de 0 à 7	de 0 à 23,5
Présente étude - Puy de Dôme	2,13	0,65	2,08

m<sup>2</sup> mais cela semble être une erreur de retranscription) avec une densité maximale de 1 nid/m<sup>2</sup>. Seifert précise que ces chiffres sont très similaires à ceux qu'il rapporte en 1986, où il a trouvé sur 15 parcelles d'essai dans le sud de la Grande-Bretagne une densité moyenne de 19,1 nids/100m<sup>2</sup> et une densité maximale de 109 nids/100 m<sup>2</sup>, qui est probablement la limite supérieure de la capacité d'accueil de l'habitat.

Forgeot (2007) sur la Lande du Camp, dans la Manche, en réalisant une recherche à vue en prospectant les supports susceptibles d'héberger des fourmières (sans prendre en compte les nids endogés ici donc) sur une surface de 200 m<sup>2</sup>, met en évidence les densités suivantes par type d'habitats étudiés (Tab. 4).

Les densités obtenues sur la tourbière de Jouvion sont globalement plus faibles que celles fournies par la bibliographie. La méthode de recherche des nids utilisée (échantillonnage, donc non exhaustive) peut expliquer en partie cela.

Pour *M. rubra*, notons que la densité globale obtenue sur les 3 zones d'étude est à relativiser du fait de la présence quasi exclusive de l'espèce sur la zone B (seul un nid est situé en dehors de cette dernière) qui présente des habitats de mégaphorbiaie avec une structure de végétation plus haute que les autres zones d'étude et encadrée de boisements. Sur cette zone B, la densité de *M. rubra* atteint 5,9 nids/100m<sup>2</sup>. Pour *M. scabrinodis*, la densité de nids est maximale dans la zone A, avec 4,14 nids/100 m<sup>2</sup>.

### Distribution des nids et lien entre habitats et répartition des espèces de *Myrmica*

La distribution des nids n'est pas homogène sur l'ensemble des trois zones étudiées. Elle semble plutôt être agrégative. L'indice de répartition le confirme ( $\chi^2 = 365,50$  ; 105 d.d.l,  $P < 0,0001$ ), ce

qui indique que des secteurs sont plus propices que d'autres pour l'établissement des fourmières, comme Elmes (1974) avait pu le mettre en évidence.

La distribution des nids dépend de facteurs biotiques et abiotiques, tels que la température, l'humidité du sol, l'ombrage (éléments liés à la structure végétale), la profondeur et la texture du sol disponible, les ressources alimentaires et la position des nids voisins (Elmes et al. 1998 ; Braschler & Baur 2003).

Dans les prairies sèches pâturées, chaque nid peut former une structure plus ou moins permanente tandis que dans les landes et les marais, la situation est plus intermédiaire. Des nids, particulièrement ceux exposés dans les touffes d'herbe, persistent pendant de nombreuses années mais la plupart sont temporaires et ne conviennent à l'occupation que pendant quelques mois (Elmes 1978). Aussi, il est important de garder à l'esprit que la population de colonies de fourmis dans ces habitats est peut-être importante, mais qu'elle est également très mobile (Elmes 1978).

*M. rubra* préfère les zones broussailleuses tandis que *M. scabrinodis* préfère les milieux herbacés plus ouverts (Elmes & Thomas 1987). Seifert (1988) précise que *M. rubra* tolère beaucoup mieux que les autres fourmis une structure de végétation haute. Pour *M. scabrinodis* il rapporte que c'est une espèce plus thermophile que *M. rubra* et *M. ruginodis*. Une des propriétés écologiques remarquable de l'espèce est sa grande tolérance à l'humidité du sol. Un échauffement par insolation suffisamment important permet à l'espèce de concurrencer *M. rubra* et *M. ruginodis*. *M. ruginodis* est adaptée aux conditions fraîches et humides (Elmes et al. 1998). Seifert (1988) précise qu'elle est la moins thermophile de toutes les espèces européennes de *Myrmica*.

La répartition générale observée sur la tourbière de Jouvion confirme ces niches préférentielles : *M. scabrinodis* sur les zones à faible hauteur de végétation et *M. rubra* sur les zones à végétation

haute (mégaphorbiaies). Quant à *M. ruginodis*, sa répartition pourrait être, en partie, expliquée par des situations d'abris et d'ombrage liées à la présence d'arbres et arbustes.

Cette description reste assez générale et d'autres facteurs (compétition inter-spécifique, microtopographie...) seraient à étudier pour disposer de données précises sur les niches écologiques occupées.

Concernant la cohabitation de nids de différentes espèces de *Myrmica* (comme cela a pu être démontré dans la présente étude sur une même placette par exemple avec 9 nids de *Myrmica* localisés dont 4 nids de *M. rubra*, 3 de *M. scabrinodis* et 2 de *M. ruginodis*) il convient de rappeler que les *Myrmica* sont des espèces subordonnées, c'est-à-dire non territoriales (Rozier 1999) et auraient donc un comportement de défense uniquement à proximité directe du nid. En conséquence, il est courant de trouver des colonies, même celles de différentes espèces de *Myrmica*, en proximité les unes des autres, voire même qui coexistent sous la même pierre (Elmes et al. 1998) et avoir donc des territoires de prospection qui se chevauchent (Rozier 1999).

### Sur les protocoles

L'utilisation de deux protocoles distincts (mais complémentaires) au cours de l'étude permet d'apporter des éléments de comparaison entre eux-ci. À la vue des résultats, il apparaît que sur des mailles où ont été observées des *Myrmica* lors du protocole présence/absence, la recherche de nids a été infructueuse. Cela représente environ 1/3 des mailles (Tab. 6).

Plusieurs hypothèses peuvent être émises pour expliquer cela :

- Le taux de détection des nids est inférieur au taux de détection des *Myrmica* dans le cadre du protocole « présence/absence ». Cette hypothèse est par ailleurs renforcée par le fait que la recherche des nids est réalisée sur un échantillon (prospection de 80 touffes par maille de 16 m<sup>2</sup>) alors que l'appât doit permettre d'attirer les fourmis présentes dans un rayon relatif à leur distance de fourragement.
- La distance de fourragement des espèces est supérieure

à 2 m. Ainsi, des fourmis provenant de l'extérieur de la placette peuvent être retrouvées sur un appât sans qu'aucun nid ne puisse ensuite être localisé sur la placette. Sur ce point, il est admis que *M. rubra* et *M. ruginodis* peuvent affourager à plus de 8 mètres de leur nid (Elmes et al. 1998). La distance retenue pour *M. scabrinodis* reste de 2 m.

En regardant plus précisément les résultats par espèce pour toutes zones confondues il ressort que :

- Sur 52 % des mailles positives à *M. scabrinodis* lors du protocole présence/absence, des nids de *M. scabrinodis* ont été retrouvés;
- Sur 64 % des mailles positives à *M. ruginodis* lors du protocole présence/absence, des nids de *M. ruginodis* ont été retrouvés;
- Sur 73 % des mailles positives à *M. rubra* lors du protocole présence/absence, des nids de *M. rubra* ont été retrouvés.

Ces résultats peuvent apparaître contradictoires avec le fait que *M. rubra* et *M. ruginodis* ont des distances de fourrages supérieures à *M. scabrinodis*. D'autres facteurs non étudiés ici peuvent entrer en jeu (différence dans l'efficacité de recherche des ressources alimentaires entre les espèces, détection plus aisée des nids de certaines espèces, différence de structure de végétation entre placettes influençant la distance de fourragement... ?).

- Le biais observateur (les opérateurs ayant réalisé les recherches de nids étaient différents et globalement répartis par zone).

- La physionomie des zones (par exemple, la zone B, présentant une végétation plus haute, est plus difficile à prospecter pour la recherche des nids que la zone A).

Une autre hypothèse pouvant expliquer cette différence entre les résultats des deux protocoles aurait pu être que l'identification initiale (lors de l'étape 1) de la présence de *Myrmica sp.* sur le terrain était parfois erronée (des placettes notées positives, et faisant donc l'objet de recherche de nids, auraient en fait été négatives à la présence de *Myrmica sp.*). Cette hypothèse est écartée du fait que les autres espèces de fourmis récoltées sur le site (*Formica picea*, *Formica sanguinea* et *Lasius platythorax*) ne présentent pas de risque de confusion avec les *Myrmica*.

Tableau 6- Comparaison entre protocole « présence / absence » et « densité » pour la détection des *Myrmica* sur Jouvion.

Zone	Nb total de placettes	Nombre de placettes positives à la présence de <i>Myrmica sp.</i>		% de placettes positives au protocole « présence / absence » sur lesquelles au moins un nid de <i>Myrmica</i> a été localisé
		Protocole « Présence/absence »	Protocole « densité » (Recherche de nids)	
A	80	36	28	77,78
B	89	50	32	64,00
C	80	23	10	43,48
<b>TOTAL</b>	<b>249</b>	<b>106</b>	<b>70</b>	<b>66,04</b>

### Densité de nids et état de conservation de la station de *Maculinea alcon alcon*

La présente étude a été menée dans le cadre d'un programme relatif à l'évaluation de l'état de conservation de stations de *Maculinea alcon alcon* sur le territoire du Parc des Volcans. Les résultats obtenus sur la densité de nids sont donc également à mettre en perspective avec cette problématique.

Une station de *Ma. alcon alcon* en bon état de conservation est une station permettant le maintien d'une population viable. Le maintien et la prospérité des populations de *Ma. alcon alcon* tient, entre autres, à la présence, au même endroit, de la plante hôte (Gentiane pneumonanthe) et de nids de fourmis hôtes (ici *M. scabrinodis* qui est considérée comme l'hôte principal du papillon en France [Elmes et al. 1998]) chacune en quantités suffisantes (Dupont 2010).

Elmes et al. (1998) précisent que globalement, il existe trois principales raisons pour lesquelles une population de *Maculinea* est petite ou en déclin :

- Les plantes hôtes sont répandues sur le site mais les fourmis hôtes sont insuffisantes (fourmilières trop peu nombreuses ou trop petites colonies) pour maintenir la population du papillon.
- Il y a suffisamment de fourmilières hôtes mais trop peu de chevauchement avec la population de plantes hôtes pour maintenir la population du papillon.
- Il y a suffisamment de colonies de fourmis hôtes qui

chevauchent des plantes hôtes pour maintenir (théoriquement) une population de papillons, mais la plante est si abondante que trop de chenilles sont, par hasard, recrutées dans un nid de fourmi hôte secondaire ou ne sont jamais trouvées par des fourmis.

Les gentianes pneumonanthes (en particulier celles sur lesquelles des œufs sont pondus) doivent se trouver dans l'aire de ravitaillement des fourmis (ici considérée de 2 m autour des fourmilières). Pour préciser cette coexistence, il est possible, à partir de la localisation des nids de *Myrmica*, de déterminer le nombre de gentianes présentes au sein de cette aire. En 2015 sur la tourbière de Jouvion, sur les trois zones étudiées, sept pieds de Gentiane se trouvaient dans l'aire de ravitaillement d'un nid de *M. scabrinodis*, dont aucun n'avait de ponte. Si ce résultat est à considérer à la lumière des limites méthodologiques déjà exposées, et du fait que certains pieds de Gentiane avec des pontes se situaient en dehors des trois zones étudiées (Fig. 10), il semble toutefois confirmer que l'état de conservation de la population de *Ma. alcon alcon* sur ce site n'est pas bon. La cause semble être un chevauchement trop faible entre plantes hôtes et fourmilières hôtes (en tout cas, sur les trois zones étudiées).

Elmes et al. (1998) précisent que des preuves empiriques corroborent les prédictions de leur modèle concernant les densités de fourmilières minimales et optimales dans les zones de plantes hôtes. Dans le cas de *Ma. alcon alcon*, un minimum de 10% et un maximum de 30 à 40% des plantes hôtes situées dans l'aire d'alimentation de la *Myrmica* hôte sont indiqués. Si la coexistence tombe au-dessous de 25%, des actions de conservation peuvent être envisagées.

- Gentiane sans ponte
- Gentiane avec ponte
- Tampon de 2 m autour des nids de *M. scabrinodis*
- Zones d'études
- Habitats :
- Tourbière haute
- Prairie humide
- Megaphorbiaie
- Boisement

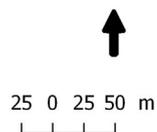


Figure 10 – Coexistence entre des nids de *Myrmica scabrinodis* et des pieds de *Gentiane pneumonanthe*.

Dans le cas de la tourbière de Jouvion, la coexistence au sein des trois zones étudiées (entendue comme le nombre de plantes hôtes comprises dans une zone tampon autour des fourmières de *M. scabrinodis* sur le nombre total de gentianes) est de 14 % (7 pieds sur 50).

Toutefois, un pourcentage minimal ou optimal n'apparaît pas suffisant. Il devrait être complété d'un nombre minimal de gentianes situées dans l'aire d'approvisionnement des fourmis. En effet, sur certains sites avec très peu de gentianes, le pourcentage de coexistence avec des fourmières hôtes peut être important sans pour autant pouvoir supporter une population viable de *Ma. alcon alcon*.

### Perspectives

L'obtention des données sur les densités de fourmières, pour les gestionnaires de station de *Ma. alcon alcon* peut s'avérer chronophage ou être considérée comme impactante pour le milieu. Par ailleurs, le résultat obtenu n'est précisément valable que l'année de réalisation de l'étude puisque changent spatialement d'une année sur l'autre les localisations des pontes (Bachelard, com. pers.) et des fourmières (Elmes 1978 ; Rozier 1999). Dans l'optique de l'évaluation de l'état des stations de *Ma. alcon alcon*, la surface des placettes avec un appât positif à l'espèce de fourmi hôte et sur lesquelles des œufs ont été pondus sur la plante hôte pourrait être considérée comme un indicateur simple de coexistence fourmi-plante.

Plus globalement, l'étude des nids de *Myrmica* en tourbière pourrait être affinée en considérant plusieurs facteurs non intégrés dans la présente étude : la compétition inter-spécifique, les tailles des colonies, les micro-habitats préférentiels... Le renouvellement sur plusieurs années de recherche des nids, en opérant une recherche exhaustive et non plus échantillonnée sur les placettes, permettrait de quantifier les variations spatiales et densitaires pour les *Myrmica*.

### Remerciements

Nous tenons à remercier les personnes ayant participé aux prospections de terrain : Gauthier Bert, Manon Devaud, Marie Nocus et Cédric Seguin.

Merci à Thibaut Delsinne pour sa relecture attentive qui a permis d'apporter des améliorations à l'article.

### Références

- Belenguier L., Kreder M., Bachelard P., Delsinne T., Lombard V., Poussin M., Soissons A. & Galkowski C., 2018. Contribution à la connaissance des fourmis d'Auvergne : premier inventaire et répartition des fourmis de zones humides (Hymenoptera Formicidae). *Bulletin de la Société Linnéenne de Bordeaux*, nouv. série n° 46, **153**(2-4), 2018 : 221-234.
- Belenguier L., Kreder M. & Pont L., 2017. *Évaluation de l'état de conservation des stations de l'Azuré des mouillères (Maculinea alcon alcon). Volume 3: Application de la méthode sur le Parc naturel régional des Volcans d'Auvergne*. Rapport d'étude Syndicat mixte du parc naturel régional des Volcans d'Auvergne, 16p.+ annexes.
- Blatrix R., Galkowski C., Lebas C. & Wegnez P., 2013. *Guide des fourmis de France*. Delachaux et Niestlé, 287 p.
- Braschler B. & Baur B., 2003. Effects of experimental small-scale grassland fragmentation on spatial distribution, density, and persistence of ant nests. *Ecological Entomology*, **28** : 651-658.
- Dupont P., 2010. *Plan national d'actions en faveur des Maculinea*. Office pour les insectes et leur environnement, Ministère de l'Ecologie, du Développement durable, des Transports et du Logement, 138 p.
- Elmes G.W., 1974. The spatial distribution of a population of two ant species living in limestone grassland, *Pedobiologia* **14** : 412-418.
- Elmes G.W., 1978. Populations of *Myrmica* (Formicidae) living on different types of *Calluna* moorland - A semi-natural habitat of southern England. *Memorabilia Zoologica*, **29** : 41-60.
- Elmes G.W. & Thomas J.A., 1987. Le genre *Maculinea*. In *Les papillons de jour et leurs biotopes. Espèces -Dangers qui les menacent -Protection*. Ligue suisse pour la protection de la nature, Bâle : 354-356.
- Elmes G.W., Thomas J.A., Wardlaw J.C., Hochberg M.E., Clarke R.T. & Simcox D.J., 1998. The ecology of *Myrmica* ants in relation to the conservation of *Maculinea* butterflies. *Journal of Insect Conservation*, **2** : 67-78.
- Elmes G.W. & Wardlaw J.C., 1982a. A population of the ants *Myrmica sabuleti* and *Myrmica scabrinodis*, living at two sites in the south of England. I. A comparison of colony populations. *Journal of Animal Ecology*, **51** : 651-664.
- Elmes G.W. & Wardlaw J.C., 1982b. Variations in populations of *Myrmica sabuleti* and *M. scabrinodis* (Formicidae : Hymenoptera) living in Southern England. *Pedobiologia* **23** : 90-97.
- Forgeot D., 2007. *Densité des nids et activité des fourmis hôtes de Maculinea alcon, sur la Lande du Camp, influence de l'habitat et du mode de gestion*. SyMEL, Rapport de Master 2 Spécialité Conservation et Restauration des Ecosystèmes, Université de Metz, 51p.
- Galkowski C. & Lebas C., 2015. *Guide d'identification des fourmis du genre Myrmica*. Studio Pixart SRL Unipersonale. DREAL Auvergne et Antarea, 56 p.
- Kaufmann B., Mercier J.L., Itrac-Bruneau R. & Chmargounof G., 2014. *Protocole d'échantillonnage simple permettant d'évaluer la présence et l'importance des Myrmica au sein des communautés de fourmis*. Plan National d'Actions en faveur des Maculinea. Université Claude Bernard Lyon I, Université François Rabelais Tours, Office pour les insectes et leur environnement, 6 p.
- Lebas Cl.. Clés de reconnaissance des fourmis Françaises. <http://cle.fourmis.free.fr/>
- Rozier Y., 1999. *Contribution à l'étude de la Biologie de la Conservation de Maculinea sp. (Lepidoptera : Lycaenidae) dans les zones humides de la vallée du Haut-Rhône*. UMR CNRS 5558. Laboratoire de Biométrie et Biologie évolutive, Université Claude Bernard - Lyon I, 230 p.
- Seifert B., 1986. Vergleichende Untersuchungen zur Habitatwahl von Ameisen (Hymenoptera : Formicidae) im mittleren und südlichen Teil der DDR. *Abh. Ber. Naturkundemus. Görlitz*, **59**(5) : 1-124
- Seifert B., 1988. A taxonomic revision of the *Myrmica* species of Europe, Asia Minor, and Caucasia (Hymenoptera, Formicidae). *Abh. Ber. Naturkundemus. Görlitz* **62**(3) : 1-75.

- Soissons A. & Bachelard P., 2013. *Déclinaison régionale du plan national d'actions en faveur des Maculinea - Auvergne 2014-2018*. Conservatoire d'Espaces Naturels d'Auvergne, Société d'Histoire Naturelle Alcide d'Orbigny, 69p.
- Thomas J. A., 1984. The behavior and habitat requirements of *Maculinea nausithous* (the dusky large blue butterfly) and *M. telejus* (the scarce large blue) in France. *Biological Conservation* **28** : 325-347.
- Wynhoff I., 1996. *International Maculinea Workshop*. Dutch butterfly Conservation, *De Vlinderstichting*, 71p.

# Contribution à la connaissance de l'étage subalpin dans le massif du mont Aigoual (Gard, Lozère) : synthèse bibliographique, délimitation, caractérisation floristique, et comparaison à l'échelle du Massif central

Kluszczewski Mario<sup>1</sup>, Pouget Léa<sup>2</sup>, Lecoq Mathis<sup>2</sup>, Oudot Maxime<sup>2</sup>,  
Gautier Kélian<sup>2</sup> & Bossaert Mathieu<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Conservatoire d'espaces naturels du Languedoc-Roussillon, Immeuble Le Thèbes, 26, allée de Mycènes, 34000 Montpellier, France  
- [mario.kluszczewski@cenlr.org](mailto:mario.kluszczewski@cenlr.org)

<sup>2</sup> Institut pour la Gestion et la Protection de la Nature, 13, rue du Carré du Roi, 34000 Montpellier, France

Soumis le 21 janvier 2020  
Accepté le 17 mars 2020  
Publié le 17 juin 2020

## Résumé

Après une synthèse bibliographique globale sur l'étage subalpin, notre travail dresse un inventaire inédit de la flore et la végétation sommitale du massif du mont Aigoual (Gard, Lozère) : au cours de plusieurs années de prospections, un nombre important d'observations floristiques récentes ont été renseignées au sein d'une base de données. Ces données concernent l'ensemble des espèces végétales considérées comme typiques des habitats d'altitude du Massif central, notamment les hêtraies et les mosaïques de pelouses et landes sommitales. Les données ainsi produites nous ont permis, dans un premier temps, de délimiter de façon précise l'étage subalpin sur le massif de l'Aigoual. Nous avons également cartographié l'habitat d'intérêt communautaire « 9140 hêtraies subalpines ». Cet habitat à fort enjeu de conservation n'avait pas encore été inventorié sur ce massif, malgré sa situation en zone cœur du Parc national des Cévennes et en site Natura 2000.

Nous avons ensuite mis en évidence 27 espèces de flore vasculaire liées à l'étage subalpin du massif. Ce cortège d'anorophytes est comparé à ceux décrits sur les autres montagnes du Massif central.

Il est finalement démontré que le massif du mont Aigoual porte une forte responsabilité de conservation pour 7 espèces d'anorophytes à l'échelle du Massif central.

L'ensemble des données produites sont versées au SINP, et pourront servir comme base de référence pour le suivi de l'impact du changement climatique.

## Abstract

After a global bibliographical review on the subalpine belt, our work draws up an unpublished synthesis on the flora and vegetation of the higher part of the mont Aigoual massif (Gard, Lozère): during several years of prospecting, a large number of recent floristic observations have been entered into a database. These data concern all plant species considered typical of the altitude habitats of the Massif central, notably beech woods and mosaics of lawns and heathlands at the top. The data thus produced enabled us, initially, to delimit precisely the subalpine belt on the Aigoual massif and to map the habitat of community interest «9140 subalpine beech forests». This habitat with a high conservation value had not yet been inventoried on this massif, despite its location in the heart of the Cévennes National Park and a Natura 2000 site.

We then highlighted 27 species of vascular flora linked to the subalpine belt of the massif. This cortège of anorophytes is compared to those described on the other mountains of the Massif central.

It is finally demonstrated that the mont Aigoual massif bears a strong conservation responsibility for 7 anorophytes at the scale of the Massif central.

All of the data produced are fed into the SINP, and can be used as a baseline for monitoring the impact of climate change.

**Mots-clés**  
Mont Aigoual  
Massif central  
Cévennes  
Étage subalpin  
Hêtraies subalpines  
Anorophytes

**Keywords**  
Mont Aigoual  
Massif central  
Cévennes  
Subalpine belt  
Subalpine beech forests  
Anorophytes

## Hommage

Une partie des résultats détaillés ci-dessous ont fait l'objet d'une présentation orale lors du Colloque international en hommage au Prof. Pierre Dupont intitulé « La cartographie de la flore, un outil au service des politiques publiques de la biodiversité » qui s'est tenu les 7 et 8 juin 2019 à l'Université de Nantes.

## Introduction

Culminant à 1567 m, le mont Aigoual fait partie des onze montagnes les plus élevées du Massif central français (Fig. 1). Avec son sommet bien visible depuis Montpellier, et situé à seulement 50 km à vol d'oiseau au nord de cette ville, ce massif attire les médecins-botanistes héraultais depuis le XVI<sup>e</sup> siècle (Braun-Blanquet 1933 : 5). Le mont Aigoual est internationalement connu depuis la thèse fondatrice de la phytosociologie soutenue en 1915 par Josias Braun. Plus tard, ce même auteur a publié un catalogue floristique du massif (Braun-Blanquet 1933). Cet inventaire très abouti synthétisait les résultats des connaissances acquises par de nombreux botanistes, parmi lesquels figurent bon nombre de noms illustres tels que Gaspard Bauhin, Joachim Burser, Pierre Magnol, Pierre De Pouzolz, Henri Loret, Hippolyte Coste et Charles Flahault.

Depuis la création du Parc national des Cévennes, cet inventaire floristique a fait l'objet de mises à jour (Jestin & Rousselle 1997) et de compléments (e.g. Kluszczewski 2000, 2010). Toutefois, les zones sommitales du massif n'ont jusqu'alors fait l'objet d'aucune étude détaillée, malgré leur intérêt biogéographique avéré (Braun-Blanquet 1933 ; Lasmer & Kluszczewski 2012). Afin de combler cette lacune, et en vue d'acquiescer des données précises exploitables par rapport au changement climatique en cours, quatre stages de BTS Gestion et protection de la Nature ont été proposés. Ces stages ont été scientifiquement encadrés par le Conservatoire d'espaces naturels du Languedoc-Roussillon (CEN L-R) et administrativement accueillis par l'Office national des Forêts (ONF), Direction territoriale de Méditerranée. Le présent travail résume les résultats de ces stages (Gautier 2018 ; Pouget 2018 ; Lecoq & Oudot 2019), et les connaissances acquises par le premier auteur depuis son travail de fin d'études réalisé sur l'ensemble du massif de l'Aigoual (Kluszczewski 1998).

## La notion d'étage subalpin à travers les siècles

### Préambule

« Les termes techniques sont des expressions ésotériques, celles-ci sont aussi bien pratiques qu'efficaces quand elles sont correctement utilisées. » D. Löve (1970 : 63)

Cette introduction à un article scientifique a de quoi interpeller. L'auteur y vise une synthèse de l'utilisation des termes « subarctique » et « subalpin », à l'échelle mondiale. Dès l'introduction, Löve déplore : « Il est triste de constater que règne une confusion considérable, et qu'il est presque nécessaire de connaître le lieu géographique et l'« école » qui mène la discussion pour rendre sensé le chaos et les malentendus ». La situation ainsi décrite par cet article rédigé en Amérique du Nord correspond

parfaitement aux discussions menées depuis plus d'un siècle au sujet de l'étage subalpin dans le Massif central français. Pour cette raison, et avant d'évoquer nos propres recherches sur le mont Aigoual, il nous paraît indispensable de dresser un aperçu historique des perceptions et interprétations des différents auteurs au sujet des sommets non boisés du Massif central. Cette analyse nous permettra de conclure la partie introductive par une définition actualisée du terme « subalpin ».

### Les origines

En Europe, les références bibliographiques traitant des étages de végétation parmi lesquels l'étage subalpin sont pléthore. En revanche, pour une personne qui s'intéresse à l'origine historique de ce terme, la désillusion est sans appel : à notre connaissance, aucun des auteurs du XX<sup>e</sup> siècle ne cite un article ou un ouvrage de référence comprenant la définition originelle de ce terme technique (voir aussi Dierschke 2009). C'est encore à Löve (1970 : 64) que nous devons cette connaissance : le terme *Montes subalpini* apparaît pour la première fois dans *Flora Lapponica*, œuvre magistrale du fameux botaniste suédois Georg Wahlenberg (1812 : XXXI). L'étage subalpin y est décrit de façon générale, non seulement à travers les arbres au port rabougré, mais aussi en citant des espèces végétales caractéristiques de cet étage, telles que *Juncus trifidus*, *Luzula spicata* et *Lycopodium alpinum*, entre autres.

### Charles Flahault, botaniste passionné de reboisements

Löve (1970 : 65) met en lumière l'influence des pères et fils De Candolle sur les auteurs européens du XIX<sup>e</sup> siècle : ces deux botanistes (franco-)suisse ont décrit l'étage subalpin comme l'espace compris entre les forêts de conifères d'altitude et les zones avec *krummholz* (arbres rabougrés et tortueux). À la fin du XIX<sup>e</sup> siècle rentre en scène Charles Flahault, professeur de botanique à Montpellier, en décrétant sans citer de référence : « La zone subalpine n'est représentée autour du bassin méditerranéen que dans les Pyrénées et les Alpes-Maritimes, où elle s'étend entre 1800 et 2200 mètres environ » (Flahault 1893 : XXXVIII).

Quelques années plus tard, dans son article de 1901 sur « les limites supérieures de la végétation forestière et les prairies pseudoalpines en France », cet auteur déclare notamment que « la zone subalpine est caractérisée dans nos montagnes de France par les associations naturelles dont le Pin de montagne, l'Épicéa, le Mélèze et le Pin Cembro constituent les termes principaux » (p. 401) et que « la zone subalpine n'existe pas dans les Albères, dans les Corbières, la Montagne Noire, les Cévennes et les Vosges [...] » (p. 424), toujours sans citer de sources. Pour comprendre les raisons qui mènent Flahault à ces conclusions, il convient de citer le dernier paragraphe de son article, où il s'adresse directement aux forestiers (p. 438) : « Je devrais ne pas oublier tant de bons serviteurs, gardes et brigadiers, fidèles à leur poste de combat, luttant avec confiance contre la nature révoltée [...] ». Flahault considère l'ensemble des sommets du Massif central comme appartenant à l'étage du Hêtre, dénudés par l'homme et ses troupeaux et par conséquent à reboiser : « Les prairies supérieures de l'Aigoual ne sont donc alpines qu'en apparence, parce qu'elles tiennent la place d'une végétation forestière disparue. Ce sont des prairies pseudo-alpines sur lesquelles l'action du forestier ne rencontre pas de difficultés insurmontables » (p. 428). Flahault

Altitude (IGN BD Alti)

au-dessus de 1400 m (448 km<sup>2</sup>)

entre 500 et 1400 m (44023 km<sup>2</sup>)

Fonds Stamen "terrain" et OpenTopoMap

0 25 50 km

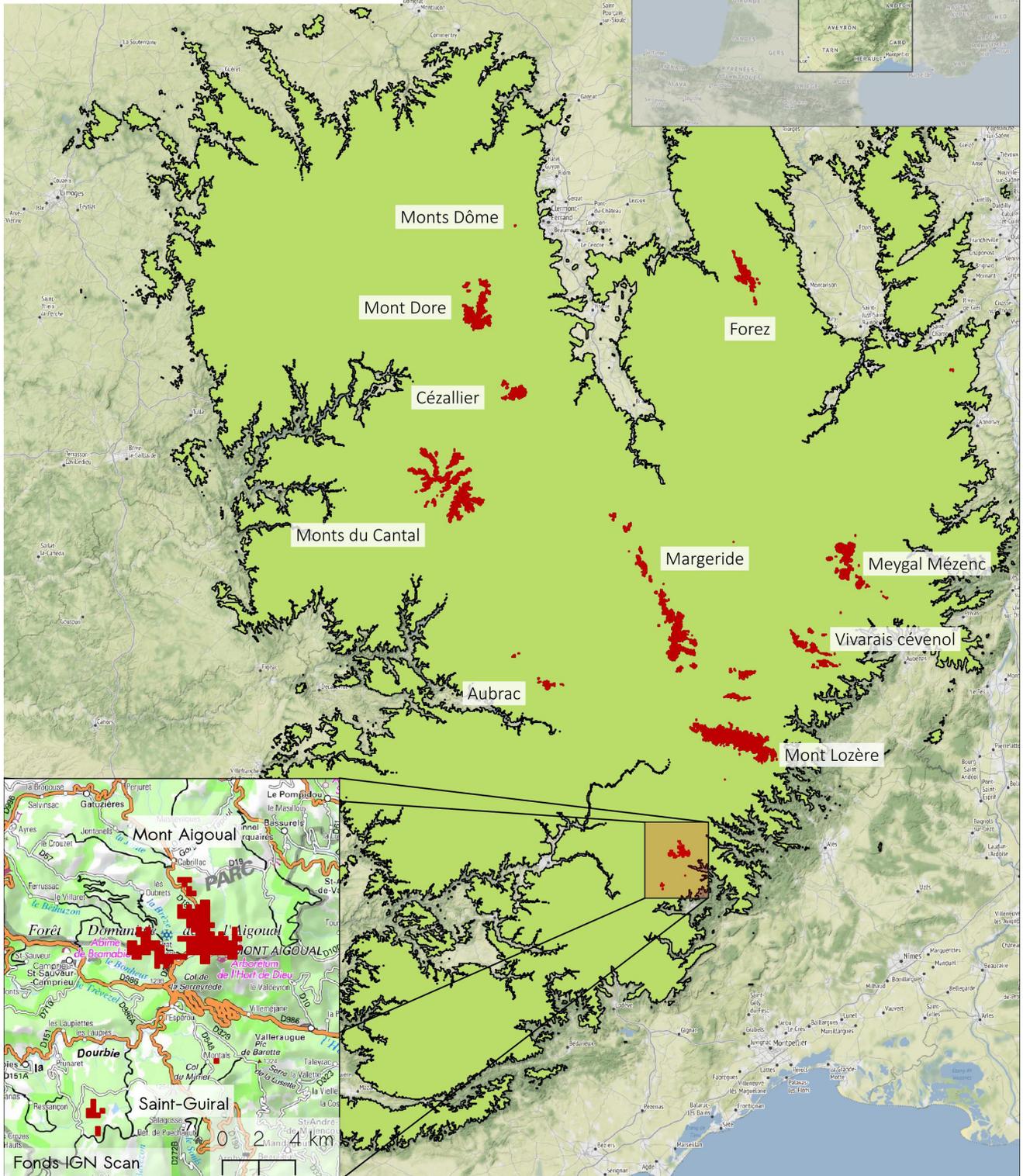
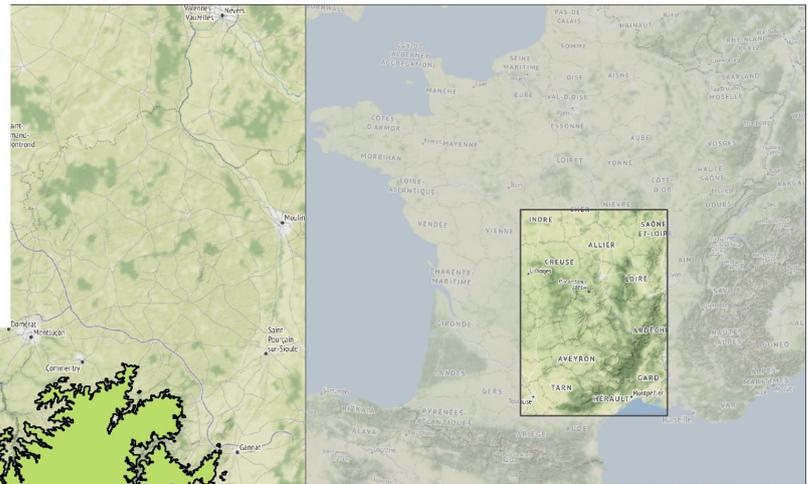
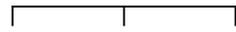


Figure 1 – Montagnes du Massif central français dépassant les 1400 m d'altitude (Données source : IGN, BD Alti, pixel de 250 m ; toponymie d'après Antonetti et al. 2006).

évoque par ailleurs « la découverte faite par les forestiers [...] de fortes souches de hêtres au voisinage du sommet » (p. 427). Cette « découverte » marquera les esprits à tel point qu'elle restera jusqu'à nos jours un argument récurrent des botanistes montpelliérains contre l'existence d'un étage subalpin sur l'Aigoual.

### *Josias Braun(-Blanquet) : le début des clivages*

Dans ce contexte historiquement chargé, le point de vue du disciple le plus fameux du professeur Flahault devient particulièrement intéressant : dans sa célèbre thèse sur la végétation du mont Aigoual publiée en 1915, Josias Braun(-Blanquet) décrit l'étage sommital ainsi : « Sur les sommets les plus élevés la végétation arbustive fait complètement défaut et les plantations exécutées depuis 40 ans y donnent de piètres résultats » (Braun 1915 : 39). Concernant l'origine des milieux non boisés du sommet, il conclut (p. 102) : « Nous sommes d'ailleurs amenés à croire que la crête principale de l'Aigoual a constitué de tout temps un îlot dépourvu de végétation arborescente sous l'action des vents violents empêchant le développement des arbres » (voir aussi Braun-Blanquet 1933 : 40). Ainsi, l'interprétation de l'étage sommital de l'Aigoual par Braun-Blanquet diffère sensiblement de celle de son maître de thèse. Ce clivage montpelliérain traversera comme un fil rouge les descriptions de la végétation du Massif central du XX<sup>e</sup> siècle.

C'est Braun-Blanquet lui-même qui, quelques années plus tard, introduit du flou dans les descriptions d'étages de végétation et leurs cortèges floristiques caractéristiques, puisqu'il utilise le terme étage *subalpin* comme équivalent à l'étage montagnard (Braun-Blanquet 1923 : 176). Contrairement à Flahault, il accepte l'existence dans le Massif central d'une limite naturelle supérieure de la forêt et situe celle-ci vers 1500 mètres, mais il désigne l'étage situé au-dessus de cette limite comme alpin (Braun-Blanquet 1926 : 29, 181).

### *Les auteurs auvergnats*

À la même époque dans les monts Dore, Luquet (1926 : 557) suit les définitions de Flahault (1901) et Braun-Blanquet (1926) : il définit l'étage subalpin comme étage du Hêtre et l'étage supérieur comme alpin. Ce flou terminologique est enfin résolu par Rioux & Quézel (1950 : 5) dans un travail sur les monts du Cantal. Pour ces auteurs, « l'étage subalpin, d'où n'est pas à priori exclu le sapin, s'étend depuis 1500 m jusqu'aux sommets ». Dans la seconde partie de leur travail, ils décrivent des Pins à crochets comme des « vestiges de l'ancienne forêt où comme dans les Alpes il occupait l'horizon asylvatique supérieur » (Quézel & Rioux 1954 : 349). Ils précisent toutefois que « des prairies subalpines ont sans doute primitivement occupé la totalité de la zone asylvatique » (Quézel & Rioux 1954 : 372). Leurs indications oscillent selon les paragraphes entre 1500 et 1600 m pour l'« horizon subalpin ». Les auteurs plus récents abandonnent l'hypothèse de Flahault au sujet des sommets anciennement boisés par le Hêtre et décrivent l'étage subalpin des sommets auvergnats notamment à travers la structure et la composition floristique des associations végétales qui le caractérisent (e.g. Thébaud et al. 1992 ; Michalet & Philippe 1996 ; Thébaud 2004 ; Roux 2017). Ils en déduisent même une différenciation, pour les massifs les plus hauts, monts Dore et Cantal notamment : un sous-étage subalpin inférieur, pénétré de

taxons d'ourlets et de lisières et un sous-étage subalpin supérieur, où apparaît un lot important d'orophytes strictement asylvatiques (Thébaud 1988 ; Coquillard et al. 1994 ; Michalet & Philippe 1994, 1996 ; Thébaud & Roux 2018). L'Atlas de la Flore d'Auvergne propose la synthèse suivante : « Au-dessus de 1400 m, l'étage subalpin présente en Auvergne l'originalité de n'être pas arboré comme dans les Alpes (Épicéa, Mélèze) ou les Pyrénées (Pin à crochets). En lieu et place de la forêt de conifères subalpine, les hautes terres auvergnates, qui culminent entre 1500 et 1885 m, portent des formations rases, herbacées (pelouses à Nard) ou buissonnantes (landes à éricacées), où s'aventurent quelques arbres pionniers (sorbiers, pins, bouleaux) » (Antonetti et al. 2006 : 29).

### *Les sommets cévenols : un débat sans fin ?*

La discussion sur le passé boisé ou non des sommets cévenols a pris source en ces lieux et y perdure toujours, et ce malgré des avancées considérables et indéniables en termes de connaissances notamment pédologiques. La référence la plus intéressante à ce titre est celle de Lemée (1950) qui analyse le profil singulier du substrat sommital du mont Aigoual. Lemée décrit le profil analysé ainsi : « Ce sol est très riche en débris végétaux parmi lesquels on reconnaît de nombreux pollens. Ces derniers étaient assez bien conservés pour nous permettre d'établir un diagramme pollinique qui a le double intérêt, phytogéographique et pédologique, de présenter un tableau de l'histoire forestière de l'Aigoual depuis le début de l'édification du sol et de dater les phases de cette édification. » Ses analyses pollinique et pédologique l'amènent à la conclusion suivante (p. 181) : « Cette régularité de l'édification est l'indice de la constance des conditions du milieu qui ont régné au sommet de l'Aigoual depuis 8000 ans : végétation herbacée primitive, absence constante d'arbres, température moyenne faible... ». Fort de ces constats, Lemée conclut : « Aux arguments floristiques et pédologiques, l'analyse pollinique ajoute des arguments en faveur de l'absence primitive de la forêt au sommet de l'Aigoual... ».

Par la suite, Carbiener (1963) propose pour ces sols typiques de l'étage subalpin le terme «ranker cryptopodzolique», aujourd'hui nommé «podzsol humique» dans le référentiel pédologique de l'Association française pour l'étude des sols (Baize & Girard 2008). Ce type pédologique est par ailleurs également cité par Thébaud (1988) dans les monts du Forez et Legros (2007) sur les sommets du Massif central.

Lossaint et al. (1974 : 226) dressent un schéma précis de la répartition altitudinale de ces rankers cryptopodzoliques dans le massif de l'Aigoual. Ce schéma indique leur présence à partir de 1350 m d'altitude sur versant nord, et à partir de 1450 m sur versant sud. Vu la pertinence de ces résultats, il est dommage de constater que l'article de Lemée n'ait fait l'objet d'aucune citation de la part de botanistes ou pédologues montpelliérains. La publication était pourtant connue, elle a par exemple fait l'objet d'une note bibliographique par Marres (1949).

Dès les années 1960, certaines publications détaillées et bien documentées font état de conditions stationnelles typiquement subalpines sur les sommets cévenols. Rol (1953 : 41) par exemple exprime son point de vue de forestier : « Le sommet du Grand

Aigoual, au-dessus de 1.450 ou 1.500 m, est occupé par une pelouse pseudo-alpine, certainement primitive et dont l'existence est liée à l'extrême violence des vents à cette altitude, empêchant le développement de tous végétaux ligneux ». En 1968, Bresoles publie une première cartographie détaillée de la végétation du mont Lozère. Il attribue l'ensemble de la crête du massif au-dessus de 1400 m environ à la « série subalpine du Génévrier nain ».

Rousvoal (1973) ajoute des arguments climatologiques à ces interprétations, en définissant 4 classes thermiques en Cévennes. Le sommet de l'Aigoual est classé en « climat microthermique à été frais très court, à hiver très froid », tout comme les parties élevées du massif du mont Lozère et celles du mont Mézenc (carte 2 Rousvoal 1973).

En dépit de ces publications récentes et précises, Ozenda (1975 : 9) revient dans un premier temps sur l'avis initial de Flahault : « Dans la bordure Sud du Massif central français, l'étagement est plus simple que dans les Pyrénées orientales, car l'altitude ne permet pas la présence des étages subalpin et alpin ». Dix ans plus tard, dans son œuvre magistrale sur la végétation de la chaîne alpine, il modifie toutefois son point de vue en proposant une définition ajustée de l'étage subalpin. Il est d'ailleurs à souligner que cette définition n'évoque pas les grands résineux (Sapin, Épicéa, Mélèze...) si souvent cités : « L'étage subalpin peut être défini [...] comme l'espace compris entre d'une part la limite supérieure du Hêtre (et en zone intra-alpine, où le Hêtre manque, celle du Pin sylvestre), d'autre part la limite supérieure potentielle de la végétation ligneuse considérée [...] comme base de l'étage alpin » (Ozenda 1985 : 197). En 1987, il conclut : « Dans le Massif central, la limite supérieure de l'étage montagnard, formée par la Hêtraie et plus localement par des sapinières, a été abaissée par des pâturages et se situe aux environs de 1400 m » (Ozenda & Lucas 1987 : 75 ; voir aussi Ozenda 2002 : 32).

Au vu de ces avancées notables, on aurait pu s'attendre à une cartographie sans ambiguïté des étages de végétation du Languedoc-Roussillon (Godron 1988), or ce n'est pas le cas. L'auteur décrit l'étage subalpin ainsi : « La limite inférieure de l'étage subalpin est comprise entre 1500 et 1800 mètres. C'est pourquoi il n'est bien développé, en Languedoc, que dans les Pyrénées-Orientales » Godron (1988 : 20). Il signale ensuite, comme « témoignage contradictoire du passé », la fameuse vieille souche déjà citée par Flahault (1901) trouvée « en creusant les fondations de l'observatoire de l'Aigoual ». La carte des étages alors produite affiche la crête du mont Lozère en « subalpin », et celle du mont Aigoual en « montagnard moyen et inférieur ». Après avoir discuté l'appartenance du sommet de l'Aigoual à l'étage subalpin, ce choix apparaît comme erroné.

Cette carte de Godron, y compris son arbitrage sur le subalpin à l'Aigoual, se retrouve dans les ouvrages les plus récents du Parc national des Cévennes (Crosnier et al. 2014 : 19). Pourtant, le parc assure dès la fin des années 90 la maîtrise d'ouvrage pour la réalisation d'une typologie forestière sur les parties élevées de ses massifs. Dans une pré-étude pour cette typologie, Thomas et al. (1999 : 36) suivent la terminologie de Godron au sujet des étages mais constatent : « Ce schéma [subalpin] est essentiellement développé sur le sommet du mont Lozère, mais certains de ces éléments se retrouvent sur les sommets du mont Aigoual, bien

que ceux-ci ne soient généralement pas considérés comme appartenant au subalpin ». Plus tard, l'auteur de la typologie validée poursuit cet argumentaire : « Dans les conditions les plus exposées au froid et au vent (crêtes), la forêt ne peut plus s'installer du fait de conditions climatiques trop défavorables. La végétation correspond alors à une lande que caractérise la série du Génévrier nain. [...] L'étage subalpin se limite aux croupes sommitales du mont Lozère et, localement, sur celles de l'Aigoual » (Boissier 2002, 2007).

Ces travaux locaux et récents ne sont pas cités par Mathez & Molina (2011 : 4) dans leur texte rédigé pour le compte du CSRPN-LR sur les étages de végétation dans les ZNIEFF du Languedoc-Roussillon. Ces auteurs reprennent la définition d'origine pyrénéenne et statuent : « l'étage subalpin s'étend de 1700 à 2200 m. [...] On le trouve également sur les parties sommitales du mont Lozère où il est représenté par des landes subalpines à Génévrier nain. À noter : on a souvent parlé d'un étage subalpin sur le sommet de l'Aigoual, tout au plus peut-on qualifier les landes et pelouses de la partie sommitale de l'Aigoual (c. 1600 m.) de « pseudoalpines », mais nullement de subalpines ». Cet avis a été récemment commenté par Mathez (2017) : « Je pense que l'école universitaire montpelliéraine (Emberger, Nozeran, Sauvage...) a conservé et transmis en les modernisant dans ses enseignements de terrain les conclusions de Flahault (1901 : en particulier 399-400) en considérant que l'étage subalpin est absent du sommet de l'Aigoual. Les raisons de cette interprétation méritaient d'être précisées, discutées, voire nuancées [...] ».

### *L'apport des données climatologiques*

Il est intéressant de noter que plusieurs chercheurs en écologie des groupements, aussi bien végétaux que faunistiques, ont tenté de définir les étages de végétation à travers certaines données climatologiques (Rivas-Martínez 1981 ; Géhu et al. 1984 ; Defaut 1996 ; Julve 1999). Les variables retenues ne sont pas identiques selon les auteurs, une comparaison détaillée n'est donc pas possible dans le cadre du présent travail. Il est toutefois possible de comparer les résultats obtenus pour le sommet du mont Aigoual : notamment la variable « température moyenne annuelle » de 4,7°C indiquée par Météo France (1997) correspond au critère (boréo-)subalpin des quatre travaux cités.

### *Conclusion : l'étage subalpin sur le mont Aigoual*

Avant de conclure, nous pouvons d'abord souligner l'exploit de Flahault qui, sans avoir publié d'étude détaillée de la flore ou de la végétation de la région, a réussi à transmettre à plusieurs générations de botanistes montpelliérains un avis qui reposait probablement sur son envie de participer au reboisement d'un massif fortement dénudé par l'action séculaire de l'homme et ses troupeaux.

Ensuite, il convient de retenir une définition sans ambiguïté de l'étage subalpin. Il nous paraît plus que logique de retenir la définition de Löve (1970 : 69) proposée pour une validité à l'échelle mondiale : « L'étage subalpin est l'étage naturel situé sous l'étage sans arbres, avec comme limite inférieure la forêt montagnarde dense et comme limite supérieure celle des arbres [treeline] ».

À noter que cette définition est parfaitement équivalente à celle donnée par Dupias (1985 : 141) pour la chaîne des Pyrénées : « L'étage subalpin des Pyrénées s'étend, selon H. Gaussen, entre la limite supérieure des forêts denses (essentiellement ici les hêtraies) et la limite supérieure des arbres ».

Il est finalement important de signaler un complément de définition apporté par Löve (1970 : 68) : « La limite inférieure du subalpin se situe là où les troncs et houppiers des arbres commencent à être bien développés, avec un recouvrement au sol de plus de 50 %, et avec un sous-bois constitué d'espèces herbacées et arbustives typiques de communautés forestières et une faune également typique de conditions forestières ». Parmi ces éléments, le développement des troncs et houppiers nous paraît le plus facile à observer sur le terrain.

Compte-tenu des arguments pédologiques, palynologiques et climatologiques étayés ci-dessus, et en appliquant la définition de Löve sur le massif de l'Aigoual, la présence d'un étage subalpin n'y fait aucun doute. Par la suite sont exposés les résultats de nos recherches visant la délimitation et la caractérisation floristique de cet étage.



Photo 1 – Hêtres en limite de l'étage subalpin impactés par le froid, potentiellement des gelées tardives (sommet de l'Aigoual, 01 juin 2018, photo M. Kluszczewski).

## Étude de l'étage subalpin du mont Aigoual

### Méthodes

Nous avons parcouru l'ensemble des zones du massif dépassant 1200 m d'altitude afin d'y récolter deux types de données :

- Type 1 : hêtres à port tortueux voire rabougri, et n'ayant pas développé de tronc unique et droit ;
- Type 2 : espèces de plantes vasculaires potentiellement liées aux parties sommitales du massif.

L'ensemble des données d'observation ont été pointées par GPS et sont versées au Système d'Informations du CEN L-R. Au total, plus de 5200 données ont été produites et analysées. Le CEN L-R étant adhérent au Système d'Information sur la Nature et les Paysages (SINP), les données contenues dans ses bases sont régulièrement versées au SINP national. Nous avons

également intégré les données SINP déjà disponibles, mais assez peu nombreuses (SINP 2018).

Nous avons visé un inventaire proche de l'exhaustif, en réalisant des pointages tous les 10 mètres si besoin. Chaque point « espèce » est accompagné non seulement des données de référence habituelles (référentiel, date, observateur, etc.), mais aussi d'une valeur « effectif observé » (Tab. 1). Les données ainsi obtenues permettent une cartographie de chaque élément (taxons et habitats) sous forme de nuages de points. Ce type de représentation reflète la réalité terrain de manière très précise.

Tableau 1 – Codes terrain utilisées lors des pointages, et correspondances en termes d'effectifs et de superficies.

Code terrain	Effectif observé
A	< 10 pieds
B	11 à 100 pieds
C	101 à 1000 pieds
D	> 1000 pieds

## Résultats

### Délimitation de l'étage subalpin

Suivant la définition de Löve (1970) et notre choix d'éléments facilement observables à relever sur le terrain, l'étage subalpin peut être délimité en localisant les forêts d'altitude, aux troncs non droits et peu développés. Ce port caractéristique des arbres à l'étage subalpin est souvent signalé. Ozenda (1985 : 201) par exemple écrit : « Ces conditions de milieu déterminent des morphoses particulières (arbres « rabougris », « Kümmerformen ») ». Braun (1915 : 101) décrit leur forme extrême observée à certains points sur l'Aigoual : « Sur les crêtes battues par le vent du nord-ouest le mode de croissance des hêtres ressemble beaucoup à celui du pin rampant des Alpes orientales. De vieux troncs tordus et nouveaux étalent leurs branches rampantes, s'entrelacent, formant un taillis inextricable. En quelques points très exposés leur hauteur dépasse à peine la taille de l'homme ».

La limite inférieure de l'étage subalpin a été dressée à partir des données de type 1. Les polygones ont été dessinés en reliant les points aux altitudes les plus faibles possibles. L'analyse de la position altitudinale des polygones a été réalisée via une extraction des valeurs pour chaque nœud sous système d'informations géographiques.

La figure 2 présente les résultats à l'échelle du massif de l'Aigoual. Quatre secteurs ont été identifiés, représentant au total 261 hectares d'étage subalpin :

- Grand Aigoual : 218 hectares
- Saint-Guiral/Les Trois Quilles : 14 hectares
- Col de Faubel : 19 hectares
- Montagne du Lingas : 10 hectares

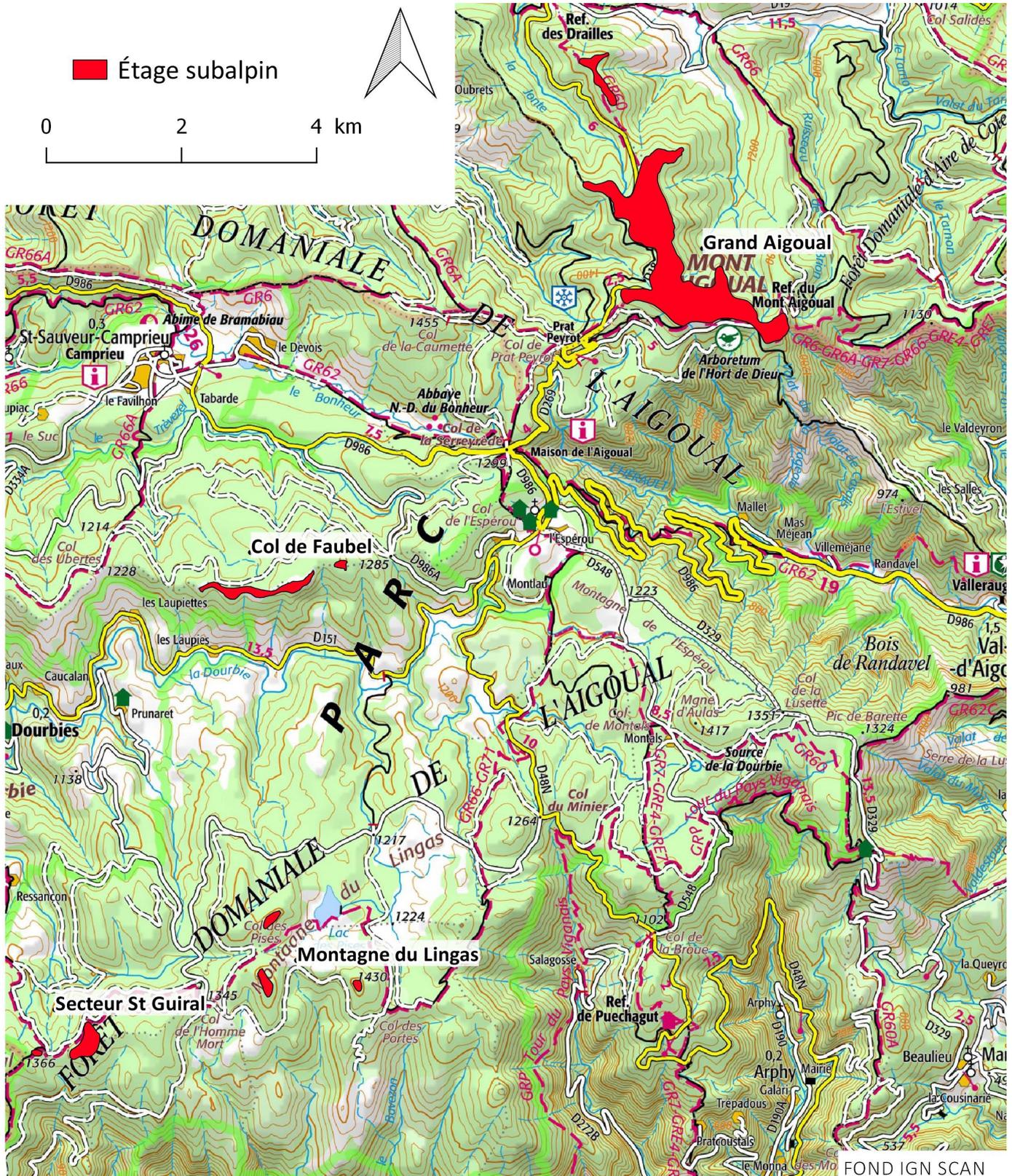


Figure 2 – Secteurs avec étage subalpin identifiés dans le massif de l'Aigoual (en rouge).

La figure 3 illustre les altitudes observées pour la limite inférieure de l'étage subalpin dans les quatre secteurs. À l'échelle du massif, les valeurs varient entre 1310 et 1540 m, avec une médiane à 1460 m.

Une fois cette valeur obtenue, il nous a paru pertinent de la comparer à l'ensemble des altitudes données en littérature à l'échelle du Massif central (Fig. 4). Les valeurs indiquées oscillent entre 1250 m (monts Dôme) et 1520 m (mont Aigoual), avec une médiane à 1455 m. Fait déjà connu, ces altitudes sont assez largement inférieures à celles indiquées pour les Pyrénées et les Alpes. Il est toutefois important de souligner que les limites inférieures de l'étage subalpin mentionnées par les auteurs ne découlent pas d'une méthodologie homogène, elles ne sont donc pas toujours comparables.

### Contribution à la connaissance des hêtraies sommitales

Il est dans ce contexte pertinent de s'intéresser à l'habitat d'intérêt communautaire « 9140 - Hêtraies subalpines ». Le Manuel d'interprétation des habitats de l'Union européenne (Commission européenne 1999) définit cet habitat d'intérêt communautaire de la manière suivante : « Bois à *Fagus sylvatica* généralement composés d'arbres bas, bas-branchus, avec beaucoup d'érables (*Acer pseudoplatanus*), formant la limite altitudinale des forêts dans les basses montagnes à climat océanique de l'Europe occidentale, du centre et du nord de l'Europe centrale. La strate herbacée est similaire à celle de 9130 ou, localement, de 9110, et inclut des éléments des pelouses ouvertes adjacentes. » Les seules espèces végétales indiquées comme caractéristiques de cet habitat sont *Fagus sylvatica*, *Acer pseudoplatanus* et *Rumex arifolius*.

Les cahiers d'habitats Natura 2000 (Bensettiti et al. 2001) apportent de nombreuses précisions : « Il s'agit de "hêtraies" généralement en situation sommitale, sur les montagnes moyennement élevées, installées sur de nombreux types de sols (acides ou calcaires) à l'étage subalpin [...] Ce type d'habitat se rencontre sur les sommets des ballons des Vosges, sur la haute chaîne jurassienne, dans les Préalpes calcaires du nord des Alpes, sur les sommets du Massif central (et des Cévennes) et sur quelques massifs de la chaîne pyrénéenne. » La fiche 3 de l'habitat décline la variante géographique des « Hêtraies subalpines à Érable et Oseille à feuilles d'Arum du Massif central et des Pyrénées ».

Cette fiche décrit notamment les variations de l'habitat selon l'altitude, avec une forme du montagnard supérieur, sur ubac, en dépression froide avec des arbres de 18 à 20 m, ainsi qu'une forme du subalpin inférieur avec des arbres de plus en plus courts et une plus grande richesse en espèces de mégaphorbiaies. Il est

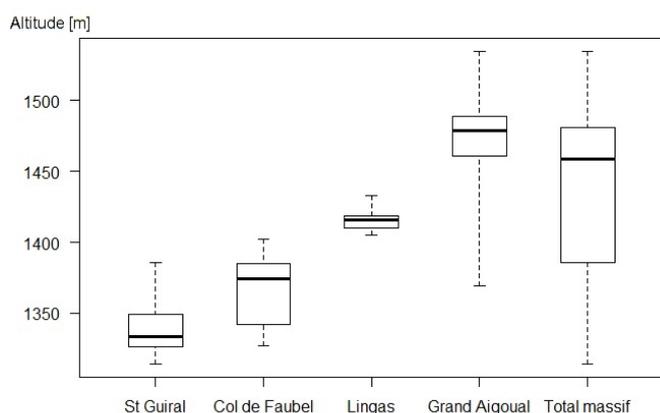


Figure 3 – Diagrammes en boîtes de la limite inférieure de l'étage subalpin observée dans les différents secteurs (valeurs minimales, maximales, quartiles et médianes).

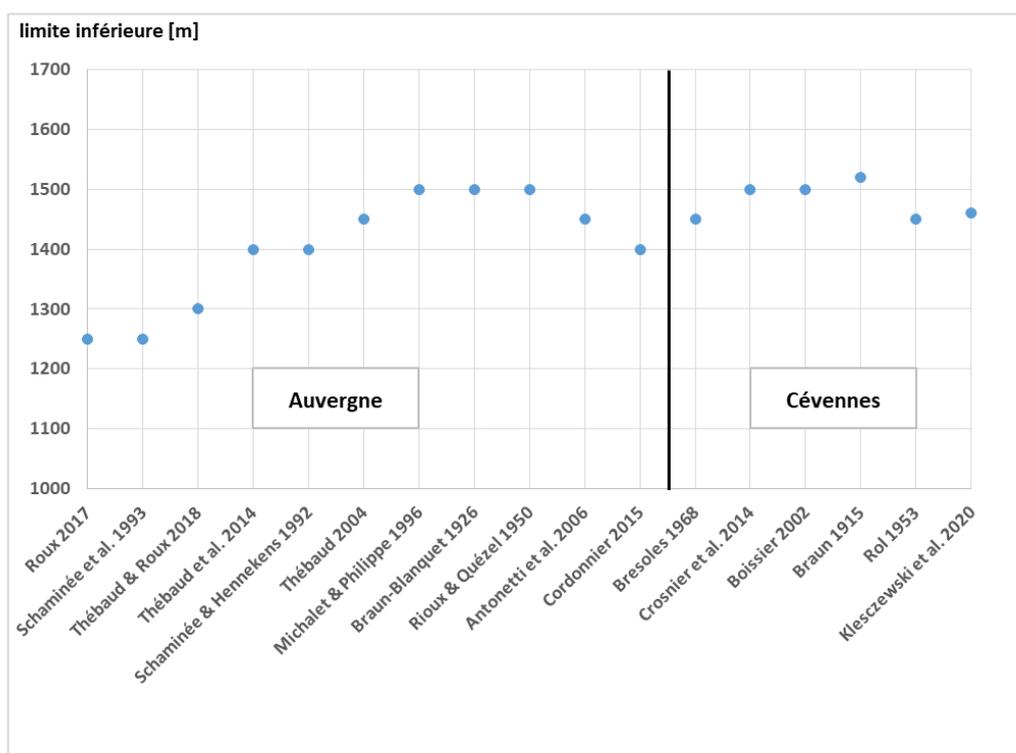


Figure 4 – Comparaison des valeurs de limite inférieure de l'étage subalpin indiquées dans le Massif central. Les références bibliographiques sont classées du nord au sud.

par conséquent à souligner que l'habitat d'intérêt communautaire « 9140 - Hêtraies subalpines » possède une variante sur ubac qui appartient à l'étage montagnard supérieur. Les cahiers d'habitats évoquent d'autres variantes selon le bilan hydrique lié à la position topographique, comme une variante de ravins, offrant une forte humidité atmosphérique permanente, et de ce fait très riche en hautes herbes (*Ail victorial*, *Adénostyle*...), ou encore une variante plus mésophile sur plateaux et pentes, en conditions moyennes dépourvue de ces espèces. Cet habitat forestier très particulier a fait l'objet d'une étude détaillée en Auvergne (Seytre 2008). L'auteur y adopte toutefois une position nettement plus restreinte que celle des Cahiers d'habitats : Il choisit « de prendre en compte uniquement les individus de hêtraies dont le tapis herbacé est suffisamment pourvu en espèces de mégaphorbiaies (*Cacalia* [= *Adenostyles*] *alliariae*, *Allium victorialis* notamment) ».

L'habitat d'intérêt communautaire 9140 a été signalé par Rameau (1996 : 37) sur les deux grands massifs du Parc national des Cévennes sous l'intitulé « Hêtraies, sapinières-hêtraies subalpines des sommets de l'Aigoual et du Lozère ». Il n'a toutefois pas fait l'objet d'inventaire ou de cartographie dans le cadre du site Natura 2000 de l'Aigoual-Lingas (Duguépéroux 1997) ou de l'activité du Parc national (comm. pers. F. Duguépéroux 2018).

Nos données nous amènent à considérer deux variantes de l'habitat 9140 sur le massif de l'Aigoual :

- Variante avec *Ail victorial* et espèces de mégaphorbiaies dont *Adénostyle* : secteurs du sommet et Saint-Guiral/Trois Quilles - superficie 63 ha (photo 2);
- Variante sans espèces de mégaphorbiaies : tous secteurs - superficie 45 ha.



Photo 2 - Variante à *Ail victorial* de l'habitat d'intérêt communautaire « 9140 hêtraies subalpines ». Hêtraie tortueuse typiquement subalpine, la hauteur des arbres est d'environ 2 mètres (réserve de Peyrebesse, secteur Saint-Guiral/Trois Quilles, 21 juillet 2017, photo M. Kleszczewski).

Ainsi, sur l'ensemble du massif de l'Aigoual, l'habitat 9140 est développé sur une totalité d'environ 108 hectares (Fig. 5). Avec son tapis d'espèces de mégaphorbiaies et parfois d'*Ail victorial*, la variante 1 est la plus rare du massif. Comme décrit dans les cahiers d'habitats (Bensettiti et al. 2001), cette variante existe dans le massif de l'Aigoual aussi bien sous futaies relativement bien développées de l'étage montagnard supérieur que sous hêtres rabougrés d'à peine 2 m de hauteur typiquement

subalpines. Ce gradient est particulièrement bien réalisé dans la réserve biologique intégrale de Peyrebesse. Cette réserve créée en 1982 porte sur 15,7 hectares de ce type de hêtraies et de pelouses subalpines adjacentes dans le secteur du Saint-Guiral/ Les Trois Quilles (MNHN 2020b).

Sur le mont Aigoual, d'après nos données, 36 hectares (33%) de l'habitat 9140 sont situés à l'étage montagnard supérieur, et 72 hectares (67%) au sein de l'étage subalpin tel que défini plus haut.

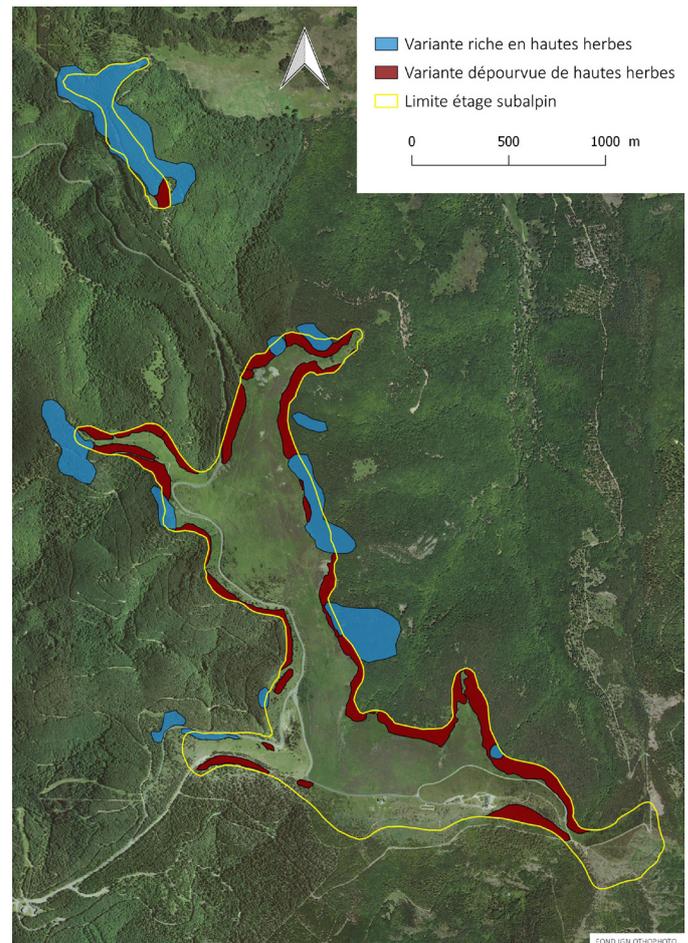


Figure 5 - Cartographie de l'habitat d'intérêt communautaire 9140 autour du sommet de l'Aigoual.

## Inventaire de la flore des milieux subalpins non boisés

### Méthodes

La prochaine analyse porte sur les espèces de flore vasculaire liées à l'étage subalpin du mont Aigoual. Après compilation des données connues (Braun-Blanquet 1915, 1926, 1933, 1953 ; Justin & Rousselle 1997 ; Kleszczewski 1998, 2010 ; Lasmer & Kleszczewski 2012 ; SINP 2018), nous avons recherché les espèces potentiellement caractéristiques de cet étage, d'après la méthodologie proche de l'exhaustivité détaillée plus haut. Dans ce contexte, les milieux ouverts situés entre 1300 et 1400 m d'altitude ont fait l'objet d'une attention particulière. De ce fait, il est relativement probable que nos données reflètent de façon précise les aires de présence des espèces visées et plus particulièrement leurs limites en termes d'altitudes inférieures.

## Terminologie

Pour dresser la liste des espèces « caractéristiques locales » de l'étage subalpin du mont Aigoual, nous avons retenu celles dont une partie significative des effectifs sont situés au sein des polygones identifiés. Nous avons fixé le seuil significatif à 95 %. Cette analyse permet de mettre en évidence les espèces dont l'optimum écologique local est situé à l'étage subalpin. Schaminée & Meertens (1991 : 155) ont proposé le terme anorophytes pour les espèces dont l'optimum altitudinal se situe entre 1500 et 3000 m (du grec ancien -ana qui signifie « en haut de »). Comme exemples pour les monts du Forez, ces auteurs citent notamment *Alchemilla alpina*, *Allium victorialis*, *Scorzoneroides pyrenaica*, *Trifolium alpinum*. Par opposition à cette première catégorie, un autre terme est défini pour les espèces montagnardes avec optimum entre 700 et 1500 m d'altitude, ces taxons sont dénommés katorophytes (du grec ancien -kata : « vers le bas »).

Ce choix de limite d'altitude nous paraît très pertinent, de manière générale et plus particulièrement dans le cadre de la présente étude. Par la suite, nous utiliserons alors le terme anorophytes pour désigner les espèces avec optimum aux étages subalpin et alpin. Dans le massif de l'Aigoual seul l'étage subalpin existe, et la limite altitudinale moyenne se situe vers 1450 m. Cette définition précise est nécessaire dans la mesure où Schaminée & Meertens avaient attribué les altitudes entre 700 et 1500 m à l'étage montagnard et subalpin (« montane and subalpine zone »),

et celles au-delà à l'étage alpin (« alpine zone »). Cette confusion terminologique devait être corrigée selon les définitions données en introduction du présent article.

## Résultats

Nous avons ainsi pu mettre en évidence 17 espèces à optimum subalpin dans le massif du mont Aigoual » (Tab. 2). La dernière colonne indique le nombre de secteurs du subalpin (sommet, Col de Faubel, Lingas, St. Guiral) avec présence du taxon. Sans surprise, c'est le secteur « sommet » qui accueille la majorité des espèces avec optimum subalpin pour le massif.

Plus de la moitié de ces taxons sont liés aux milieux herbacés ouverts de type pelouses et landes.

Plusieurs espèces du tableau 2 ne possèdent que très peu de stations et sont de ce fait les plus menacées de disparition du massif : *Agrostis rupestris*, *Alchemilla heteropoda*, *Epilobium alsinifolium*, *E. anagallidifolium*, *Luzula sudetica*, *Veronica fruticans*.

D'autres taxons ont fait l'objet de dizaines voire centaines de pointages : *Festuca airoides*, *Jasione laevis*, *Phyteuma hemisphaericum*, *Trifolium alpinum*.

À travers les aires de répartition très confinées de *Juncus trifidus* et de *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum*, la figure 6 met probablement en évidence les secteurs les plus froids du

Tableau 2 – Espèces significativement liées à l'étage subalpin dans le massif de l'Aigoual. Source donnée *Agrostis rupestris* : Thébaud 2019 (comm. pers.).

Espèces	Habitats dans le massif de l'Aigoual				Nb de secteurs avec présence
	Hêtraies / lisières	Pelouses / landes	Milieux rocheux	Sources / mégaphorbiaies	
<i>Agrostis rupestris</i> All.		X			1
<i>Alchemilla heteropoda</i> Buser				X	1
<i>Corydalis cava</i> (L.) Schweigg. & Körte	X				1
<i>Corydalis intermedia</i> (L.) Mérat	X				2
<i>Epilobium alsinifolium</i> Vill.				X	1
<i>Epilobium anagallidifolium</i> Lam.				X	1
<i>Festuca airoides</i> Lam.		X			3
<i>Jasione laevis</i> Lam.		X	X		3
<i>Juncus trifidus</i> L.		X	X		1
<i>Juniperus communis</i> L. ssp. <i>nana</i> (Hook) Syme		X			2
<i>Luzula sudetica</i> (Huds.) Gaudin		X			1
<i>Paradisea liliastrum</i> (L.) Bertol.		X			1
<i>Phyteuma hemisphaericum</i> L.		X	X		1 & Col de la Lusette
<i>Ranunculus plataniifolius</i> L.	X				1
<i>Trifolium alpinum</i> L.		X			1
<i>Vaccinium uliginosum</i> L. ssp. <i>microphyllum</i> (Lange) Tolm.		X	X		1
<i>Veronica fruticans</i> Jacq.			X		1
<b>Total : 17 espèces</b>	<b>3</b>	<b>10</b>	<b>5</b>	<b>3</b>	

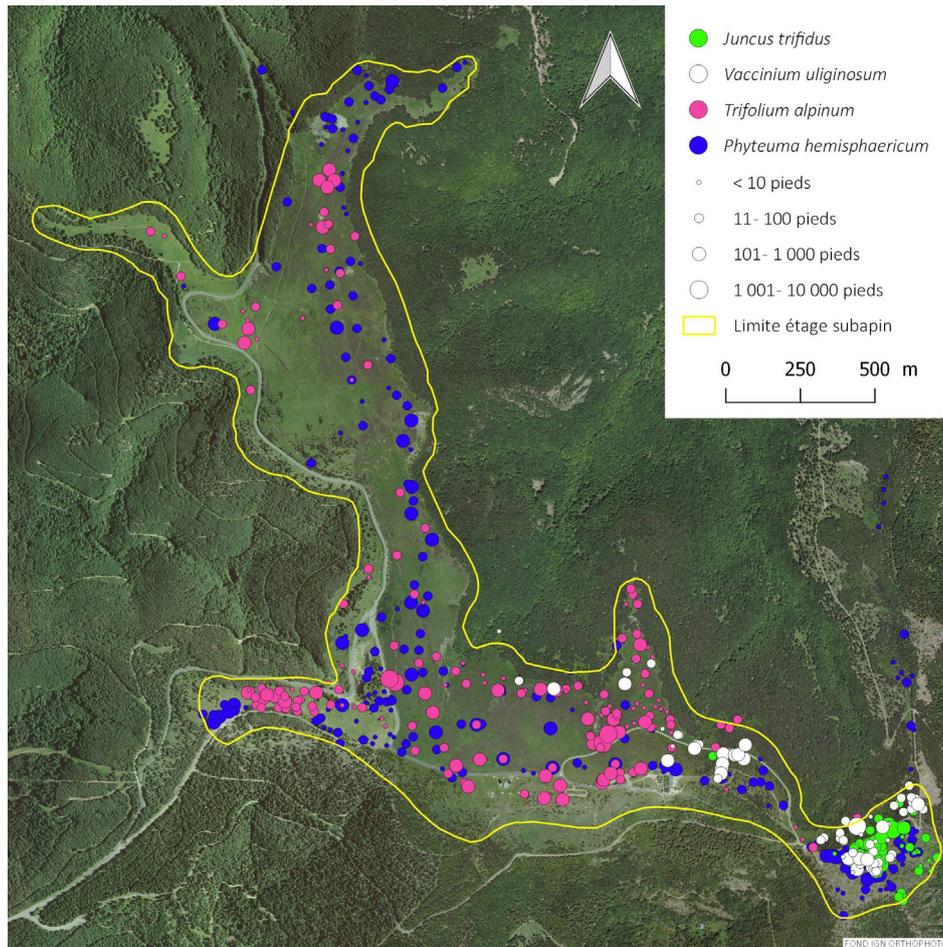


Figure 6 – Cartographie de quatre espèces liées à l'étage subalpin dans le massif de l'Aigoual, secteur du sommet. Il s'agit ici des seules stations de *Juncus trifidus*, *Trifolium alpinum* et *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum* connues dans le massif.

massif. Il s'agit des versants nord du Grand Aigoual et du Pic de la Fageole (photo 3), zones déjà identifiées par Braun-Blanquet (1933). Signalons toutefois que nos pointages couvrent une zone légèrement plus vaste que celle attendue d'après les descriptions de cet auteur.

Nous avons dressé une seconde liste comprenant dix autres espèces d'affinité subalpine (Tab. 3). Les stations connues de ces espèces ne sont pas significativement concentrées au sein des polygones du subalpin identifiés, mais montrent une tendance nette pour les milieux sommitaux. Par exemple, dans le massif de l'Aigoual, la totalité des stations en milieux peu anthropisés d'*Alchemilla transiens* et de *Scorzoneroides pyrenaica* s'intègrent aux nardaies sommitales (Kleszczewski 1998). Toutefois, ces deux espèces arrivent également à s'installer le long de certaines pistes forestières et routes, entre 1300 et 1400 m d'altitude, mais en dehors des polygones du subalpin (Fig. 7).

Cinq autres espèces du tableau 3 sont liées à des milieux rocheux partiellement situés en dehors des secteurs subalpins délimités à travers le critère de structure forestière.

Quant à l'Ail victorialis qui possède aussi des stations en hêtraies et ripisylves montagnardes, ses stations en milieu sec et ouvert de type pelouses, landes et lisières connexes sont exclusivement situées au sein de l'étage subalpin.



Photo 3 – Pelouse subalpine à dominance de Jonc trifide (*Juncus trifidus*), Pic de la Fageole, 15 juillet 2019, photo M. Kleszczewski.

Tableau 3 – Espèces d'affinité subalpine dans le massif de l'Aigoual.

Espèces	Habitats dans le massif de l'Aigoual				Nb de secteurs avec présence
	Hêtraies / lisières	Pelouses / landes	Milieus rocheux	Sources / mégaphor- biaies	
<i>Alchemilla transiens</i> (Buser) Buser (incl. <i>A. alpina</i> L. & <i>A. lucida</i> Buser)		X			4
<i>Allium victorialis</i> L. (en milieux ouverts)		X			2
<i>Ceratocarpus claviculata</i> (L.) Lidén	X				1
<i>Cryptogramma crispa</i> (L.) R. Br.			X		1 & Col de la Lusette
<i>Helictotrichon sedenense</i> (Clarion ex DC.) Holub			X (calcaire)		1 (proche sommet)
<i>Lonicera alpigena</i> L.	X				1
<i>Minuartia laricifolia</i> (L.) Schinz & Thell.		X	X		1 & Col de la Lusette
<i>Pedicularis comosa</i> L.		X			2 (& L'Espérou)
<i>Rosa pendulina</i> L.			X		1 & Col de la Lusette
<i>Scorzoneroides pyrenaica</i> (Gouan) Holub		X			1
<b>Total : 10 espèces</b>	<b>2</b>	<b>5</b>	<b>4</b>	<b>-</b>	

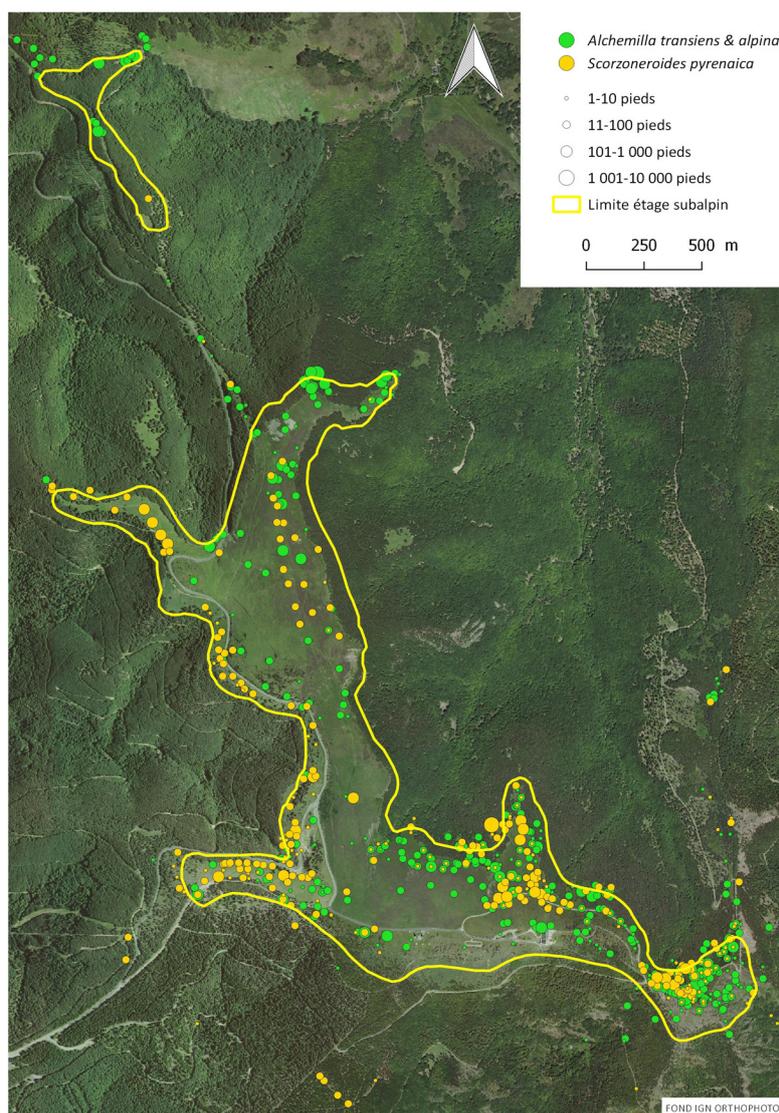


Figure 7 – Cartographie de deux taxons d'affinité subalpine dans le massif de l'Aigoual, secteur du sommet.

## Réflexions pour l'élaboration d'une liste de référence des anorophytes du Massif central

### Méthodes

Suite à ce premier inventaire des anorophytes du mont Aigoual, il paraissait intéressant de tenter une synthèse à l'échelle du Massif central, dans la continuité des travaux de Braun-Blanquet (1923 : 149, 169), de Luquet (1926 : 563) et de Lemée (1956 : 78). Une telle approche est rendue possible par la parution d'assez nombreux ouvrages traitant de la flore sommitale du Massif central. Pour l'Auvergne, le récent Atlas de la flore (Antonetti et al. 2006) fournit une excellente synthèse, et certains compléments ont été apportés à travers la consultation des publications suivantes : Braun-Blanquet (1953), Chassagne (1956-57), Galtier & Maret (1992), Thébaud et al. (1992), Thébaud (2004), INPN (MNHN 2020a), la base de données en ligne SILENE (2019) et FloreMed (Tison et al. 2014).

La compilation pour le mont Lozère a été réalisée à travers les listes publiées par Braun-Blanquet (1953 : 58), Bresoles (1968) et Jestin & Rousselle (1997). En revanche, les données de Chauvet & Broyer (1939) non confirmées par Tison et al. (2014) n'ont pas été retenues. La base de données du Parc national des Cévennes a également permis d'actualiser cette compilation (F. Hopkins, comm. pers.).

À l'échelle du Massif central, un seul massif dépassant les 1400 m d'altitude n'a pas pu être pris en compte pour manque de données : il s'agit du massif lozérien situé au nord de la source de

l'Allier, le Moure de la Gardille.

Nous avons tenté de déceler les espèces avec optimum évident à l'étage subalpin et à l'échelle de l'ensemble du Massif central. Ainsi, nous avons retenu les espèces dont les stations connues se situent exclusivement ou presque à l'étage subalpin. Par exemple, certains taxons liés à l'étage subalpin du mont Aigoual comme *Jasione laevis* montrent une gamme d'altitudes beaucoup plus large à travers le Massif central et ne se retrouvent donc pas dans cette synthèse. Un autre cas de figure concerne *Luzula spicata*. Cette espèce indiquée depuis Wahlenberg (1812) comme subalpine est depuis souvent citée comme typique de cet étage. Dans les Cévennes, elle est fréquente depuis 1000 m d'altitude, et n'a donc pas non plus été retenue comme anorophyte pour le Massif central.

Compte-tenu du manque de données dans certains secteurs, ces résultats ne constituent évidemment qu'une première approche pouvant servir de base pour des analyses ultérieures.

### Résultats

Le tableau 4 confirme certains faits établis depuis longtemps par Braun-Blanquet (1923 : 194) : « Aux Monts d'Auvergne volcaniques, s'élevant à 1.886 mètres au Sancy (monts Dore), et à 1.858 au Plomb du Cantal, la flore alpine et subalpine du Plateau Central atteint son maximum de développement ». D'un point de vue purement cévenol, ce tableau permet aussi de souligner l'absence en Auvergne des deux corydalis (*Corydalis cava*, *C. intermedia*), de *Juncus trifidus* et de *Minuartia laricifolia*.

Tableau 4 – Synthèse par massif des données disponibles sur les anorophytes du Massif central.

Massif	Cantal	Mont Dore	Meygal/ Mézenc	Forez	Cézallier	Mont Lozère	Mont Aigoual	Monts Dôme	Marge-ride	Aubrac	Devès/ Vivarais
<b>Altitude max.</b>	1855	1885	1753	1634	1551	1699	1565	1465	1552	1469	1421
<b>Espèces (117)</b>											
<i>Agrostis rupestris</i> All.	x	x	x			x	x				
<i>Alchemilla alpigena</i> Buser	x	x	x								
<i>Alchemilla amphisericea</i> Buser	x										
<i>Alchemilla grenieri</i> J.Guillot	x	x			x			x			
<i>Alchemilla heteropoda</i> Buser							x				
<i>Alchemilla transiens</i> (Buser) Buser (incl. <i>A. lucida</i> Buser)	x	x	x		x	x	x	x	x		
<i>Allium victorialis</i> L. (en milieux ouverts)	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	
<i>Androsace halleri</i> L.	x	x	x								
<i>Anemone vernalis</i> L.	x		x			x					
<i>Arctostaphylos uva-ursi</i> (L.) Spreng. var. <i>crassifolius</i> Braun-Blanq.	x		x			x	x?				
<i>Astrantia minor</i> L.	x										
<i>Athyrium distentifolium</i> Tausch ex Opiz	x	x	x	x	x				x		
<i>Bartsia alpina</i> L.	x										
<i>Biscutella arvernensis</i> Jord.	x	x	x								
<i>Bistorta vivipara</i> (L.) Delarbre		x									
<i>Bupleurum ranunculoides</i> L.	x	x									

Massif	Cantal	Mont Dore	Meygal/ Mézenc	Forez	Cézallier	Mont Lozère	Mont Aigoual	Monts Dôme	Marge-ride	Aubrac	Devès/ Vivarais
<i>Calamagrostis phragmitoides</i> Hartm.	x	x									
<i>Carex atrata</i> L.	x										
<i>Carex curvula</i> All.		x									
<i>Carex vaginata</i> Tausch		x									
<i>Cerastium alpinum</i> L.	x	x									
<i>Chaerophyllum villarsii</i> W.D.J.Koch	x	x									
<i>Corydalis cava</i> (L.) Schweigg. & Körte							x				
<i>Corydalis intermedia</i> (L.) Mérat							x				
<i>Crepis conyzifolia</i> (Gouan) A.Kern.	x	x	x	x	x	x			x	x	
<i>Cryptogramma crispa</i> (L.) R.Br.	x	x	x	x	x	x	x				
<i>Dianthus gratianopolitanus</i> Vill.	x	x									
<i>Dryas octopetala</i> L.	x	x									
<i>Empetrum nigrum</i> L. ssp. <i>hermaphroditum</i> (Hagerup) Böcher	x	x	x								
<i>Epilobium alsinifolium</i> Vill.	x	x	x		x	x	x				
<i>Epilobium anagallidifolium</i> Lam.	x	x	x	x			x				
<i>Epilobium nutans</i> F.W.Schmidt	x	x		x							
<i>Erigeron alpinus</i> L.	x	x									
<i>Euphrasia alpina</i> Lam.		x									
<i>Euphrasia hirtella</i> Jord. ex Reut.	x	x									
<i>Euphrasia minima</i> Jacq. ex DC.	x	x	x		x			x			
<i>Festuca airoides</i> Lam.	x	x	x		x	x	x				
<i>Festuca billyi</i> Kerguélen & Plonka	x	x	x	x	x						
<i>Galium anisophyllum</i> Vill.	x	x						x			
<i>Genista tinctoria</i> L. ssp. <i>delarbrei</i> (Lecoq & Lamotte) Nyman	x	x	x?								
<i>Geum montanum</i> L.	x	x									
<i>Gymnadenia nigra</i> (L.) Rchb.f. ssp. <i>austriaca</i> (Teppner & E.Klein) Teppner & E.Klein	x		x		x						
<i>Helictochloa versicolor</i> (Vill.) Romero Zarco	x	x	x?	x?				x?			
<i>Helictotrichon sedenense</i> (Clarion ex DC.) Holub	x	x		x			x				
<i>Hieracium cantalicum</i> Arv.-Touv.	x	x									
<i>Hieracium piliferum</i> gr. ( <i>H. piliferum</i> Hoppe & <i>H. glanduliferum</i> Hoppe)	x	x	x								
<i>Hieracium prenanthoides</i> Vill.	x	x	x	x	x			x			
<i>Hieracium vogesiacum</i> (Kirschl.) Moug. ex Fr.	x	x		x							
<i>Homogyne alpina</i> (L.) Cass.				x							
<i>Jacobaea leucophylla</i> (DC.) Pelsler			x								
<i>Jasione crispa</i> (Pourr.) Samp. ssp. <i>arvensis</i> Tutin		x									
<i>Juncus alpinoarticulatus</i> Chaix	x	x	x	x	x	x	x?		x		
<i>Juncus trifidus</i> L.		x?				x	x				
<i>Juniperus communis</i> L. ssp. <i>nana</i> (Hook.) Syme	x	x	x		x?	x	x				
<i>Knautia godetii</i> Reut.		x		x	x						
<i>Lactuca alpina</i> (L.) Benth. & Hook.f.	x	x		x	x						
<i>Luzula desvauxii</i> Kunth	x	x	x	x							
<i>Luzula sudetica</i> (Willd.) Schult.	x	x	x	x		x	x			x	
<i>Lycopodium alpinum</i> L.	x	x	x				x?				

Massif	Cantal	Mont Dore	Meygal/ Mézenc	Forez	Cézallier	Mont Lozère	Mont Aigoual	Monts Dôme	Marge-ride	Aubrac	Devès/ Vivarais
<i>Micranthes hieraciifolia</i> (Waldst. & Kit. ex Willd.) Haw.	x										
<i>Minuartia laricifolia</i> (L.) Schinz & Thell.						x	x				
<i>Minuartia recurva</i> (All.) Schinz & Thell. ssp. <i>condensata</i> (C.Presl) Greuter & Burdet	x										
<i>Minuartia verna</i> (L.) Hiern	x	x	x?	x?		x?					
<i>Murbeckiella pinnatifida</i> (Lam.) Rothm.	x	x			x						
<i>Mutellina adonidifolia</i> (J.Gay) Gutermann	x	x									
<i>Myosotis alpestris</i> F.W.Schmidt	x	x			x			x			x
<i>Omalotheca norvegica</i> (Gunnerus) Sch.Bip. & F.W.Schultz	x	x	x								x
<i>Omalotheca supina</i> (Gunnerus) Sch.Bip. & F.W.Schultz		x									
<i>Paradisea liliastrum</i> (L.) Bertol.	x		x				x				
<i>Pedicularis comosa</i> L.	x	x	x?			x	x				x?
<i>Pedicularis foliosa</i> L.	x	x			x			x			
<i>Pedicularis verticillata</i> L.	x							x?			
<i>Phleum alpinum</i> L. ssp. <i>alpinum</i>	x				x			x?		x	
<i>Phyteuma hemisphaericum</i> L.	x	x	x	x?		x	x	x?			x?
<i>Pilosella aurantiaca</i> (L.) F.W.Schultz & Sch.Bip. (stations naturelles)	x	x	x?	x?							
<i>Plantago alpina</i> L.	x	x									
<i>Poa alpina</i> L.	x	x	x		x	x?					
<i>Potentilla aurea</i> L.	x	x	x	x	x	x		x			x
<i>Potentilla crantzii</i> (Crantz) Beck ex Fritsch	x		x					x	x	x	x
<i>Pseudorchis albida</i> (L.) Á.Löve & D.Löve	x	x	x	x	x			x?			
<i>Pulmonaria angustifolia</i> L.	x	x?		x				x?			
<i>Pulsatilla alpina</i> (L.) Delarbre	x	x									
<i>Ranunculus plataniifolius</i> L.	x	x	x	x	x	x?	x			x	
<i>Rosa pendulina</i> L.	x	x	x	x	x	x	x	x?	x?	x	
<i>Rubus saxatilis</i> L.	x	x	x	x	x			x?		x	
<i>Rumex alpinus</i> L.	x	x	x	x	x						
<i>Rumex arifolius</i> All.	x	x	x	x	x	x	x		x?	x	x?
<i>Sagina saginoides</i> (L.) H.Karst.	x	x	x								
<i>Salix bicolor</i> Willd.	x	x		x	x			x	x		
<i>Salix hastata</i> L.	x										
<i>Salix herbacea</i> L.		x									
<i>Salix lapponum</i> L.	x	x			x	x			x		
<i>Saxifraga androsacea</i> L.	x										
<i>Saxifraga bryoides</i> L.	x	x									
<i>Saxifraga lamottei</i> Luizet	x	x									
<i>Saxifraga oppositifolia</i> L.	x										
<i>Sedum alpestre</i> Vill.	x	x	x			x					x
<i>Selaginella selaginoides</i> (L.) P.Beauv. ex Schrank & Mart.								x?			
<i>Silene ciliata</i> Pourr.	x	x									
<i>Soldanella alpina</i> L.		x									
<i>Solidago virgaurea</i> ssp. <i>minuta</i> (L.) Arcang.	x	x	x	x	x						
<i>Sorbus chamaemespilus</i> (L.) Crantz	x	x	x	x							

Massif	Cantal	Mont Dore	Meygal/ Mézenc	Forez	Cézallier	Mont Lozère	Mont Aigoual	Monts Dôme	Marge-ride	Aubrac	Devès/ Vivarais
<i>Streptopus amplexifolius</i> (L.) DC.	x	x	x	x		x	x				
<i>Tozzia alpina</i> L.	x										
<i>Traunsteinera globosa</i> (L.) Rchb.		x	x								
<i>Trichophorum alpinum</i> (L.) Pers.	x	x									
<i>Trifolium alpinum</i> L.	x	x	x	x	x	x	x				
<i>Trifolium badium</i> Schreb.	x	x	x		x					x	x
<i>Trifolium pallescens</i> Schreb.	x	x									
<i>Vaccinium uliginosum</i> L. ssp. <i>microphyllum</i> (Lange) Tolm.						x	x				
<i>Vaccinium vitis-idaea</i> L. (indigène)	x	x	x	x		x			x?	x	
<i>Veronica alpina</i> L.	x										
<i>Veronica fruticans</i> Jacq.		x	x?				x				
<i>Veronica urticifolia</i> Jacq.	x										
<i>Viola biflora</i> L.		x									
<i>Woodsia alpina</i> (Bolton) Gray	x										
<b>Total</b>	<b>98</b>	<b>91</b>	<b>56</b>	<b>37</b>	<b>36</b>	<b>31</b>	<b>31</b>	<b>23</b>	<b>14</b>	<b>14</b>	<b>12</b>
<b>%</b>	<b>81</b>	<b>75</b>	<b>45</b>	<b>29</b>	<b>28</b>	<b>24</b>	<b>24</b>	<b>17</b>	<b>9</b>	<b>9</b>	<b>8</b>

Cette synthèse permet ensuite de mettre en évidence les anorophytes les plus fréquents du Massif central (présence dans au moins 6 massifs montagneux [Tab. 5]).

Tableau 5 – Anorophytes les plus fréquents du Massif central.

Espèces	Nombre de massifs avec présence
<i>Allium victorialis</i> (en milieu ouvert)	10
<i>Rosa pendulina</i>	10
<i>Rumex arifolius</i>	9
<i>Alchemilla transiens</i> (incl. <i>lucida</i> )	8
<i>Crepis conyzifolia</i>	8
<i>Juncus alpinoarticulatus</i>	8
<i>Phyteuma hemisphaericum</i>	8
<i>Potentilla aurea</i>	8
<i>Ranunculus platanifolius</i>	8
<i>Scorzoneroides pyrenaica</i>	8
<i>Cryptogramma crispa</i>	7
<i>Luzula sudetica</i>	7
<i>Rubus saxatilis</i>	7
<i>Trifolium alpinum</i>	7
<i>Trifolium badium</i>	7
<i>Vaccinium vitis-idaea</i> (indigène)	7
<i>Festuca airoides</i>	6
<i>Juniperus communis</i> ssp. <i>nana</i>	6
<i>Pedicularis comosa</i>	6
<i>Potentilla crantzii</i>	6
<i>Pseudorchis albida</i>	6
<i>Salix bicolor</i>	6
<i>Streptopus amplexifolius</i>	6

Comme constaté par Braun-Blanquet (1953 : 59), « le nombre de ces orophytes survivants est en rapport direct avec l'altitude des divers massifs et augmente donc du sud-ouest au nord-est ». Dans un objectif de meilleure lisibilité de ce rapport entre nombre d'anorophytes et altitude maximale des massifs, nous avons réalisé une représentation graphique (Fig. 8). Le résultat obtenu paraît assez cohérent et évoque une courbe de type exponentiel.

Malgré un étage subalpin restreint et de ce fait parfois considéré comme anecdotique, le massif du mont Aigoual abrite un nombre considérable d'anorophytes.

Au vu de cette première synthèse des anorophytes à l'échelle du Massif central, et dans le contexte actuel de changement climatique, il nous a paru intéressant de réaliser une dernière synthèse d'ordre patrimonial (Fig. 9). À cette fin, nous avons extrait du tableau 4 les espèces recensées dans maximum trois secteurs à l'échelle du Massif central et de ce fait considérées comme rares.

Avec respectivement plus de 60 % voire 70 % des espèces rares, les massifs des monts Dore et du Cantal portent une très forte responsabilité pour la conservation des anorophytes rares. Le taux atteint par les autres massifs ne dépasse pas les 15 %. Avec 7 taxons représentant 11 % des anorophytes rares connues dans le Massif central, le mont Aigoual occupe le quatrième rang. À noter finalement que trois de ces espèces possèdent ici leur seule localité connue à l'échelle du Massif central (*Alchemilla heteropoda*, *Corydalis cava*, *C. intermedia*). Ces éléments pourraient être pris en compte lors de la hiérarchisation des actions de gestion conservatoire mises en place par les services de l'État gestionnaires du territoire concerné que sont le Parc national des Cévennes et l'Office national des forêts.

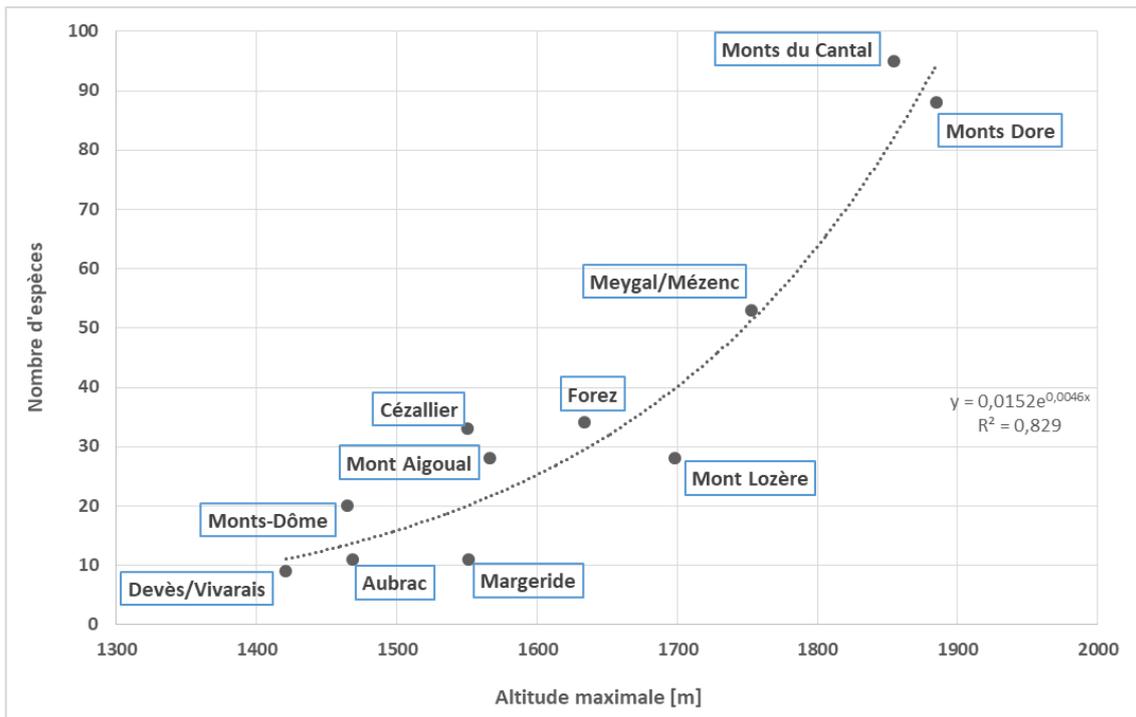


Figure 8 – Nombre d'anorophytes recensés en fonction de l'altitude maximale des différents ensembles montagneux du Massif central.

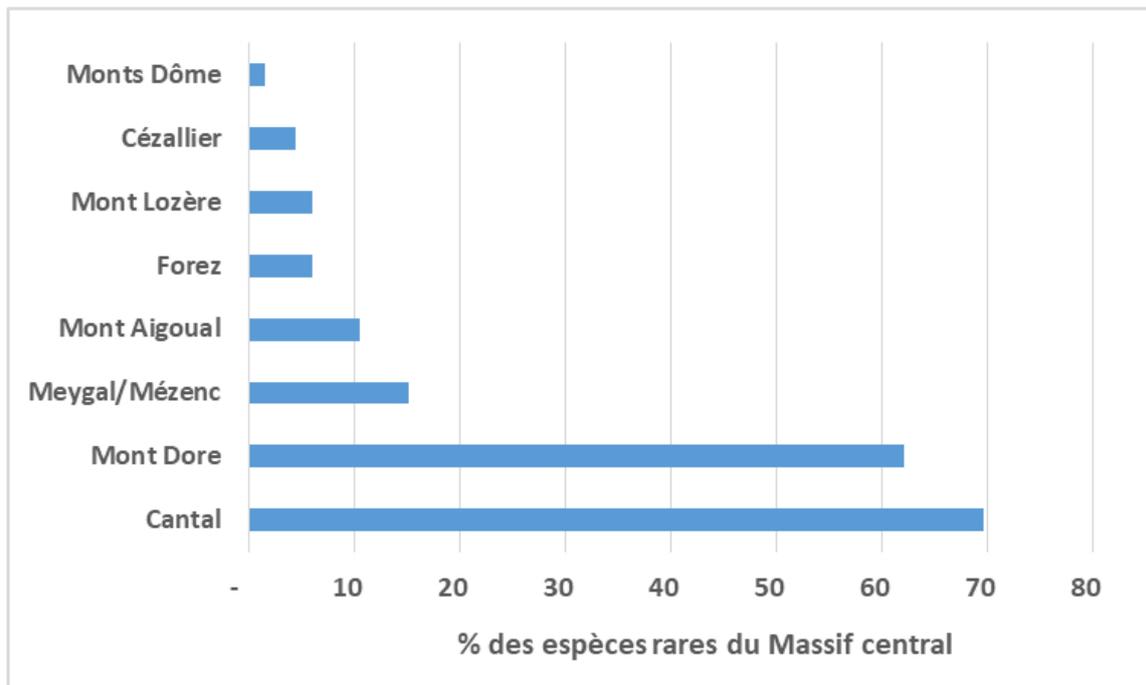


Figure 9 – Répartition des anorophytes rares dans les différents secteurs montagneux du Massif central.

## Perspectives

Afin de compléter les connaissances de l'étage subalpin, il nous paraîtrait souhaitable que ce type d'étude détaillée soit déployé sur d'autres ensembles montagneux du Massif central. Il nous semble notamment que les massifs du mont Lozère et du Mézenc mériteraient de faire l'objet d'investigations approfondies. Idéalement, les analyses seraient à compléter avec des données aussi bien bryologiques que lichénologiques.

À signaler aussi que l'observatoire météorologique du sommet du mont Aigoual est en cours de transformation en « centre français d'interprétation aux changements climatiques ». Dans ce cadre, un suivi local et précis, par exemple sous forme de transects situés en limite d'aire de certaines espèces, pourrait être envisagé.

## Remerciements

Les auteurs tiennent à remercier les relecteurs qui ont permis de significativement améliorer le manuscrit, l'Office national des Forêts pour l'accueil administratif et logistique des stagiaires, ainsi que Sonia Bertrand, directrice du Conservatoire d'espaces naturels du Languedoc-Roussillon pour son accord concernant l'investissement du CEN L-R en termes d'encadrement scientifique des stagiaires. Pauline Roux du Centre de documentation et d'archives du Parc national des Cévennes, Jacques Lepart et Gilles Thébaud ont apporté un concours précieux permettant de compléter les références bibliographiques. Frantz Hopkins du Parc national des Cévennes a permis l'actualisation des données concernant le mont Lozère. Finalement, la rédaction de cet article n'aurait pas été possible sans le soutien aussi bien organisationnel qu'informatique et rédactionnel de la part d'Elodie Kleszczewski. Que toutes ces personnes soient vivement remerciées.

## Références

- Antonetti P., Brugel E., Kessler F., Barbe J.P. & Tort M. 2006. *Atlas de la flore d'Auvergne*. Conservatoire botanique national du Massif central, 984 p.
- Baize D. & Girard M.-C. (coord.), 2008. *Référentiel pédologique*. Association française pour l'étude des sols. Ed. QUAE, 406 p.
- Bensettiti F., Rameau J.-C. & Chevallier H. (coord.), 2001. « Cahiers d'habitats » *Natura 2000. Connaissance et gestion des habitats et des espèces d'intérêt communautaire. Tome 1 - Habitats forestiers*. MATE/MAP/MNHN. Éd. La Documentation française, Paris, 2 volumes : 339 p. et 423 p. + cédérom.
- Boissier J.-M., 2002. *Hautes Cévennes siliceuses. Catalogue des stations forestières et para-forestières*. Parc national des Cévennes, 70 p.
- Boissier J.-M., 2007. *Guide des stations forestières des Hautes Cévennes*. Ecosylve, Parc national des Cévennes, 355 p. & annexes.
- Braun J., 1915. *Les Cévennes méridionales (Massif de l'Aigoual). Étude phyto-géographique*. Thèse doct. Univ. Montpellier, Soc. Génér. Impr., Genève, 207 p.
- Braun-Blanquet J., 1923. *L'origine et le développement des flores dans le Massif Central de France, avec aperçu sur les migrations des flores dans l'Europe sud-occidentale*. Eds. Lhomme, Beer, 282 p.
- Braun-Blanquet J., 1926. Le „climax complexe“ des landes alpines (*Genisteto-Vaccinion* du Cantal). – In : *Études phytosociologiques en Auvergne. Rapport sur une excursion inter-universitaire*. [Arvernica 2], 29-48.
- Braun-Blanquet J., 1933. Catalogue de la Flore du Massif de l'Aigoual et des contrées limitrophes. *Mémoires de la Société d'Étude des Sciences Naturelles de Nîmes* 4 : 1-352.
- Braun-Blanquet J., 1953. Essai sur la végétation du Mont Lozère comparée à celle de l'Aigoual. *Bulletin de la Société Botanique de France* 100(10) : 46-59. <https://doi.org/10.1080/00378941.1953.10833243>
- Bresoles P., 1968. Contribution à l'étude des étages de végétation du Mont Lozère. *Revue du Gévaudan des Causses et des Cévennes*, N.S., N°13 : 72-95.
- Carbiener R., 1963. Remarques sur un type de sol encore peu étudié : le « ranker cryptopodzolique » de l'étage subalpin des massifs hercyniens français. *Comptes rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des Sciences* 256(4) : 977-979.
- Chassagne M., 1956-57. *Inventaire analytique de la flore d'Auvergne et contrées limitrophes des départements voisins*. 2 tomes. Ed. Lechevallier, 458 & 542 p.
- Chauvet M. & Broyer C., 1939. La végétation du Mont Lozère. *Bulletin de la Société Botanique de France* 86(1) : 52-58. <https://doi.org/10.1080/00378941.1939.10834148>
- Commission européenne, 1999. *Manuel d'interprétation des habitats de l'Union européenne*, EUR 15/2. – Commission européenne, DG Environnement, Protection de la nature, zones côtières et tourisme, 132 p.
- Coquillard P., Gueugnot J., Julve P., Michalet R. & Michelin Y., 1994. Carte écologique du Massif du Sancy au 1/25000. *Ecologia mediterranea* XX 1/2) : 9-57.
- Cordonnier S., 2015. *Le paysage végétal d'Auvergne*. Les guides naturalistes du Conservatoire d'espaces naturels d'Auvergne, Conservatoire d'espaces naturels d'Auvergne, 216 p.
- Crosnier C., Boissier J.-M., Déjean R., Duguépéroux F., Garnier G., Kleszczewski M., Laval S., Liederman E. & Salvaudon A., 2014. *Guide du naturaliste Causses-Cévennes. A la découverte des milieux naturels du Parc national des Cévennes, nouvelle édition revue et corrigée*. Glénat, Parc national des Cévennes, Conservatoire d'espaces naturels du Languedoc-Roussillon, 336 p.
- Defaut B., 1996. Un système d'étages phytoclimatiques pour le domaine paléarctique. Corrélations entre végétation et paramètres climatiques. *Matériaux Entomocénétiques* 1 : 5-46. [http://ascete.org/wp-content/uploads/ME\\_01\\_DEFAUT\\_Climagramme.pdf](http://ascete.org/wp-content/uploads/ME_01_DEFAUT_Climagramme.pdf)
- Dierschke H., 2009. Harz, Schwarzwald und Vogesen – Gibt es eine subalpine Vegetationsstufe in den Mittelgebirgen ? *Floristische Rundbriefe* 42 : 101-118.
- Dupias G., 1985. *Végétation des Pyrénées. Notice détaillée de la partie pyrénéenne des feuilles 69 Bayonne, 70 Tarbes, 71 Toulouse, 72 Carcassonne, 76 Luz, 77 Foix, 78 Perpignan*. Carte de la végétation de la France au 200.000<sup>e</sup>. C.N.R.S., 207 p.
- Duguépéroux F., 1997. *Document d'objectifs Natura 2000 - Haute vallée de la Dourbie - Massif du Lingas - Site N°29. Rapport d'inventaire*. Document LIFE, Commission européenne, Ministère de l'aménagement du territoire et de l'environnement, Parc national des Cévennes, Office national des forêts, Réserves Naturelles de France, 20 p. & annexes.
- Flahault C., 1893. Les zones botaniques dans le Bas-Languedoc et les pays voisins. *Bulletin de la Société Botanique de France* 40, 2<sup>ème</sup> série, vol. 15 : XXXVI-LXII. <https://doi.org/10.1080/00378941.1893.10830529>
- Flahault C., 1901. Les limites supérieures de la végétation forestière et les prairies pseudo-alpines en France. *Revue des Eaux et Forêts* 40 : 385-401, 417-439.
- Galtier J. & Maret G., 1992. *Homogyne alpina* (L.) Cass. (Asteracées) dans le Massif Central. *Bulletin mensuel de la Société linnéenne de Lyon*, 61<sup>e</sup> année, n°7 : 207-208. <https://doi.org/10.3406/linly.1992.10994>
- Gautier K., 2018. *Suivis floristiques des populations de *Paradisea liliastrum* : une espèce boréale rarissime du Mont Aigoual (Gard-Lozère)*. Rapport de stage Institut pour la Gestion et la Protection de la Nature, Office national des forêts, Conservatoire d'espaces naturels du Languedoc-Roussillon, 45 p.
- Géhu J.-M., Géhu-Franck J. & Bournique C., 1984. Sur les étages bioclimatiques de la région eurosibérienne française. *Documents phytosociologiques*, N.S., 8 : 29-43.
- Godron M., 1988. *Carte des étages de végétation du Languedoc-*

- Roussillon. U.S.T.L. Montpellier, Institut de Botanique, Laboratoire de systématique et d'écologie méditerranéenne, SERFOB Languedoc-Roussillon, 22 p.
- Jestin P., Rousselle P., 1997. *Catalogue de la flore du Parc national des Cévennes*. Parc national des Cévennes, CEP Florac, 1-62.
- Julve P., 1999. Carte phytogéographique de la France. *Les Cahiers de Géographie Physique* **13** : 30-43.
- Kluszczewski M., 1998. *Graslandgesellschaften im Massif de l'Aigoual (Cevennen, Südfrankreich)*. Diplomarbeit Albrecht-von-Haller-Institut für Pflanzenwissenschaften, Abteilung für Vegetationskunde und Populationsbiologie, Universität Göttingen, 151 p. & annexes.
- Kluszczewski M., 2000. *Graslandgesellschaften im Bergmassiv des Mont Aigoual (Cevennen, Südfrankreich)*. *Tuexenia* **20** : 189-212.
- Kluszczewski M., 2010. 77 ans après : Actualisation du catalogue de la flore du massif du Mont Aigoual (Cévennes, Massif central méridional). *Actes des premières Rencontres végétales du Massif central, 28-30 avril 2010, Le Puy-en-Velay* : 89-97.
- Lasmer G. & Kluszczewski M., 2012. Le vallon de Comberude (massif de l'Aigoual, Gard, Parc national des Cévennes) : nouvelles données sur la flore d'un site exceptionnel à l'échelle du massif central. *Actes des secondes Rencontres végétales du Massif central, 10-14 octobre 2012, Limoges* : 53-62.
- Lecoq M. & Oudot M., 2019. *Délimitation de l'étage subalpin dans le massif de l'Aigoual à travers les plantes vasculaires caractéristiques. Compléments d'inventaire, constitution d'une base de données, mise en place d'un observatoire du changement climatique*. Rapport de stage Institut pour la Gestion et la Protection de la Nature, Office national des forêts, Conservatoire d'espaces naturels du Languedoc-Roussillon, en préparation.
- Legros J.-P., 2007. *Les grands sols du monde*. Presses Polytechniques et Universitaires Romandes, 874 p.
- Lemée G., 1946. La genèse des sols alpins du Massif des Monts Dore. *Bulletin de la Société Botanique de France* **38** (1) : 177-181. DOI: 10.1080/00378941.1946.10834558
- Lemée G., 1950. La genèse du sol des pelouses culminales de l'Aigoual. *Revue de Géographie Alpine* **38** (1) : 177-181.
- Lemée G., 1956. Le peuplement végétal de l'Auvergne. *Revue des Sciences Naturelles de l'Auvergne, N.S.*, **22** (1-4) : 73-89.
- Lossaint P., Bottner P. & Warembourg F., 1974. Évolution des sols au cours du Quaternaire récent dans la zone de contact hêtraie d'altitude-pelouse pseudo-alpine culminale dans le Massif Central. *Bulletin de la Société Languedocienne de Géographie* **8** (3-4) : 225-231.
- Löve D., 1970. Subarctic and subalpine : where and what ? *Arctic and Alpine Research*, Vol. 2, N°1 : 63-73. <http://jstor.org/stable/1550141>
- Luquet A., 1926. Esquisse phytogéographique du Massif des Monts-Dores. *Revue de Géographie Alpine* **14**(3) : 513-571. <https://doi.org/10.3406/rga.1926.4994>
- Marres P., 1949. Chronique bibliographique, G. Lemée - La Genèse des sols des pelouses culminales de l'Aigoual. *Bulletin de la Société languedocienne de Géographie* **20**(1) : 248-249.
- Mathez J., 2017. Étage subalpin à l'Aigoual ? *Note non publiée*, 2 p.
- Mathez J. & Molina J., 2011. Les étages de végétation dans les ZNIEFF du Languedoc-Roussillon. *Note pour le CSRPN-LR*, 6 p.
- Météo France, 1997. *Données relatives à la climatologie de la région de Mont Aigoual (altitude : 1567.0 m), département : Gard, période 1946-1997*. Polycopié Météo France Mont Aigoual, 1 p.
- Michalet R. & Philippe T., 1994. Les groupements à hautes herbes de l'étage subalpin des Monts Dore (Massif Central français). *Colloques Phytosociologiques XXII* : 397-430.
- Michalet R. & Philippe T., 1996. Les landes et les pelouses acidiphiles de l'étage subalpin des Monts Dore (Massif Central français) : syntaxonomie et potentialités dynamiques. *Colloques Phytosociologiques XXIV* : 433-471.
- Muséum national d'Histoire naturelle [Ed]. 2003-2020a. *Inventaire National du Patrimoine Naturel*, Site web : <https://inpn.mnhn.fr/accueil/index> (06/01/2020)
- Muséum national d'Histoire naturelle [Ed]. 2003-2020b. *Inventaire National du Patrimoine Naturel*, Site web : [FR2400034 Peyrebesse, Réserve biologique intégrale](https://inpn.mnhn.fr/espace/protege/FR2400034). <https://inpn.mnhn.fr/espace/protege/FR2400034> (02/01/2020)
- Ozenda P., 1975. Sur les étages de végétation dans les montagnes du bassin méditerranéen. *Documents de Cartographie Écologique* **14** : 1-32.
- Ozenda P., 1985. *La végétation de la chaîne alpine dans l'espace montagnard européen*. Masson, 344 p.
- Ozenda P., 2002. *Perspectives pour une Géobiologie des montagnes*. Presses polytechniques et universitaires romandes, 195 p.
- Ozenda P. & Lucas M.-J., 1987. Esquisse d'une carte de la végétation potentielle de la France à 1/500 000. *Documents de Cartographie Écologique* **30** : 49-80.
- Pouget L., 2018. *Etude des espèces reliques de la période glaciaire et détermination de l'étage subalpin sur le Mont Aigoual (30)*. Rapport de stage Institut pour la Gestion et la Protection de la Nature, Office national des forêts, Conservatoire d'espaces naturels du Languedoc-Roussillon, 26 p.
- Quézel P. & Rioux J.-A., 1954. L'étage subalpin dans le Cantal (Massif central de France). *Vegetatio Acta Geobotanica* **4** : 345-378. <https://doi.org/10.1007/BF00275585>
- Rameau J.-C., 1996. *Typologie descriptive de la végétation des Cévennes*. ENGREF, 43 p.
- Rioux J.-A. & Quézel P., 1950. La végétation culminale du Cantal. *Le Monde des Plantes* **264** : 5-13.
- Rivas-Martínez S., 1981. Les étages bioclimatiques de la végétation de la péninsule ibérique. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* **37**(2) : 251-268.
- Rol R., 1953. Le Massif de l'Aigoual. Etude géobotanique et forestière. *Bulletin de la Société Botanique de France* **100**(10) : 38-46. <https://doi.org/10.1080/00378941.1953.10833242>.
- Rousvoal D., 1973. *Etude du climat thermique des Cévennes*. Document N°64, CNRS-CEPE, Parc national des Cévennes, 43 p. & annexes.
- Roux C., 2017. *De la Limagne à la chaîne des Puys. Approche analytique intégrative pour l'étude des végétations actuelles et potentielles en moyenne montagne tempérée*. Thèse de doctorat d'Université Clermont Auvergne, 339 p. <https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-02151595>
- Schaminée J.H.J. & Hennekens S.M., 1992. Subalpine heathland communities of the Monts du Forez. *Documents phytosociologiques, N.S.*, **XIV** : 387-420.
- Schaminée J.H.J., Hennekens S.M. & Thébaud G., 1993. A syntaxonomical study of subalpine heathland communities in West European low mountain ranges. *Journal of Vegetation Science* **4** : 125-134.
- Schaminée J.H.J. & Meertens M.H., 1991. A vegetation analysis of the transition between subalpine heathlands and their surroundings in the Monts du Forez. *Acta Botanica Neerlandica*

- 40(2) : 139-159. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.1991.tb01522.x>
- Seytre L., 2008. *Caractérisation des Hêtraies subalpines médio-européennes à Acer et Rumex arifolius relevant de la directive "Habitats" en Auvergne (9140)*. Conservatoire botanique national du Massif central / Direction régionale de l'Environnement Auvergne, 38 p.
- SILENE Flore. Base de données flore du CBN méditerranéen de Porquerolles, du CBN alpin, du CBN des Pyrénées et de Midi Pyrénées. <http://flore.silene.eu/index.php?cont=accueil> (29/12/2019)
- SINP 2018. Données du Système d'Information sur la Nature et les Paysages régional - Flore et fonge : Conservatoire Botanique National de Méditerranée.
- Thébaud G., 1988. *Les milieux naturels en Haut-Forez : apport de l'analyse phytosociologique pour la connaissance écologique et géographique de la moyenne montagne cristalline subatlantique*. Thèse d'État. Université de Clermont-Ferrand, 330 p.
- Thébaud G., 2004. Les sommets subalpins de Pierre-sur-Haute. *Journal de Botanique* **26** : 25-29.
- Thébaud G. & Roux C., 2018. Végétations montagnardes et subalpines du Massif central français. *Botanique* **4** : 111-138.
- Thébaud G., Roux C., Bernard J.-E. & Delcoigne A., 2014. *Guide d'identification des végétations du nord du Massif central*. Presses universitaires Blaise Pascal, 274 p.
- Thébaud G., Schaminée J.H.J. & Hennekens S., 1992. Contribution à l'étude de l'étage subalpin des moyennes montagnes ouest-européennes : quelques groupements végétaux foréziens comparés à leurs homologues d'autres massifs. - *Bulletin de la Société botanique du Centre-Ouest* **23** : 45-63.
- Thomas A.-L., Beaufils T. & Bailly G., 1999. *Pré-étude en vue de la typologie des stations forestières des Hautes Cévennes siliceuses*. Parc national des Cévennes, Office national des Forêts, 113 p.
- Tison J.-M., Jauzein P. & Michaud H., 2014. *Flore de la France méditerranéenne continentale*. Naturalia Publications, 2078 p.
- Wahlenberg G., 1812. Flora lapponica exhibens plantas geographicæ et botanicæ consideratas, in Lapponiis suecicis scilicet Umensi, Pitensi, Lulensi, Tornensi et Kemensi nec non Lapponiis norvegicis scilicet Nordlandia et Finmarkia utraque indigenas, et itineribus annorum 1800, 1802, 1807 et 1810 denuo investigatas. Cum mappa botanico-geographica, tabula temperaturæ et tabulis botanicis XXX. Berlin, 550 p. & annexes. <https://www.biodiversitylibrary.org/item/91422#page/34/mode/1up>

# La végétation des sources thermominérales salées d'Auvergne

Guillaume Choisnet<sup>1,2</sup>, Camille Roux<sup>3</sup>, Stéphane Cordonnier<sup>4</sup>,  
Vincent Hugonnot<sup>5</sup> & Frédéric Bioret<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Cœnose, F-43230 Couteuges - coenose@outlook.fr

<sup>2</sup> Université de Brest, EA 7462 Géoarchitecture, F-29200 Brest - frederic.bioret@univ-brest.fr

<sup>3</sup> Université Clermont Auvergne, UniVegE, F-63000 Clermont-Ferrand - camille.roux@uca.fr

<sup>4</sup> CEN Auvergne, F-63200 RIOM - stephane.cordonnier@cen-auvergne.fr

<sup>5</sup> F-43380 Blassac - vincent.hugonnot@wanadoo.fr

Soumis le 10 avril 2020

Accepté le 5 mai 2020

Publié le 17 juin 2020

## Résumé

Les auteurs réalisent une étude phytosociologique de la végétation des sources thermominérales salées d'Auvergne, en s'inscrivant dans une approche «braun-blanqueto-tüxenienne» de l'association. Malgré un grand nombre de relevés réalisés sur les sites salés d'Auvergne, les groupements restent méconnus et il semblait nécessaire d'en réaliser la synthèse pour en préciser le statut phytosociologique.

Après une rapide présentation du contexte physiographique des localités étudiées et un bref rappel des travaux phytosociologiques antérieurs, les auteurs réalisent une analyse et une synthèse de 176 relevés phytosociologiques illustrant les communautés de la vingtaine de localités salifères connues en Auvergne. Provenant de 16 sites, 69 relevés ont été spécifiquement réalisés dans le cadre de cette étude.

Neuf groupements de rang association sont présentés sur le plan floristique et synécologique : trois associations et six sous-associations nouvelles sont décrites.

### Mots-clés

Phytosociologie  
Halophytes  
Sources salées  
Auvergne

## Abstract

The authors accomplish a phytosociological study of the salt thermomineral spring vegetation in Auvergne. They follow a 'braun-blanqueto-tüxenian' approach of the association. Despite a large number of relevés carried out on the salty sites of Auvergne, the communities stay unknown as it seems necessary to synthesize them and clarify their phytosociological status.

The authors carry out an analysis and a synthesis of 176 phytosociological relevés illustrating the communities of the twenty salty localities known in Auvergne. From 16 sites, 69 relevés were specifically produced as part of this study.

Nine communities are presented on the floristical and synecological plan : three new associations and six new sub-associations are described.

### Keywords

Phytosociology  
Halophytes  
Salt springs  
Auvergne

## Introduction

Les terrains salés d'Auvergne et de Lorraine (Moselle) situés à plusieurs centaines de km à l'intérieur des terres (respectivement 250 km et 400 km), « constituent en Europe occidentale une particularité unique » (Duvigneaud 1967). Si l'on excepte les contextes anthropogènes (bords de routes, crassiers industriels), d'autres sites salés intérieurs sont pourtant connus en Europe centrale, orientale et méridionale. Des prés salés intérieurs sont effectivement signalés en Allemagne (Leuschner & Ellenberg 2018) et en Pologne (Celinski & Wika 1976). Ils sont caractérisés par une flore halophile à large répartition (cosmopolite, eurasiatique, circumboréale) plus diversifiée que celle des prés intérieurs lorrains et auvergnats mais néanmoins plus pauvres que celle des littoraux atlantique, nordique et baltique (Duvigneaud 1967 ; Pelt & Hayon 1969 ; Leuschner & Ellenberg 2018). Dans le département des Hautes-Alpes, dans la vallée de la Durance (communes de Risoul, Guillestre et Réotier), trois sources thermominérales salées sont également connues, présentant une flore halophile pauvre (Tranchant et al. 2014), proche de celle des sites intérieurs auvergnats. Dans le sud-est de l'Europe (Roumanie, Slovaquie, Tchéquie, Autriche) de tels sites sont également connus mais se distinguent par une flore thermocontinentale riche en espèces endémiques (Leuschner & Ellenberg 2018 ; Wendelberger 1943 ; Pelt & Hayon 1969). Dans le sud de l'Europe, en Espagne dans la région de la Mancha (Rivas-Martínez & Costa 1976), en France dans l'Aude (Foucault 2017) et dans la Drôme (Vincent 2017 ; Bard-Petit et al. 2017), les prés halophiles intérieurs se distinguent par un caractère méditerranéen plus ou moins marqué. Ces végétations présentent un grand intérêt patrimonial en France et en Europe : rares et en régression, elles sont retenues comme habitat communautaire prioritaire de la Directive « habitats, faune, flore » (1340 : Prés salés intérieurs, pour l'Europe occidentale).

L'étude floristique (Héribaud 1915 ; Chartrain 1949 ; Chassagne 1956, 1957...) et phytosociologique des terrains salés d'Auvergne a fait l'objet de plusieurs publications. Pour la phytosociologie, Corillon (1954), propose une étude comparative des halipèdes (communautés d'halophytes) auvergnats et des halipèdes littoraux de l'ouest et du nord-ouest de la France. Il reconnaît deux groupements (un « *Puccinellietum distantis* » dont il présente 6 relevés et un « *Juncetum gerardi* ») qu'il considère comme des fragments d'associations littorales, bien qu'il montre l'originalité phytogéographique des communautés auvergnates avec la faible représentation des éléments atlantiques et méditerranéo-atlantiques. Il met également en perspective la synécologie des groupements observés avec leurs équivalents littoraux, montrant ainsi des phénomènes de synvicariance. Billy (1988) décrit sommairement les grandes unités phytosociologiques de ces sources salées. Il mentionne un ensemble situé « quelque part entre le *Puccinellio-Spergularion salinae* et l'*Armerion maritima* » et un *Agropyro-Rumicion* à *Blysmus compressus*, *Festuca arundinacea* et *Trifolium fragiferum*. Frain (1996) réalise une étude pour le compte du Conservatoire des espaces naturels d'Auvergne où il réunit environ 200 relevés et listes phytosociologiques réalisés sur 18 sites. L'étude phytosociologique reste néanmoins peu aboutie, sans analyse globale et sans tableau. Avec Billy (2000) est publiée la première synthèse régionale de ces végétations sur la base de 85 relevés réalisés dans une vingtaine de sites, analysés

et présentés sous forme de tableaux synthétiques. Sept unités principales sont décrites dont quatre au rang de groupement et trois au rang d'association végétale :

- Trois groupements halophiles (« Groupement à *Triglochin maritimum* », « Groupement à *Plantago maritima* », « Groupement à *Spergularia media* ») ;
- Trois groupements subhalophiles des *Agrostietea stoloniferae* Oberd. 1983 (« *Taraxaco bessarabici-Caricetum distantis* Soó », « *Festuco arundinaceae-Puccinellietum distantis* prov. », « Groupement à *Glaux maritima* et *Triglochin palustre* ») ;
- Un groupement glycophile, le « *Carico distantis-Festucetum arundinaceae* Duv., à titre de race régionale ».

Foucault & Catteau (2012) dans leur synthèse européenne des *Agrostietea stoloniferae*, reprennent quelques-uns des syntaxons proposés par Billy (2000).

- Ils définissent une race auvergnate du *Taraxaco bessarabici-Caricetum distantis* (Soó 1930) Wendelb. 1943 reconnu par Billy en 2000 et y intègrent le *Festuco arundinaceae-Puccinellietum distantis* Billy 2000. Ils placent cette association au sein du *Juncion gerardi* Wendelb. 1943, alliance thermocontinentale.

- Ils citent en Auvergne, le *Festuco arundinaceae-Caricetum distantis* J.Duvign. 1967 reconnu par Billy (2000) et le placent dans le *Juncion gerardi-Bromion racemosi* B.Foucault in B.Foucault & Catteau 2012, alliance synendémique de Lorraine.

Thébaud et al. (2014) reprennent l'ensemble des unités mises en évidence par Billy en 2000 et typifient le *Festuco arundinaceae-Puccinellietum distantis* Billy ex Thébaud, C.Roux, C.-E.Bernard & Delcoigne 2014.

Hugonnot & Uilly (2004) brossent un rapide descriptif des communautés bryologiques des terrains salés, reconnaissant, sans présenter de relevés bryosociologiques, différents groupements en fonction de la salure et de l'humidité.

Il faut également ajouter l'étude très détaillée que Duvigneaud (1967) consacre aux prés halophiles et subhalophiles de Lorraine où il mentionne souvent l'Auvergne. Il décrit 12 groupements halophiles et subhalophiles : herbiers aquatiques, roselières, salicorniaies et autres thérophytaies, prairies.

Dans le Drôme, une mégaphorbiaie subhalophile thermophile (*Senecio doriae-Juncetum maritimi* Vincent & Garraud ass. prov.) est décrite par Vincent (2017) dans les Barronies (commune de Propiac) : elle ne présente pas beaucoup d'affinités avec les associations auvergnates.

Dans les Hautes-Alpes, Abdulhak & Sanz (2012) reconnaissent des « Prés salés continentaux longuement inondés à Glycérie à épillets espacés (*Puccinellia distans*) et Spergulaire maritime (*Spergularia media*) » qu'ils rapprochent du *Puccinellio distantis-Spergularietum salinae* (Feekes 1936) Vlioger 1937. Sur le site du Plan de Phazy, Abdulhak (in Tranchant et al. 2014) signale deux autres groupements qu'il rapproche du *Juncion gerardii* : un groupement à *Agrostis stolonifera*, *Lotus glaber* et *Trifolium fragiferum* et un groupement à *Samolus valerandi* et *Agrostis stolonifera*. Malheureusement, aucun relevé phytosociologique n'en est donné.

Dans l'Aude (Forêt Domaniale de l'eau salée, commune de Sougraigne), Foucault (2017) décrit deux nouvelles associations :

- Une unité oligohalophile trispécifique à *Puccinellia distans* subsp. *distans* et *Juncus gerardii*, le *Spergulo mediae-*

*Puccinellietum distantis* B.Foucault 2017, floristiquement très appauvrie par rapport aux communautés affines auvergnates ;

- Une unité subhalophile méridionale le *Loto preslii*-*Apietum graveolentis* B.Foucault 2017.

Parmi les différentes études réalisées sur les terrains salés d'Auvergne, la publication de Billy (2000) apparaît comme la plus aboutie sur le plan de la caractérisation des communautés végétales ; mais ce travail présente des limites : descriptions succinctes, peu d'associations végétales décrites, groupements non replacés dans un synsystème. Ainsi notre objectif est de proposer ici une nouvelle synthèse phytosociologique de ces milieux, sur la base d'un échantillonnage plus complet, incluant notamment 69 relevés complémentaires effectués lors de notre étude, de 2017 à 2019, ainsi que des relevés des auteurs précédents. Elle doit permettre d'aboutir à une caractérisation et un statut syntaxonomique actualisés de ces végétations, infirmant, confirmant, complétant ou discutant les résultats antérieurs. Il apparaît également intéressant d'approfondir l'étude des groupements subhalophiles auvergnats qui ont jusqu'ici été intégrés dans deux alliances codant pour des zones biogéographiques bien distinctes (subatlantique et thermocontinentale pannonique).

## Contexte physique

En Auvergne, ces terrains salés sont toujours liés à des résurgences d'eaux minérales riches en chlorures. La vingtaine de sites recensés (Fig. 1), représentant au maximum une douzaine d'hectares (Cordonnier comm. pers.), constitue les derniers témoins d'un réseau jadis beaucoup plus étendu car « depuis le XIX<sup>e</sup> siècle, bon nombre de ces biotopes ont disparu ou sont aujourd'hui très menacés » (Billy 1988).

Une partie des localités à halophytes est inféodée aux bassins d'effondrement tertiaires des Limagnes auvergnates (Grande Limagne et Limagne de Brioude). Les sites se situent en effet dans et sur les marges de ces bassins sédimentaires tapissés d'argiles, marnes et sables d'âge Paléogène (Oligocène) ou d'alluvions. Plusieurs autres sites (Saint-Nectaire, source de Bard – Boudes, sources de Zagat – Ardes, source de Chassolle – Achat...) se situent sur des affleurements cristallins (gneiss et granite). L'ensemble des sites s'étend sur un gradient altitudinal compris entre 300 et 950 m d'altitude. C'est le caractère faillé du sous-sol cristallin de ces bassins et de leurs marges qui explique la

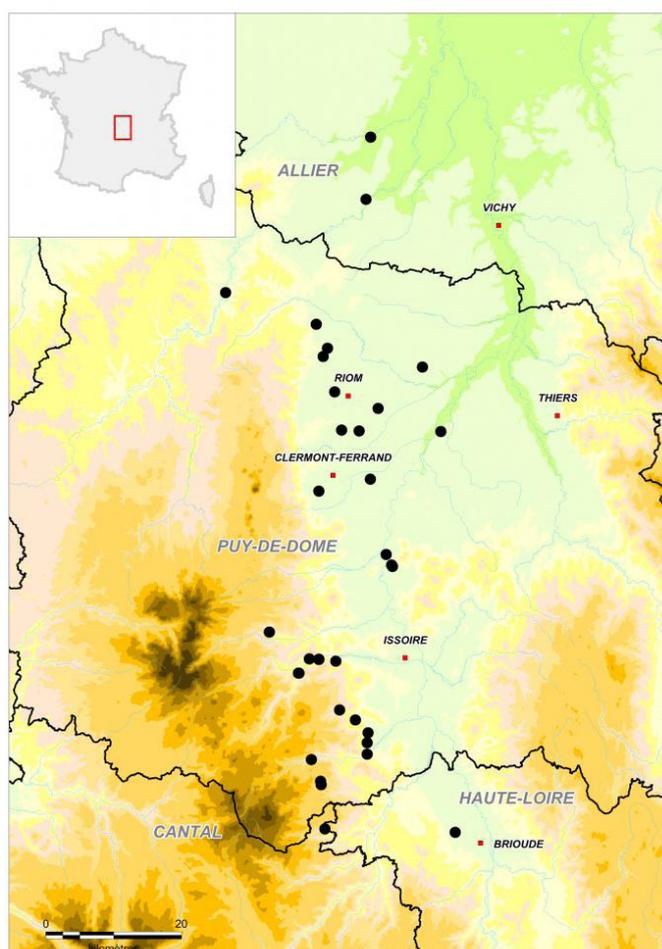


Figure 1 – Localisation des sites.

présence de ces sites de sources : une partie des eaux des nappes superficielles va s'infiltrer en profondeur pouvant descendre jusqu'à 4 à 5 km (Négreil & Rad 2010). Selon Labernardière, leur « réchauffement favorise la destruction progressive par hydrolyse des minéraux des roches traversées, tels les feldspaths dont les constituants (Na, Ca, K entre autres) vont passer en solution. [...] Le mélange avec le CO<sub>2</sub> d'origine profonde, plus léger, favorise la remontée de l'eau chaude ». Pour Servant et al. (1976), en Limagne, il est plus probable que l'enrichissement des eaux en minéraux et en particulier en sodium, soit le fait de la traversée des couches profondes de sel et d'anhydrite de l'Oligocène moyen situées entre 780 et 1000 m de profondeur. Le cheminement de l'eau va conditionner, en fonction des roches traversées

Tableau 1 – Teneur des eaux en ions (g/l), pH et conductivité (d'après Labernardière & Serra et al. 2003).

Site	Na <sup>+</sup>	Ca <sup>2+</sup>	Mg <sup>+</sup>	K <sup>+</sup>	Cl <sup>-</sup>	HCO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	pH	Conductivité (μS/cm)
Saint-Nectaire	1,95	0,13	0,10	0,23	1,73	-	6,9	-
Sainte-Marguerite	1,63	0,32	0,13	0,18	1,72	2,72	7	8400
Grand Saladis	1,41	0,19	0,18	0,16	1,59	2,14	7,4	6940
Bard	1,16	0,27	0,11	0,21	0,64	3,74	-	-
Saint-Hérent	0,87	0,64	0,37	0,09	2,03	-	6,5	-
Gimeaux	0,51	0,32	0,17	0,05	0,62	1,80	6,1	-



Figure 2 – Travertin horizontal de Sainte-Marguerite (63) et travertin en cône de Leyvaux (15) (photographies F. Bioret (63) et C. Roux (15)).



Figure 3 – Végétation halophytique argilo-marnicole, marais de Cœur (Saint-Beauzire, 63 ; photographie G. Choynet).

mais aussi des mélanges possibles avec les nappes de surface, une diversité importante du caractère physico-chimique des sources thermo-minérales auvergnates : température, nature et teneur des sels minéraux, taux de gaz carbonique, pH...

Les sources salées sont caractérisées par des eaux généralement froides à tièdes et gazeuses ( $\text{CO}_2$ ), bicarbonatées, calciques, chlorurées sodiques (Tab. 1).

Pour les chlorures ( $\text{Cl}^-$ ), les valeurs maximales sont d'environ 1,7 g/l ( $^{\circ}/_{00}$ ) dans l'eau (geyser de Sainte-Marguerite) et 2 g/kg ( $^{\circ}/_{00}$ ) dans le sol (Saint-Nectaire). Pour le sodium ( $\text{Na}^+$ ), ces valeurs sont de 1,95 g/l dans l'eau (Saint-Nectaire) et 3 g/kg dans le sol (Marais de Cœur). Mais en dehors de ces cas extrêmes, les valeurs sont plutôt de 0,5 à 1,5 g/l pour ces deux éléments (Cordonnier 2008, 2012). Cependant, la salinité des sols est variable annuellement, dépendante de l'influence de la nappe salée (niveau topographique) et de l'évaporation (Hayon & Pelt 1969). Le pH des sols est également plus important de l'ordre de 9 à 10 (Servant et al. 1976).

La précipitation du calcium et des carbonates est à l'origine de dépôts de travertins dont la présence constitue une originalité par rapport aux sites lorrains. Les travertins désignent des dépôts continentaux de roches carbonatées issus de sources chaudes qui sont, en France, uniquement connus dans le Massif central (Curie 2013). En fait il semble que de tels dépôts soient également présents dans les Hautes-Alpes. Plusieurs morphologies de ces

dépôts peuvent s'observer : horizontaux, ponctuels en cône, en balcons et en talus (Fig. 2).

Tous les sites salés ne présentent pas de travertins : les végétations halophiles se développent alors sur des sols argileux épais, le plus souvent issus de marnes (Fig. 3).

## Matériel et méthode

### *Caractérisation des associations végétales*

L'étude des groupements végétaux répond aux principes de la phytosociologie sigmatiste (Braun-Blanquet 1921, 1928 ; Géhu & Rivas-Martínez 1981), s'appuyant sur une analyse inductive de relevés de végétation. La prise des relevés respecte strictement les règles d'homogénéité floristique, structurale et écologique.

L'échelle d'abondance-dominance retenue est celle de Braun-Blanquet (1921, 1928) complétée des symboles « r » pour les taxons présentant 2 à 3 individus sur la surface relevée et « i » pour ceux représentés par un seul individu. L'échelle de sociabilité suit la codification de Braun-Blanquet (1928) mais, compte tenu des difficultés de mise en œuvre, est utilisée de manière pragmatique dans une optique d'appréhension de la dispersion (Boulet 2009) :

- Dispersion aléatoire ; le coefficient de sociabilité prend une valeur identique à celle du coefficient d'abondance-dominance ;
- Dispersion agrégée ; valeur du coefficient de sociabilité supérieure à celle de l'abondance-dominance ;

- Dispersion régulière ; valeur du coefficient de sociabilité inférieure à celle de l'abondance-dominance.

La notion d'association retenue correspond à la définition « braun-blanqueto-tüxenienne » (Géhu 1998 ; Géhu & Rivas-Martínez 1981) répondant aux critères d'homogénéité floristique, écologique, structurale et territoriale. Une attention particulière est apportée au déterminisme écologique des syntaxons élémentaires pour la reconnaissance des associations, ainsi qu'aux faits chorologiques formalisables au travers du concept de géosynvicariance (Géhu 1968 ; Géhu & Géhu-Franck 1985) correspondant au « remplacement de communautés végétales par d'autres dans un même milieu dès que change de façon quelque peu significative l'espace géographique considéré. Les associations géosynvicariantes diffèrent entre elles par la présence d'espèces différentielles d'ordre géographique, mais elles possèdent les mêmes caractéristiques générales de milieu » (Géhu 1998).

La notion de communauté végétale sera ici utilisée pour désigner des unités concrètes (Géhu 2006), sans prévaloir d'aucune interprétation phytosociologique : la locution peut désigner un individu d'association, un individu de groupement basal ou fragmentaire...

Le groupement végétal correspond à une unité typologique (syntaxon) dont la caractérisation et le rang phytosociologique restent à préciser (Géhu 2006). Dans cette étude ils sont transcrits, comme les associations, sous forme de binômes répondant au standard : «taxon 1-taxon 2-G».

Le matériel analysé comprend un lot de relevés historiques inédits de Billy (70 relevés réalisés entre les années 1950 et 1990 dont seulement 6 ont été publiés - tab. XVIII in Billy 2000) et du CEN Auvergne (4 relevés des années 2000). Le matériel de Corillion (1954, 6 relevés dont seulement 3 ont été retenus) et une partie des relevés de Frain (1996, 30 relevés) ont également été intégrés. Dans le cadre de cette étude, 69 relevés ont été spécifiquement réalisés en 2017 et 2019, sur 16 sites.

De nombreuses communautés ont fait l'objet de plusieurs relevés à des dates différentes : il faudra prendre en compte dans l'analyse ce suréchantillonnage en particulier pour la définition des infrasyntaxons. Il est intéressant de constater que cet important lot de relevés historiques a été réalisé sur des sites aujourd'hui disparus ou en meilleur état de conservation.

Les traitements statistiques des relevés ont été réalisés sous le logiciel JUICE (Tichý 2002), pour les classifications de type MTC (Modified Twinspan Classification, Roleček et al. 2009) et avec le logiciel Multi-Variate-Statistical-Package (MVSP, Kovach version 3.22 2010) pour les analyses de type ordination, les analyses canoniques des correspondances globales (CCA, Ter Braak 1986) et les analyses des correspondances redressées (DCA).

Ces dernières (DCA), techniques d'analyse indirecte de gradient, permettent d'estimer les relevés indépendamment des variables écologiques (Bouxin 2016). La CCA permet de mettre en évidence la correspondance entre les relevés et plusieurs variables, exprimées sous forme de flèches vectorielles à partir des valeurs des indices d'Ellenberg et al. (1991) calculées pour chacun des relevés, pondérées par les coefficients d'abondance des taxons. Cette méthode présente toutefois un inconvénient : les valeurs d'Ellenberg sont dépendantes des taxons, ce qui déforme l'analyse. Des valeurs de variables indépendantes des taxons seraient préférables, mais ceci n'a pas été possible dans le cadre de cette étude.

Des analyses partielles, de type ordination, ont été faites sur chacun des deux groupes mis en évidence par les analyses précédentes et correspondant aux deux grands ensembles halophile et subhalophile/glycophile.

Les combinaisons floristiques présentées rassemblent pour chaque association les espèces différentielles mises en évidence dans les tableaux et les espèces constantes, présentes dans un syntaxon à plus de 40% de fréquence (III).

### Synécologie

Les relevés de végétation ont été complétés par des sondages de l'horizon superficiel du sol afin d'évaluer, de manière qualitative, sa texture, sa pierrosité (% et taille moyenne de la fraction grossière > 2 mm) et son effervescence. La géologie a été définie à partir des cartes géologiques. Les autres informations écologiques stationnelles relevées sont relatives à l'altitude, la pente, l'exposition. Sur chaque site, les liens topographiques et les contacts entre les communautés ont été appréciés visuellement. Les relevés sont restitués selon un ou plusieurs transects qui ont permis d'élaborer les transects théoriques présentés ci-dessous.

Afin de préciser la synécologie des groupements et de restituer les résultats sous forme d'écogrammes (Bastien & Gauberville 2011) a été calculée la valeur des indices écologiques (IE) pour

Tableau 2 – Terminologie écologique pour la qualification du gradient de salinité (Beefink 1965 ; Géhu 2006). Beefink prend en compte la teneur en Chlore exprimée en g/l.

Végétation	Eaux (Beefink 1965)	Eaux et sols (Géhu 2006)
Hyperhalophile		Hyperhalin
Eu-halophile	Eu-halimum (16,5 - 22 ‰)	Euhalin (eau de mer)
Polyhalophile	Polyhalimum (10 - 16,5 ‰)	Polyhalin
Mesohalophile	α-Mesohalimum (5,5 - 10 ‰)	Mesohalin
	β-Mesohalimum (3 - 5,5 ‰)	
Oligohalophile	Oligohalimum (0,3 - 3 ‰)	Oligohalin
Suhalophile		

les principaux syntaxons élémentaires. Pour chaque relevé, la moyenne des IE, pondérée par le recouvrement, a été calculée pour les facteurs d'humidité (F) et de salinité (S). Les pourcentages de recouvrement pris en compte pour chaque coefficient d'abondance/dominance sont les suivants : 5 = 87,5 ; 4 = 62,5 ; 3 = 37,5 ; 2 = 15 ; 1 = 3 ; + = 1 ; r = 0,5 ; i = 0,1. Pour chaque groupement la moyenne des valeurs obtenues a été réalisée. La table de référence des valeurs d'IE utilisée est celle des Îles Britanniques (Hill et al. 1999).

La terminologie écologique utilisée pour le gradient de salinité (Tab. 2), suit le système de classification des eaux saumâtres (final resolution of the symposium on the classification of brackish waters 1959 in Beetsink 1965) et le dictionnaire de sociologie végétale de Géhu (2006).

Les eaux les plus chlorées des sources auvergnates entrent dans la catégorie oligohaline. Les végétations seront qualifiées de « subhalophiles » lorsque les espèces réputées glycophiles (« indifférent to salt » in Leuschner & Ellenberg 2018) des *Agrostietea stoloniferae* apparaissent et structurent les groupements. Cela correspond selon Hayon & Pelt (1969) à des salures temporaires du sol rapidement déchlorurés.

### Référentiels taxonomiques et syntaxonomiques

La nomenclature des taxons suit l'index TAXREF v12.0 (inpn.mnhn.fr), largement basé sur Flora Gallica (Tison & Foucault 2014).

La nomenclature des syntaxons phanérogamiques s'appuie sur les synthèses de Foucault & Catteau (2012) faites dans le cadre du prodrome des végétations de France (version 2 déclinée jusqu'au niveau de l'association végétale) et de Demartini (2016). Les bryosyntaxons se réfèrent au système syntaxonomique d'Europe de Marstaller (2006). La nomenclature des autorités des syntaxons est celle préconisée par l'International Plant Names Index (IPNI, <http://www.ipni.org/ipni/>).

## Caractérisation des groupements végétaux

### Résultats des analyses statistiques

Les analyses ont porté sur 165 relevés parmi les 176 réunis pour cette étude, dont 11, fragmentaires ou trop larges, ont été écartés. Les relevés représentés en trop petit nombre pour pouvoir asseoir une caractérisation fiable sont présentés dans le tableau 6 et dans le texte.

Les 69 relevés effectués entre 2017 et 2019 ont été comparés dans le logiciel JUICE aux 96 relevés issus de la bibliographie, avec une première analyse numérique de classification de type MTC (Modified Twinspan Classification). Nos 69 relevés nouveaux se positionnent au milieu de ceux de la bibliographie, dans des clusters, ou groupes de relevés, confortant ainsi une grande partie des syntaxons mis en évidence par Billy (2000). L'analyse (Fig. 4) sépare les groupements halophiles (groupe de cluster A) d'un ensemble glycophile et subhalophile (B).

La dichotomie du groupe B oppose, d'une part, un lot de groupements subhalophiles bien individualisés (B2) à, d'autre part, un ensemble réunissant prairies glycophiles (6 & 7), prairies dégradées subhalophiles (5) et prairies paucispécifiques (8) de transition avec le groupe A.

L'analyse canonique des correspondances globale (CCA) montre un déterminisme écologique des groupements selon : la salinité (axe 1) et l'humidité (axe 2) (Fig. 5). Ici, une partie des communautés subhalophiles et halophobes apparaît dans un nuage compact, traduisant les formes de passage existant entre les groupements. En revanche les groupements oligohalophiles sont très nettement discriminés (valeurs positives de l'axe 1).

Les résultats des DCA (analyse des correspondances redressée) faites pour chacun des grands groupes (A et B, Fig. 4) sont présentés figures 6 et 7.

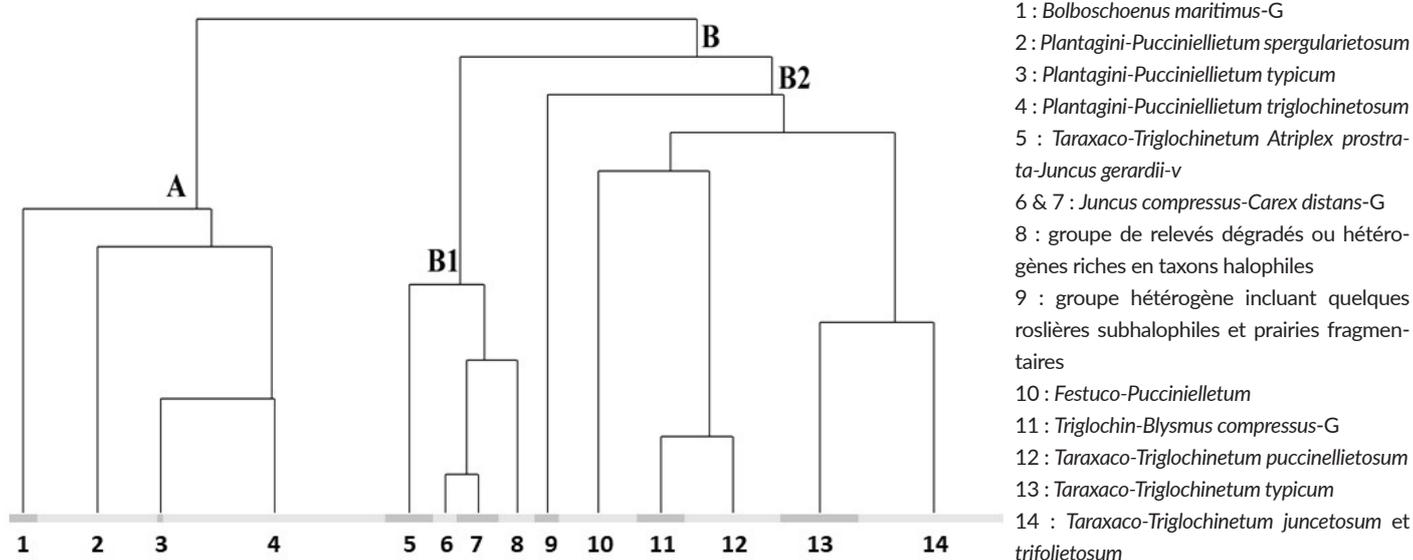


Figure 4 – Dendrogramme obtenu à partir de la MTC effectuée sur 165 relevés phytosociologiques et 82 espèces (analyse en semi pondérée [values of cut level : 0.5 25] ; en total inertie ; 14 clusters recherchés et suppression des taxons présents une fois).

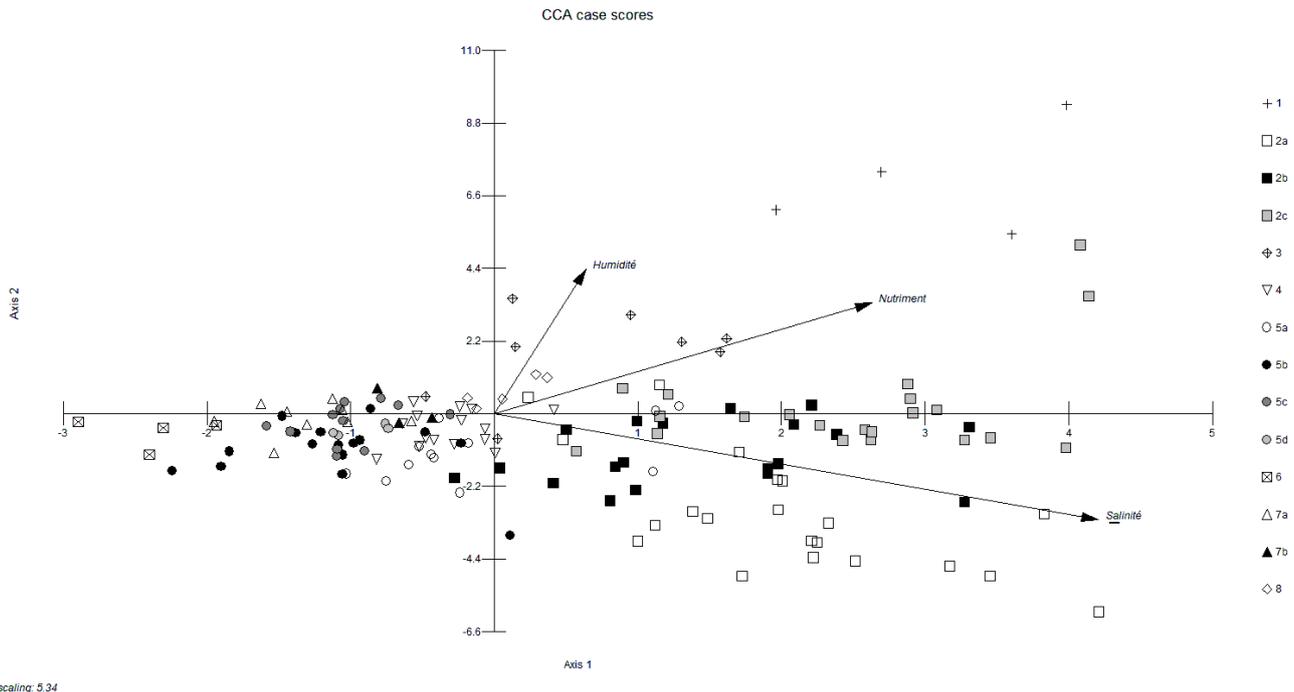


Figure 5 – CCA effectuée à partir de 165 relevés, 82 espèces et de leur indice d'Ellenberg. Les types de symbole représentent les associations, les numéros sont ceux des groupements repris dans les tableaux et ci-dessous (matrice en présence absence ; données transformées en racine carrée ; suppression des taxons présents une fois ; les espèces rares sont sous-pondérées. La valeur propre du premier axe est de 0,141 et de 0,071 pour l'axe 2). 1) *Bolboschoenus maritimus*-G ; 2a) *Plantagini-Pucciniellietum sperguletosum mediae* ; 2b) *Plantagini-Pucciniellietum typicum* ; 2c) *Plantagini-Pucciniellietum triglochinetosum maritimi* ; 3) groupe de relevés hétérogènes ou dégradés ; 4) *Festuco-Pucciniellietum fontanae* ; 5a) *Taraxaco-Triglochinetum pucciniellietosum fontanae* ; 5b) *Taraxaco-Triglochinetum typicum* ; 5c) *Taraxaco-Triglochinetum juncetosum gerardii* ; 5d) *Taraxaco-Triglochinetum trifolietosum fragiferi* ; 6) *Triglochin palustre-Blysmus compressus*-G ; 7a) *Juncus compressus-Carex distans*-G type-v ; 7b) *Juncus compressus-Carex distans*-G *Juncus inflexus*-v ; 8) *Taraxaco-Triglochinetum Atriplex prostrata-Juncus gerardii*-v.

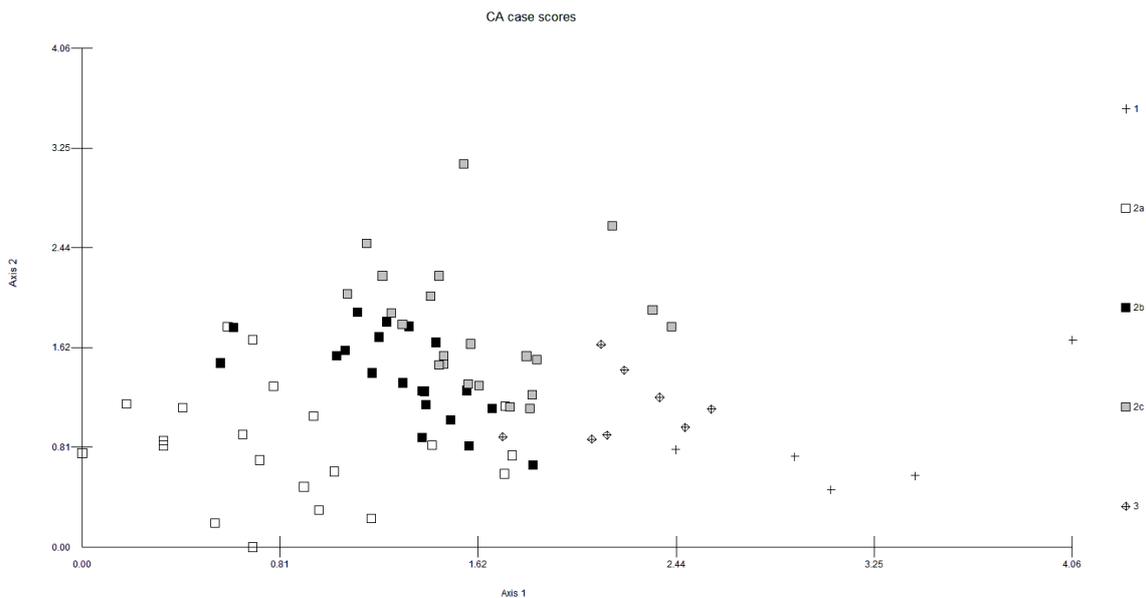


Figure 6 – DCA de 82 relevés et 44 taxons correspondant au groupe A, réunissant les groupements oligohalophiles. Les symboles et les numéros sont identiques à ceux de la figure 4 (matrice en présence absence, données transformées en racine carrée ; suppression des taxons présents une fois ; les espèces rares sont sous-pondérées. La valeur propre de l'axe 1 est de 0,351 et de 0,210 pour l'axe 2).

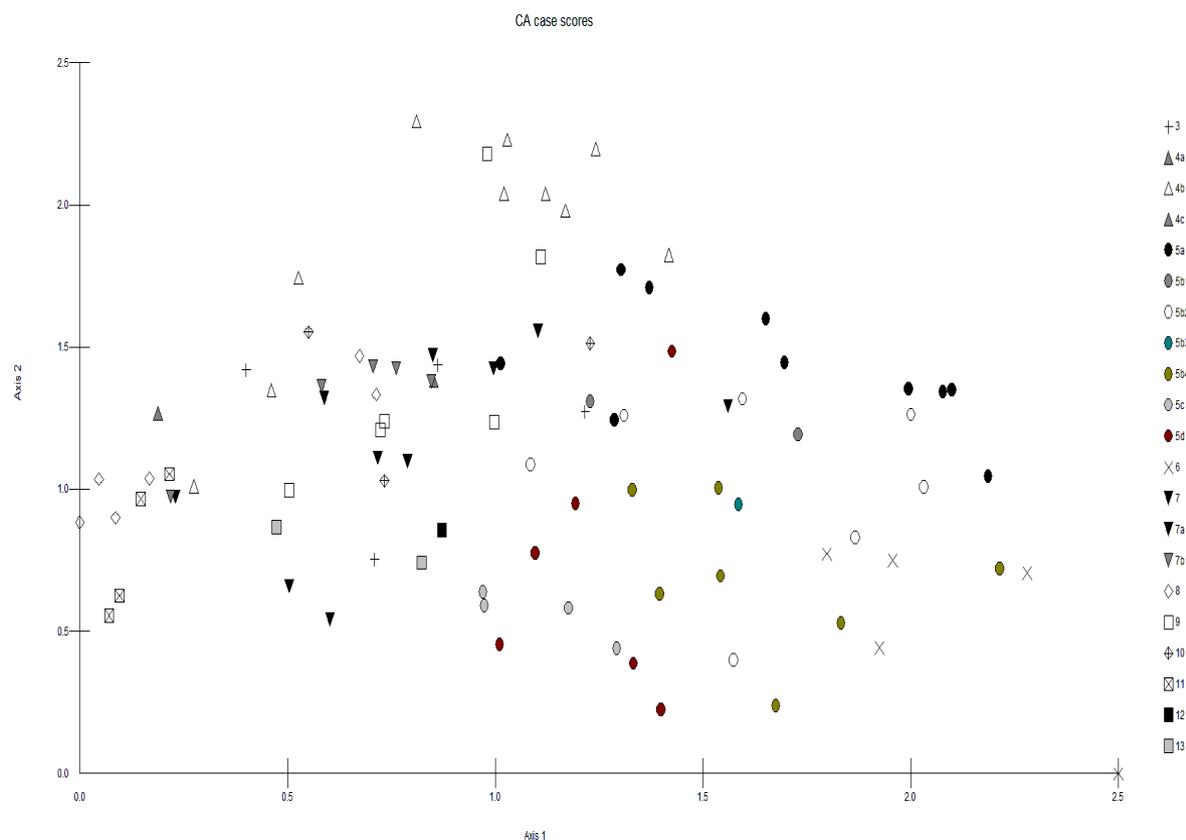


Figure 7 – DCA de 99 relevés et 75 taxons correspondant au groupe B, réunissant les groupements subhalophiles et glycophiles (matrice en présence absence, données transformées en racine carrée ; suppression des taxons présents une fois ; les espèces rares sont sous-pondérées ; la valeur propre de l'axe 1 est de 0,226 et de 0,143 pour l'axe 2). 3) *Taraxaco-Triglochinietum Plantago maritima*-var. ; 4) *Festuco-Puccinellietum fontanae* ; 5a) *Taraxaco-Triglochinietum puccinellietosum fontanae* ; 5b) *Taraxaco-Triglochinietum typicum* ; 5c) *Taraxaco-Triglochinietum juncetosum gerardii* ; 5d) *Taraxaco-Triglochinietum trifolietosum fragiferi* ; 6) *Triglochin palustre-Blysmus compressus*-G ; 7a) *Juncus compressus-Carex distans*-G type-v ; 7b) *Juncus compressus-Carex distans*-G *Juncus inflexus*-v ; 8) *Taraxaco-Triglochinietum Atriplex prostrata-Juncus gerardii*-var. ; 9) *Eleocharito-Bolboschoenetum maritimi* ; 10) *Elytrigia gr. campestris*-G ; 11) *Inula britannica-Lotus glaber*-G ; 12) *Apium graveolens*-G ; 13) *Juncus gerardii-Glyceria notata*-G.

La discrimination des groupements oligohalophiles (Fig. 6) montre un déterminisme écologique selon les gradients d'humidité (axe 1) et de salinité (axe 2). Le groupe 3 réunit des relevés historiques hétérogènes et des communautés fragmentaires piétinées à *Pantago maritima*. Ces dernières (4 rel.) dont la balance floristique est favorable aux *Agrostietea*, ont été traitées dans le lot suivant.

Pour les groupements suhalophiles et glycophiles (Fig. 7), l'interprétation de la signification écologique des axes est plus délicate : l'axe 1 correspondrait au niveau trophique et l'axe 2 à l'humidité. Plusieurs groupements que nous avons individualisés sur des critères structuraux ne sont pas mis en évidence par cette analyse. Il s'agit des roselières (Gpt. 9) représentées par des communautés juvéniles riches en espèces prairiales et des prairies-ourlets à *Elytrigia gr. campestris* (Gpt 10).

### Présentation des groupements

Les groupements végétaux sont présentés au sein des systèmes

écologiques qu'ils caractérisent. Au regard de la végétation, deux systèmes ont été identifiés : le système sur travertins et le système sur argiles décarbonatées ou peu carbonatées. Les groupements mal individualisés sont décrits séparément. Un synsystème récapitulatif est présenté en annexe 1.

### Systeme sur travertins

Lié à des eaux très carbonatées et calcaires, ce complexe de groupements se développe sur des roches variées (roches cristallines, alluvions, marnes et argiles) : la constitution du travertin affranchit la végétation de l'influence de la roche mère. Sur les travertins, se constituent des sols argileux très carbonatés, à forte effervescence et de faible épaisseur (quelques cm à 1 ou 2 dm de profondeur). Ce système (Fig. 8) est le plus fréquent des terrains salés auvergnats ; impropre à la culture et au drainage il a été relativement préservé de la destruction et de l'impact des intrants et des pratiques agricoles, à l'exception du pâturage.

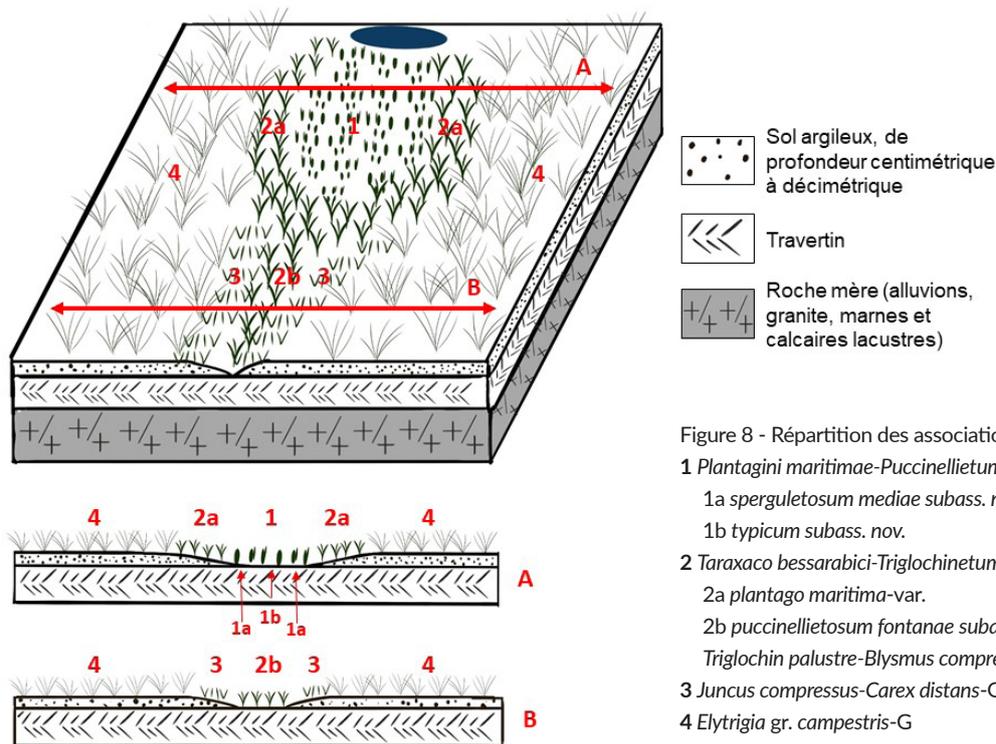


Figure 8 - Répartition des associations sur travertins.

- 1 *Plantagini maritimae-Puccinellietum fontanae* Corill. ass. nov.
  - 1a *sperguletosum mediae* subass. nov.
  - 1b *typicum* subass. nov.
- 2 *Taraxaco bessarabici-Triglochinietum palustris* Billy ass. nov.
  - 2a *plantago maritima*-var.
  - 2b *puccinellietosum fontanae* subass. nov. et *typicum* subass. nov.
- 3 *Juncus compressus-Carex distans*-G
- 4 *Elytrigia gr. campestris*-G

### ***Plantagini maritimae-Puccinellietum fontanae* (Corill. 1954) ass. nov.**

N°gpt : 2, tab. 3 ; holotypus : rel. D24, tab. 3 ; = *Puccinellietum distantis* in Corillion 1954

#### **Synécologie**

Pré oligohalophile intérieur se développant sur sols argileux ou argilo-sableux, plus ou moins carbonatés (effervescence forte à faible). Cette association hygrophile se situe au contact direct des eaux salées. Elle se développe aussi bien sur les travertins que sur sols argileux épais.

#### **Composition floristique**

Communautés paucispécifiques, marquées par la dominance des halophytes.

Combinaison différentielle : *Puccinellia distans* (Jacq.) Parl. subsp. *fontana* Portal, *Plantago maritima* L. subsp. *maritima*, *Lysimachia maritima* (L.) Galasso, Banfi & Soldano, *Atriplex prostrata* Boucher ex DC.

Portal (2014) signale sur les sites salés auvergnats (Corent, Martres-de-Veyre, Mirefleur, Saint-Maurice) *Puccinellia fasciculata* (Torr.) E.P.Bicknell, taxon méditerranéo-atlantique nitrohalophile que nous n'avons pas identifié dans les communautés analysées.

#### **Variations**

La variabilité de l'association est liée au gradient hydrique.

- *sperguletosum mediae* (Corill. 1954) subass. nov. (= Groupement à *Spergularia media* Billy 2000, *Puccinellietum distantis* in Corillion 1954 p.p.) temporohygrophile, subissant des assèchements estivaux (Gpt 2a, holotypus D6, tab. 3).

- *typicum* subass. nov. (= Groupement à *Plantago maritima* Billy 2000) à caractère hygrophile (Gpt 2b, holotypus D24, tab. 3).

- *triglochinietosum maritimae* (Billy 2000) subass. nov. (= Groupement à *Triglochin maritimum* Billy 2000) hygrophile plus halophile, des plus bas niveaux topographiques (Gpt 2c, holotypus

C4, tab. 3). Ce syntaxon n'est aujourd'hui connu que d'une localité. Deux autres localités, aujourd'hui disparues, l'hébergeaient jadis.

Chacune de ces sous-associations présentent une variante à *Carex distans* qui correspond à des inventaires larges. Ces relevés hétérogènes n'ont pas été intégrés dans le tableau synthétique.

#### **Syntaxonomie et synsystématique**

L'association apparaît relativement proche de celles connues des sites salés intérieurs de Lorraine (*Puccinellietum distantis lotharingensis* in Duvigneaud 1967 - tab. 7, rel. 11), de l'Aude (*Spergulo mediae-Puccinellietum distantis* B.Foucault 2017 - tab. 7, rel. 2) et d'Allemagne (*Astero tripoli-Puccinellietum distantis* Weinert 1989 - tab. 7, rel. 7 à 9 et *Puccinellietum distantis sensu* Janssen - tab. 7, rel. 10). Elle présente néanmoins sur le plan floristique des nuances importantes avec la forte représentation de *Plantago maritima* subsp. *maritima*, *Lysimachia maritima* et *Spergula media* ainsi que l'absence de *Spergula marina* (L.) Bartl. & H.L.Wendl., *Tripolium pannonicum* (Jacq.) Dobrocz., *Salicornia europaea* L., *Halimione pedunculata* (L.) Aellen. De même, par rapport aux puccinelliaies littorales ('*Puccinellietum distantis*' tab 7, rel. 12 à 14) différents taxons nettement halophiles manquent : *Puccinellia maritima* (Huds.) Parl., *Spergula marina*, *Tripolium pannonicum*...

Cette nouvelle association peut s'intégrer dans les *Asteretea tripolii* V.Westh. & Beeftink in Beeftink 1962 au sein du *Puccinellion distantis*.

#### **Groupements bryologiques associés**

Globalement les communautés bryologiques sont peu fréquentes et non spécifiques à l'association trachéophytique. Sur quelques sites, dans la sous-association *sperguletosum mediae*, a été observé, sur les zones nues piétinées du travertin, un groupement rudéral à *Bryum dichotomum* Hedw. et *Barbula unguiculata* Hedw. du *Phascion cuspidati* Wald. ex Krusenstjerna 1945. Sur un autre site, les travertins dénudés sont très ponctuellement colonisés par un groupement temporohygrophile

saxicole et calcicole, non halophile, à *Tortula muralis* Hedw. et *Pseudocrossidium hornschurchianum* (Schultz) R.H.Zander.

### **Taraxaco bessarabici-Triglochinetum palustris (Billy 2000) ass. nov.**

N°gpt : 3, 5 & 8, tab. 4 ; holotypus : rel. G18, tab. 4 ; = *Taraxaco bessarabici-Caricetum distantis sensu* Billy 2000 non (Soó 1930) Wendelb. 1943, Groupement à *Glaux maritima* et *Triglochin palustre* Billy 2000.

#### **Synécologie**

Prairie subhalophile intérieure, hygrophile à temporohygrophile, des sols argileux et argilo-sableux généralement carbonatés et minéralisés. L'association se maintient soit en auréole et en marge des résurgences salées, où elle présente un caractère temporohygrophile, soit au contact direct des eaux les moins salées.

#### **Composition floristique**

Le groupement se caractérise par la présence de taxons glycophiles et halophiles. Les communautés représentent parfois des prairies-ourlets densifiées relativement pauvres en espèces.

Combinaison différentielle : *Taraxacum bessarabicum* (Hornem.) Hand.-Mazz., *Puccinellia distans* (Jacq.) Parl. subsp. *fontana* Portal, *Lysimachia maritima* (L.) Galasso, Banfi & Soldano, *Juncus gerardii* Loisel., *Carex distans* L. var. *vikingensis* (C.B.Clarke) Gadeceau, *Triglochin palustris* L.

**Espèces constantes** : *Agrostis stolonifera* L., *Schedonorus arundinaceus* (Schreb.) Dumort.

*Puccinellia fasciculata* serait à rechercher dans ce groupement.

#### **Variations**

Les variations sont dépendantes du gradient hydrique et de la nature des sols.

- ***puccinellietosum fontanae subass. nov.***, hygrophile des sols peu épais (10 cm de profondeur) très carbonatés développés sur travertins (Gpt 5a, holotypus G7, tab. 4).

- ***typicum subass. nov.*** hygrophile sur sols argileux plus épais (20 cm de profondeur) et moins carbonatés (Gpt 5b, holotypus G18, tab. 4).

- var. type (Gpt 5b2).

- var. à *Blysmus compressus* sur sols épais argileux et carbonatés, tapissant des talwegs de travertins latéralement alimentés par des eaux douces (Gpt 5b4).

Au sein de cette sous-association, plusieurs infrasyntaxons de faible répétitivité semblent se dégager : une unité à *Carex disticha* à la transition avec les groupements glycophiles, une unité à *Eleocharis quinqueflora* des sols organiques, une unité à *Cynodon dactylon* à caractère temporohygrophile (Gpt 5b1) et une unité à *Juncus inflexus* des fonds de talwegs sur sols décarbonatés (Gpt 5b3).

- ***trifolietosum fragiferi subass. nov. prov.***, unité pâturée sur sols peu carbonatés et mésohydriques (Gpt 5c, holotypus G39, tab. 4) ; avec la présence de nombreuses espèces prairiales, cette unité se différencie nettement des autres sous-associations et l'analyse d'un matériel plus abondant serait nécessaire pour préciser son statut.

- ***juncetosum gerardii subass. nov.*** hygrophile et moins halophile, sur sols argileux ou argilo-sableux épais (> 20 cm de

profondeur) peu carbonatés (Gpt 5d, holotypus G31, tab. 4).

- La variante à ***Plantago maritima*** réunit des communautés fragmentaires liées aux travertins s'asséchant une partie de l'année ainsi que des communautés piétinées.

- La variante à ***Atriplex prostrata*** et ***Juncus gerardii*** (Gpt 8), constitue vraisemblablement une forme de dégradation du *juncetosum gerardii* (drainage et rudéralisation). Ce groupement est très bien discriminé par les analyses et pourrait être considéré comme une association différente.

Le relevé H7 illustre un faciès régressif à *Ranunculus sardous* Crantz laissant pressentir l'existence de thérophytaies qui restent à étudier.

#### **Syntaxonomie et synsystématique**

Ce groupement avait été rapproché par Billy (2000) du *Taraxaco bessarabici-Caricetum distantis* (Soó 1930) Wendelb. 1943 («*Carex distans-Taraxacum bessarabicum-Ass.*» in Wendelberger 1943), association thermo-continentale décrite du Lac de Neuliedl en Autriche (rel. 5, tab. 8). Par rapport à cette association, il manque dans les communautés auvergnates de nombreux halophytes continentaux : *Tripolium pannonicum* subsp. *pannonicum*, *Scorzonera parviflora* Jacq., *Puccinellia salinaria* (Simonk.) Holmb. Elles présentent en plus : *Lysimachia maritima*, *Triglochin palustre*, *Puccinellia distans* subsp. *fontana*, *Schedonorus arundinaceus*.

Avec un profil sociologique alliant éléments des *Agrostietea stoloniferae* et des *Asteretea tripoli*, cette association est représentative des groupements subhalophiles connus du littoral et des prés salés intérieurs, avec en particulier :

- Le *Juncus gerardii-Glaucietum maritimae* R.Schub. & Mahn 1962, pré intérieur, décrit de Saxe-Anhalt (Allemagne), continentalisé et thermophile, à *Carex vulpina* L. et *Hordeum bulbosum* L. subsp. *nodosum* (L.) B.R.Baum ;

- Le *Loto preslii-Apietum graveolentis* B.Foucault 2017, pré intérieur de l'Aude (tab. 8, rel. 13a) ;

- Les prés intérieurs lorrains (*Festuco arundinaceae-Caricetum distantis* J.Duvign. 1967, *Agropyro repentis-Juncetum gerardi* J.Duvign. 1967, *Cerastio dubii-Juncetum gerardi* J.Duvign. 1967) caractérisés par *Alopecurus bulbosus* Gouan, *Cerastium dubium* (Bastard) Guépin, *Jacobaea aquatica* (Hill) P.Gaertn., B.Mey. & Scherb (tab. 8, rel. 1 à 4).

Mais la présence conjointe de *Puccinellia fontana*, *Taraxacum bessarabicum*, *Triglochin palustris*, *Lysimachia maritima*, *Carex distans* var. *vikingensis* marque l'originalité floristique et biogéographique du groupement auvergnat.

Cette nouvelle association s'intègre dans le *Loto tenuis-Trifolion fragiferi* (V.Westh., C.Leeuwen & Adriani 1962) B.Foucault 2008.

#### **Groupements bryologiques associés**

La fermeture du tapis herbacé étant défavorable à la bryoflore, les trachéophytaies hébergeant des communautés bryologiques sont rares. Il faut néanmoins signaler ponctuellement la présence :

- Sur les monticules des travertins, de hauteur centimétrique, s'affranchissant quelque peu de l'inondabilité, du groupement monospécifique à *Conardia compacta* (Drumm. ex Müll.Hal.) H.Rob., à caractère semi-sciaphile, calcaricole, mésohygrophile et halotolérant. Ce groupement semble prendre place dans le *Riccardio pinguis-Eucladion verticillati* Bardat in Bardat et al. 2004. Ces communautés, non spécifiquement halophiles, ne s'observent pourtant en Auvergne que dans les sites salés ;

- Sur les ouvertures érodées où l'argile affleure, des

communautés à *Henediella heimii* (Hedw.) R.H.Zander qui peuvent être rapprochées du *Pottietum heimii* Hübschmann 1960 (*Funarium hygrometricae* Hadač in Klika ex Hübschmann 1957), bryoassociation pionnière, typique des prairies subhalophiles soumises à un pâturage relativement intensif : elle s'installe sur le rebord des empreintes de bovins.

### Juncus compressus-Carex distans-G

N°gpt : 7, tab. 5 ; = *Festuco arundinaceae-Caricetum distantis* sensu Billy 2000 non J.Duvign. 1967 p.p.

#### **Synécologie**

Prairie-ourlet glycophile hygrophile à temporohygrophile, des sols argileux et argilo-sableux épais. Sur travertins, le groupement se maintient en marge des communautés subhalophiles, où il présente un caractère temporohygrophile. Des formes hygrophiles colonisent des fonds de talwegs, au contact direct des eaux minéralisées non salées.

#### **Composition floristique**

Cette prairie-ourlet paucispécifique se caractérise par la présence de taxons glycophiles et l'absence des halophytes.

Combinaison différentielle : *Lotus glaber* Mill., *Juncus compressus* Jacq., *Carex otrubae* Podp.

Espèces constantes : *Carex distans* L. var. *distans*, *Agrostis stolonifera* L., *Schedonorus arundinaceus* (Schreb.) Dumort.

#### **Variations**

Les variations sont dépendantes du gradient hydrique et de la nature des sols.

- Var. type temporohygrophile (Gpt 7a) des sols carbonatés sur travertins.

- Var. à *Juncus inflexus* hygrophile des fonds de talweg sur sols argileux épais décarbonatés avec *Carex otrubae* (Gpt 7b).

#### **Syntaxonomie et synsystème**

Il existe des termes de passage entre ce groupement et le *Taraxaco bessarabici-Triglochinetum palustris* comme en atteste la présence sporadique des halophytes. Par rapport aux autres associations glycophiles des *Agrostietea stoloniferae*, le groupement apparaît pauvre en espèces et se pose l'hypothèse d'un groupement basal : « les stations sont de faible étendue, presque linéaires, si bien que la flore est peu répétitive et peu homogène » précise, en effet, Billy (2000) à leur sujet.

Toutefois plusieurs communautés relevées occupent des surfaces significatives (5 à 10 m<sup>2</sup>) montrant que ces communautés sont naturellement paucispécifiques. De plus le groupement s'observe de manière répétitive sur un nombre important de sites et présente une synécologie propre, toujours liée aux sources thermominérales. Son caractère ourlifié et les contraintes écologiques expliquent sa paucispécificité.

Billy (2000) publie une colonne synthétique de 12 relevés (rel. 22, tab. 8) de ce groupement. Seuls cinq des relevés de Billy ont été retenus dans notre tableau, de nombreux autres apparaissant hétérogènes. Il interprète ce groupement comme relevant du *Festuco arundinaceae-Caricetum distantis* J.Duvign. 1967, conclusion qui ne peut être suivie car cette association subhalophile lorraine (rel. 3, tab. 8) est bien différente.

Cette prairie densifiée présente de nombreux éléments communs avec le *Juncus compressi-Blysmetum compressi* Tüxen ex Oberd. 1957 (rel. 21, tab. 8) association des sols tassés piétinés, rapprochée du *Potentillon anserinae* Tüxen 1947 (Foucault & Catteau 2012). Il est probable que le pâturage fasse évoluer le groupement auvergnat vers des communautés similaires.

Par la rareté des éléments des *Potentillo anserinae-Polygonetalia avicularis* Tüxen 1947 (*Juncus effusus*, *Rumex acetosa*, *Lotus pedunculatus*, *Lysimachia nummularia*, *Galium palustre*, *Lychnis flo-cuculi*, *Cardamine pratensis*...), ce groupement doit être rapproché des *Loto tenuis-Festucenalia arundinaceae* Julve ex B.Foucault, Catteau & Julve in B.Foucault & Catteau 2012, unité thermophile ou subhalophile. Sa position au sein d'une alliance ne coule pas de source mais il pourrait prendre place en marge du *Scirpoido holoschoeni-Juncion inflexi* B.Foucault & Catteau 2012.

Le matériel ourlifié et quelque peu hétérogène, ne permet pas de définir une nouvelle unité ou de proposer le rattachement à une association connue.

### Triglochin palustre-Blysmus compressus-G

N°gpt : 6, tab. 5

#### **Synécologie**

Cette prairie se développe sur des sols argileux graveleux et carbonatés, au niveau de zones d'écoulement sur des travertins alimentés par des eaux minéralisées non salées. Par rapport au groupement précédent, elle se développe dans des stations plus humides, sur des sols moins épais et plus carbonatés.

#### **Composition floristique**

Combinaison différentielle : *Blysmus compressus* (L.) Panz. ex Link, *Triglochin palustris* L., *Eleocharis palustris* (L.) Roem. & Schult.

Espèces constantes : *Carex distans* L. var. *distans*, *Agrostis stolonifera* L., *Schedonorus arundinaceus* (Schreb.) Dumort.

#### **Syntaxonomie et synsystème**

Groupement vraisemblablement original, bien individualisé par les analyses ; non mis en évidence dans les travaux de Billy. Le faible nombre de relevés réunis ne permet pas de proposer une nouvelle association.

Comme précédemment, ce groupement peut être rapproché des *Loto tenuis-Festucenalia arundinaceae* Julve ex B.Foucault, Catteau & Julve in B.Foucault & Catteau 2012 et du *Scirpoido holoschoeni-Juncion inflexi* B.Foucault & Catteau 2012.

#### **Groupements bryologiques associés**

Dans les ouvertures laissant paraître un travertin suintant, s'observe ponctuellement le groupement à *Didymodon tophaceus* (Brid.) Lisa, accompagné de *Cratoneuron filicinum* (Hedw.) Spruce et *Eucladium verticillatum* (With.) Bruch & Schimp (*Riccardio pinguis-Eucladion verticillati* Bardat in Bardat et al. 2004). Ce groupement halophobe est typique des systèmes tuffeux et s'observe donc (rarement) au contact de ce groupement.

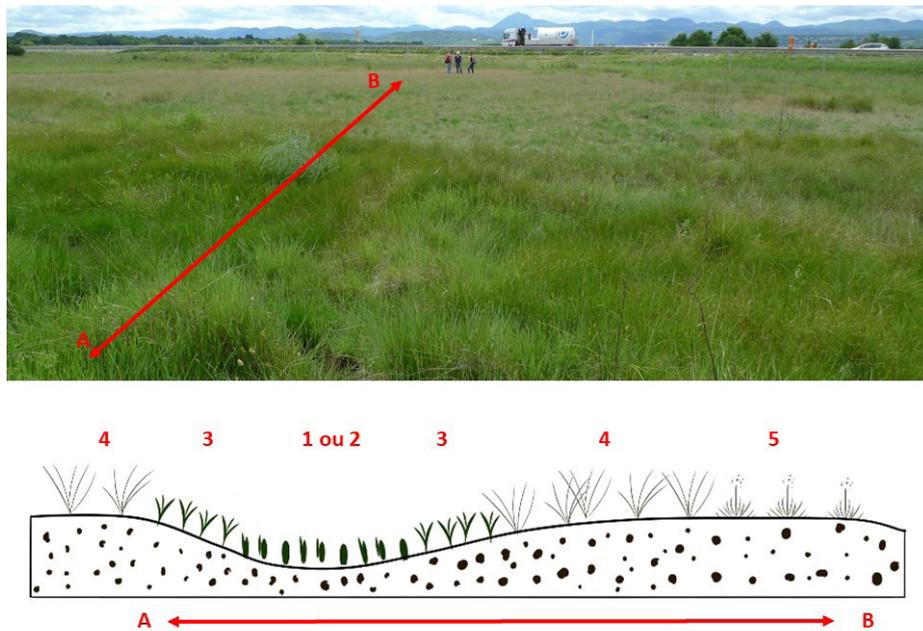


Figure 9 - Répartition des associations sur sols argileux décarbonatés épais.

- 1 *Plantagini maritimae-Puccinellietum fontanae* ass. nov.
- 2 *Taraxaco bessarabici-Triglochinietum palustris* ass. nov.
- 3 *Inula britannica-Lotus glaber*-G
- 4 *Festuco arundinaceae-Puccinellietum distantis* Billy ex Thébaud et al. 2014
- 5 *Plantago maritima-Festuca pulchra*-communauté

### Système sur sols épais argileux peu carbonatés

Ce complexe de groupements s'observe principalement sur marnes, colluvions et alluvions développant des sols argileux épais (supérieurs à 2 dm de profondeur) peu à non carbonatés. Ce système (Fig. 9), jadis beaucoup plus abondant dans les limagnes, est devenu très rare et a subi de nombreuses atteintes : urbanisation, drainage, intrants agricoles.

Le *Plantagini maritimae-Puccinellietum fontanae* ass. nov. est représenté par sa sous-association type. Le *Taraxaco bessarabici-Triglochinietum palustris* est représenté par la sous-association *juncetosum gerardii*, sa variante de dégradation à *Atriplex prostrata* et *Juncus gerardii* ou la sous-association type représentée ici par des communautés ourlifiées.

#### *Festuco arundinaceae-Puccinellietum distantis* Billy ex Thébaud, C.Roux, C.-E.Bernard & Delcoigne 2014

N°gpt : 4, tab. 4 ; Lectotypus désigné in Thébaud et al. 2014 : rel. F7, tab. 4 (rel. L494, tab. XVIII in Billy 2000)

#### Synécologie

Cette prairie-ourlet subhalophile temporohygrophile à période prolongée d'assèchement estival, se développe sur des sols épais argileux décarbonatés à effervescence nulle à faible, issus, le plus souvent, des roches du Paléogène.

#### Composition floristique

Le groupement se caractérise négativement par rapport

au *Taraxaco bessarabici-Triglochinietum palustris*. Son caractère plus sec est donné par des espèces peu fréquentes : *Elytrigia* sp., *Jacobaea vulgaris*, *Medicago lupulina*, *Galium verum*, *Festuca pulchra*...

Espèces constantes : *Puccinellia distans* (Jacq.) Parl. subsp. *fontana* Portal, *Carex distans* L. var. *vikingensis* (C.B.Clarke) Gadeceau, *Agrostis stolonifera* L., *Schedonorus arundinaceus* (Schreb.) Dumort.

#### Variations

Les variations supposées sont dépendantes de facteurs biotiques.

Le site de Zagat (Ardes-sur-Couze) héberge une unité prairiale pâturée à *Trifolium repens* avec *Juncus effusus*, *Plantago lanceolata* (rel. F7).

Au marais de Cœur (Saint-Beauzire), s'observent des communautés rudéralisées à *Rumex crispus* illustrées par le relevé F3.

#### Syntaxonomie et systématique

Par rapport à la conception de Billy, il est proposé de restreindre le sens de cette association à sa composante temporohygrophile/hydroclinophile. Une partie des relevés que Billy propose de rattacher à ce groupement, a été intégrée au *Taraxaco bessarabici-Triglochinietum palustris* en raison de la présence de taxons hygrophiles. Ceci va dans le sens de la typification de Thébaud et al. (2014) qui précisent qu'il s'agit d'une « prairie sur coulées marnieuses, donnant un sol sec et durci en été ».

Autres groupements et communautés dont l'étude est à approfondir

### Elytrigia gr. campestris-G

N°gpt : 10, tab. 6

#### Synécologie

Prairie-ourlet paucispécifique hygroclicophile à mésophile des travertins asséchés. Elle se développe sur des sols argilo-graveleux peu épais et carbonatés tapissant le travertin. Seulement deux individus d'association ont été étudiés (source du Sail à Mirefleur et source Sainte-Marguerite à Saint-Maurice-ès-Allier) : ils s'observent en marge des prairies humides dans les stations les plus sèches et pourraient traduire les perturbations qu'ont connues ces sites ces vingt dernières années (modification du réseau hydrique notamment).

Ce groupement est en lien avec une pelouse dont des fragments ont été observés au Saladis aux Martres-de-Veyre (63) : ils présentent des affinités avec l'*Ajugo genevensis-Festucetum valesiacae* Billy ex Loiseau & Felzines 2010, une association xérophile à *Festuca pulchra* Schur (et non *F. valesiaca*, Richard Bœuf et Gilles Thébaud comm. or.) décrite des levées alluvionnaires sableuses de la moyenne vallée de l'Allier (Thébaud et al. 2014).

#### Composition floristique

Le groupement est structuré par *Elytrigia gr. campestris* (Godr. & Gren.) Kerguelen ex Carreras correspondant à un pool de populations souvent hybridogènes marquées par des individus robustes et glauques. Ils correspondent à *Elytrigia intermedia* × *E. campestris* et à *E. repens* × *E. campestris* (Felzines 2012). Les rares taxons compagnes sont liés aux prairies humides et mésophiles.

#### Syntaxonomie et synsystème

Le matériel restreint ne permet pas de préciser le statut phytosociologique de ce groupement qu'on peut intégrer en première approche aux *Agropyretalia intermedio-repentis* Oberd., T.Müll. & Görs in T.Müll. & Görs 1969 (*Agropyreteea pungentis* Géhu 1968). Felzines propose une alliance, l'*Equiseto ramosissimi-Elytrigion campestris* Felzines 2012, regroupant les associations alluviales de chiendents hybrides mésophiles à mésoxérophiles dans laquelle le groupement étudié pourrait vraisemblablement prendre place.

### Inula britannica-Lotus glaber-G

N°gpt : 11, tab. 6

#### Synécologie

Prairie subhalophile hygrophile des sols épais argileux et décarbonatés, à effervescence faible à nulle. Ce groupement est très peu documenté n'étant connu que d'une localité. Billy qui a beaucoup parcouru ce site ne signale pas ce groupement alors qu'il est aujourd'hui omniprésent, laissant penser qu'il est consécutif aux perturbations importantes qu'a connu le site, (traversée de l'autoroute, drainage par de profonds fossés). Il est en lien topographique avec le *Taraxaco bessarabici-Triglochinatum palustris* (Fig. 9).

#### Composition floristique

Le groupement se caractérise par la présence de taxons glyco-

philes et halophiles (*Plantago maritima* subsp. *maritima*, *Puccinellia distans*, *Juncus gerardii*).

Combinaison différentielle : *Inula britannica* L., *Jacobaea erucifolia* (L.) P.Gaertn., B.Mey. & Scherb., *Epilobium tetragonum* L., *Rumex crispus* L., *Festuca pulchra* Schur.

Espèces constantes : *Puccinellia distans* (Jacq.) Parl. subsp. *fontana* Portal, *Agrostis stolonifera* L., *Lotus glaber* Mill.

#### Syntaxonomie et synsystème

Il est difficile de préciser le statut de ce groupement compte tenu du matériel restreint. Les communautés semblent devoir s'intégrer dans le *Loto tenuis-Trifolion fragiferi*.

#### Groupements bryologiques associés

Sur le site du Marais de Cœur, les rebords en pente très douce des dépressions temporairement inondées, hébergent le groupement à *Tortula acaulon* var. *pilifera* (Hedw.) R.H.Zander. Ce bryogroupement pionnier, subhalophile et temporohygrophile peut s'observer dans les ouvertures des communautés trachéophytiques, ou, indépendamment, sur les substrats mis à nu.

### Plantago maritima-Festuca pulchra-communauté

#### Synécologie

Cette pelouse subhalophile hygroclicophile occupe une station temporairement imprégnée d'eau salée. Elle est liée à un sol argileux épais décarbonaté (effervescence nulle à faible). La microtopographie de la station est remarquable en raison de la constitution de mottureaux, micro-modèles d'une vingtaine de centimètres de hauteur, façonnés par les cycles successifs d'hydratation et de déshydratation des argiles du sol. Cette microtopographie a peu d'impact sur la répartition des trachéophytes mais présente une influence déterminante dans celle des bryocommunautés. Cette pelouse est-elle due aux perturbations ayant affectées le site et occasionnées un certain assèchement, comme tend à le montrer l'importance prise par les populations de *Festuca pulchra*, taxon occupant habituellement des stations plus xériques dans la région ?

#### Composition floristique

Observée d'une localité, voici le relevé de cette communauté.

Saint-Beauzire (63), Marais de Cœur, C. Roux, G. Thébaud, G. Choynet, 13 juin 2019, Surface = 30 m<sup>2</sup>; Pente = 0°, effervescence nulle, Recouvrement total = 90 % ; Recouvrement herbacé = 90 % ; Hauteur strate herbacée = 0,2 m.

*Festuca pulchra* Schur, 55 ; *Plantago maritima* L. subsp. *maritima*, 22 ; *Schedonorus arundinaceus* (Schreb.) Dumort., + ; *Inula britannica* L., + ; *Dipsacus fullonum* L., r2 ; *Jacobaea erucifolia* (L.) P.Gaertn., B.Mey. & Scherb., 11 ; *Xanthoselinum alsaticum* (L.) Schur, i ; *Galium verum* L., + ; *Lotus corniculatus* L. subsp. *corniculatus*, r ; *Senecio inaequidens* DC., + ; *Cerastium fontanum* Baumg. subsp. *vulgare* (Hartm.) Greuter & Burdet, r.

#### Syntaxonomie et synsystème

Il est difficile de préciser l'appartenance phytosociologique précise de ce relevé. Il semble devoir s'intégrer dans le *Loto tenuis-Trifolion fragiferi*.

### Groupements bryologiques associés

Les mousses se distribuent le long de profils microtopographiques, constituant de remarquables séquences répétitives. Trois groupements à *Tortella flavovirens* (Bruch) Broth. et *Barbula unguiculata* Hedw., relevant du *Tortellion flavovirentis* Guerra ex Guerra & Puche 1984 (alliance des communautés terricoles halophiles), peuvent être reconnus :

- Dans les dépressions entre les mottes, des communautés paucispécifiques à *Tortella flavovirens* et *Bryum dichotomum* Hedw. ;

- Sur le sommet des mottes, des communautés à *Tortella flavovirens* et *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid. ;

- Sur les marges des mottes, des communautés intermédiaires, proches des précédentes, présentant quelques éléments des premières [*Tortula acaulon* var. *pilifera* (Hedw.) R.H.Zander, *Bryum dichotomum*].

Ces communautés à caractère temporohygrophile ne sont connues que d'un seul site et leur rattachement bryosociologique reste à préciser. Elles présentent un profil sociologique alliant éléments rudéraux banals et ubiquistes et taxons amphibies temporohygrophiles [*Drepanocladus aduncus* (Hedw.) Warnst.] et halophiles (*Tortella flavovirens*).

### **Bolboschoenus maritimus subsp. maritimus-G**

N°gpt : 1, tab. 3

#### Synécologie

Roselière oligohalophile/subhalophile liée aux écoulements des sources sur travertins et fonds de talweg où la salure est quelque peu diluée par les eaux douces. Elle se développe sur sols peu épais (quelques cm de profondeur) argilo-vaseux.

#### Composition floristique

Combinaison différentielle : *Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla subsp. *maritimus*

Espèces constantes : *Atriplex prostrata* Boucher ex DC.

#### Syntaxonomie et synsystème

Là encore, le peu de matériel réuni (seulement deux communautés sont en fait relevées) ne permet pas d'asseoir une caractérisation argumentée. Le groupement, connu du vallon de Saint-Nectaire et des Saladis des Martres-de-Veyre, est caractérisé par les taxons halophiles (*Atriplex prostrata*, *Puccinellia distans*) et l'absence des éléments glycophiles. Il s'apparente ainsi au *Scirpetum maritimi* Langendonck 1932 mais il lui en manque de nombreux halophytes : *Tripolium pannonicum*, *Puccinellia maritima*, *Triglochin maritima*... En revanche, la présence de *Puccinellia distans* pourrait être différentielle.

### Groupements bryologiques associés

Sur les monticules de travertin moins soumis aux inondations et non colonisés par *Bolboschoenus maritimus*, le groupement monospécifique à *Conardia compacta* se développe.

### **Roselières subhalophiles à Bolboschoenus maritimus ou Phragmites australis**

cf. *Eleocharito palustris-Bolboschoenetum maritimi* Delcoigne & Thébaud 2018 ; N°gpt : 9, tab. 6

Les relevés réunis ici correspondent, pour partie, à ceux mis en évidence dans le cluster 9 de la MTS (Fig. 4).

#### Synécologie

Roselières subhalophiles liées aux écoulements des sources salées dans les fossés et les talwegs. Elles se développent sur sols épais (quelques dm de profondeur) argileux et vaseux.

#### Composition floristique

Roselières à *Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla subsp. *maritimus* ou *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. marquées par la présence discrète des halophytes (*Lysimachia maritima*, *Puccinellia distans*) et des espèces prairiales hygrophiles qui attestent leur origine (phase d'abandon du *Taraxaco bessarabici-Triglochinatum palustris*) et vraisemblablement une certaine juvénilité. Les éléments des *Phragmito-Magnocaricetea* Klika in Klika & V. Novák 1941 sont en effet absents ou rares (*Solanum dulcamara* L., *Scirpus tabernaemontani* C.C.Gmel.).

#### Syntaxonomie et synsystème

Certains de ces relevés se rapprochent de l'*Eleocharito palustris-Bolboschoenetum maritimi* Delcoigne & Thébaud 2018. Ces auteurs rapportent à cette association, typifiée à partir des relevés de Wattez & Foucault (1982, rel. 23, tab. 7) issus du littoral Pas-de-Calais (Mollières de Berck), une colonne synthétique (rel. 22, tab. 7) de 7 relevés inédits de Billy qui n'ont pas été intégrés au tableau détaillé dans ce travail. Cette association subhalophile est caractérisée par des éléments des *Agrostietea stoloniferae* et une certaine rareté en éléments des *Phragmito-Magnocaricetea* tout comme les relevés analysés ici. Cependant nos relevés s'en distinguent par un caractère moins hygrophile (absence d'*Eleocharis palustris*, *Carex cuprina*, *Galium palustre*, *Iris pseudacorus*...) et pourraient constituer une unité différente.

### **Glyceria notata-communauté**

Rel. I1 & I2, tab. 6

Cette prairie subhalophile hyperhygrophile dominée par *Glyceria notata* n'est en fait connue que d'un individu d'association que nous n'avons pas retrouvé.

### **Apium graveolens-communauté**

Rel. A1, tab. 6

Cette communauté, observée d'une unique localité, se maintient dans un fossé en bordure de route où s'écoule une source. *Apium graveolens* étant considéré par Foucault & Catteau (2012) comme caractéristique du *Loto tenuis-Trifolium fragiferi*, nous sommes sans doute en présence d'un groupement original, à étudier dans l'avenir, relevant de cette alliance et lié à des eaux minéralisées fluentes et oxygénées.

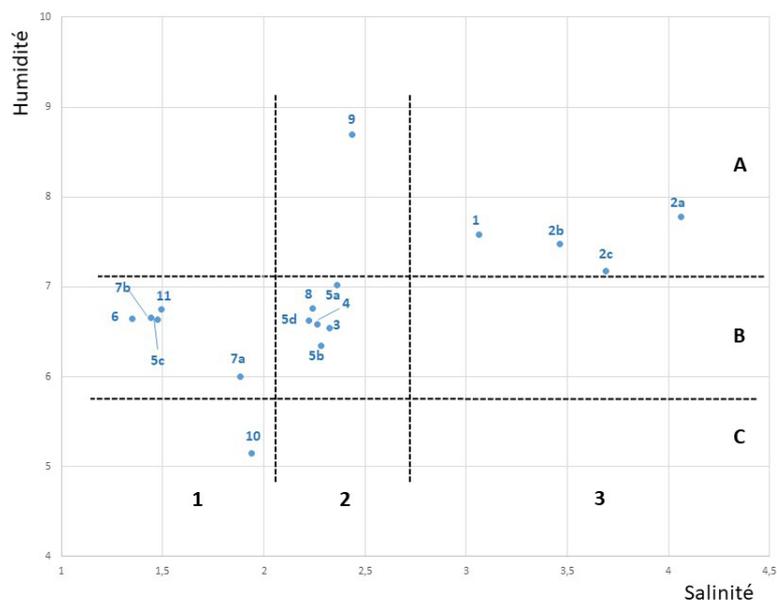


Figure 10 - Projection des groupements selon les indices pondérés d'Ellenberg (humidité et salinité).

- 1 *Bolboschoenus maritimus*-G
- 2a *Plantagini maritimae*-*Puccinellietum sparguletosum*
- 2b *Plantagini maritimae*-*Puccinellietum typicum*
- 2c *Plantagini maritimae*-*Puccinellietum triglochinetosum maritimae*
- 3 *Taraxaco bessarabici*-*Triglochinietum plantago maritima*-var.
- 4 *Festuco arundinaceae*-*Puccinellietum*
- 5a *Taraxaco*-*Triglochinietum puccinellietosum fontanae*
- 5b *Taraxaco*-*Triglochinietum typicum*
- 5c *Taraxaco*-*Triglochinietum palustris trifolietosum fragiferi*
- 5d *Taraxaco*-*Triglochinietum palustris juncetosum gerardii*
- 6 *Triglochin palustre*-*Blysmus compressus*-G
- 7a *Juncus compressus*-*Carex distans*-G type-v
- 7b *Juncus compressus*-*Carex distans*-G *Juncus inflexus*-var.
- 8 *Taraxaco*-*Triglochinietum palustris Atriplex prostrata*-*Juncus gerardii*-var.
- 9 *Eleocharito palustris*-*Bolboschoenetum maritimi*
- 10 *Elytrigia gr. campestris*-G
- 11 *Inula britannica*-*Lotus glaber*-G

### Synthèse des groupements et discussion

#### Approche synécologique

La figure 10 présente la projection des valeurs des indices d'Ellenberg pondérés par le recouvrement, obtenues pour chaque groupement.

Ce graphique met en évidence trois grands pôles de salinité correspondant de gauche à droite au pôle glycophile (1), subhalophile (2) et oligohalophile (3). Pour l'humidité, également, trois pôles se reconnaissent : hyperhygrophile (A), hygrophile/temporohygrophile (B) et mésophile (C). Des groupements de transition sont aussi mis en évidence (groupements 5c, 7a). On peut donc restituer l'ensemble des groupements dans l'écogramme de la figure 11.

Le caractère oligohalophile du *Bolboschoenus maritimus*-G apparaît vraisemblablement erroné (groupement paucispécifique avec fort recouvrement de *Bolboschoenus*, pour lequel le calcul des IE est sans doute surévalué) : au regard de sa synécologie, ce groupement semble devoir prendre place dans le pôle subhalophile, marquant la transition avec les végétations oligohalophiles.

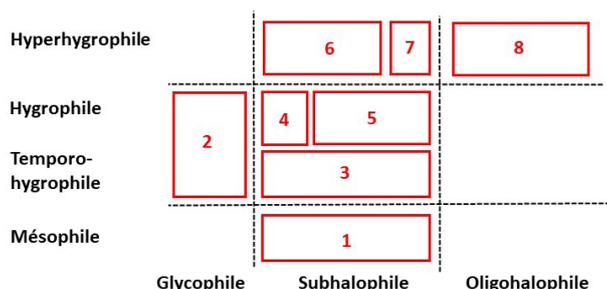


Figure 11 - Écogramme des groupements végétaux. 1) *Elytrigia gr. campestris*-G ; 2) *Juncus compressus*-*Carex distans*-G ; 3) *Festuco arundinaceae*-*Puccinellietum distantis* ; 4) *Inula britannica*-*Lotus glaber*-G ; 5) *Taraxaco bessarabici*-*Triglochinietum palustris* ; 6) *Eleocharito palustris*-*Bolboschoenetum maritimi* ; 7) *Bolboschoenus maritimus*-G ; 8) *Plantagini maritimae*-*Puccinellietum fontanae*.

### Discussion

Les prairies à *Puccinellia distans* sont généralement regroupées dans le *Puccinellion maritimae* W.F.Christ. 1927 au sein du *Puccinellio maritimae-Spergularienion salinae* (Beefink 1965) Géhu & Géhu-Franck 1984, sous-alliance mésohalophile littorale, regroupant les communautés non ou peu soumises au flot des marées, des sites en voie de continentalisation (bassin interne, intérieur des digues...) et généralement perturbés (Beefink 1965; Géhu & Géhu-Franck 1984). Cette sous-alliance est floristiquement caractérisée par la raréfaction des taxons des *Asteretea tripolii* et la présence de *Puccinellia distans* et *P. fasciculata* (tab. 7, rel. 12 à 16). Les halophytaires intérieures de France et d'Allemagne (tab. 7, rel. 2 à 11) trouvent mal leur place dans cette unité avec laquelle elles ne partagent pas les taxons littoraux (*Puccinellia maritima*, *Suaeda maritima*). Géhu & Rivas-Martínez proposaient en 1982 dans un rapport confidentiel, la création d'un ordre et d'une alliance pour ces prés intérieurs oligohalophiles à mésohalophiles subatlantiques : les «*Puccinellietalia distantis* (Soó 1968) em. Géhu & Rivas-Martínez 1982» in Géhu 1995 et le «*Puccinellion distantis* (Soó 1933) em. Géhu & Rivas-Martínez 1982» in Géhu 1995, alliance dans laquelle est placée la *Puccinellia* lorraine (tab. 7, rel. 11).

On peut distinguer au sein de cette alliance invalide (art. 1), typifiée ici :

- Un groupe oligohalophile réunissant les syntaxons auvergnats ;
- Un groupe plus halophile à *Tripolium pannonicum*, *Spergula marina*.

Une synthèse plus large incluant l'ensemble du matériel d'Allemagne et de Pologne apparaît nécessaire pour définir le statut phytosociologique de ces groupes d'association (sous-alliances ?) et la pertinence des *Puccinellietalia distantis*.

De description récente (Portal 2014), *Puccinellia distans* (Jacq.) Parl. subsp. *fontana* Portal, pourrait s'avérer un élément chorologique discriminant pour la synsystème de ces syntaxons. Malheureusement sa répartition est aujourd'hui peu

connue (littoral atlantique, Auvergne, Lorraine, Hautes-Alpes). Tison & Foucault (2014), semble attribuer à la subsp. *distans* une répartition continentale : ce taxon serait naturalisé en France.

L'analyse des bryogroupements montre de faibles corrélations avec les associations trachéophytiques : les communautés bryologiques des sites salifères occupent des microhabitats interstitiels ou marginaux qui, lorsqu'ils apparaissent dans les trachéophytaies, traduisent les variations microécologiques des associations. Trois unités dont le statut bryosociologique doit encore être précisé, sont inféodées aux microhabitats salifères. Il s'agit du groupement à *Conardia compacta*, du groupement à *Tortella flavovirens* et du *Pottietum heimii* Hübschmann 1960.

## Conclusion

Au terme de cette étude, 4 associations et 6 sous-associations ont été caractérisées. Trois de ces associations apparaissent synendémiques d'Auvergne, montrant l'originalité chorologique des prés salés auvergnats, se démarquant bien des groupements lorrains et des unités littorales atlantiques. Malheureusement, pour 6 groupements, le statut phytosociologique n'a pu être précisé et restera sans doute dans l'incertitude, sauf si de nouvelles localités sont découvertes (ce qui est très improbable). Ceci est lié au fait que les sites sont peu répandus et en partie dégradés, en particulier ceux hébergeant le système argilo-marnicole.

Ces végétations originales endémiques d'Auvergne caractérisent des habitats naturels uniques dont une bonne partie a déjà été détruite. Leur préservation passe par la reconnaissance et l'appropriation de ce patrimoine végétal exceptionnel par les services de l'État et les politiques, qui devrait se traduire par la mise en protection réglementaire de l'ensemble des sites abritant des sources hydrothermales, les préservant ainsi de nouvelles atteintes irréversibles liées à l'agriculture ou à l'urbanisation.

Les prés salés auvergnats présentent de grandes similitudes structurales avec les autres systèmes intérieurs et littoraux connus, avec la récurrence du schéma suivant :

- Prairie oligohalophile à *Puccinellia* et Roselière oligohalophile/subhalophile à *Bolboschoenetum maritimi* subsp. *maritimus* ;
- Prairie subhalophile à *Carex distans*-*Juncus gerardii* et Roselière subhalophile à *Phragmites australis* ;
- Prairie glycophile à *Carex distans*.

Par rapport à ces systèmes on constate toutefois quelques lacunes en Auvergne, liées à l'absence de stations mésohalines et polyhalines permettant, notamment, l'expression des salicorniales.

Sur le plan chorologique on peut dresser un schéma de géosynvicariance pour les prairies humides subhalophiles intérieures selon les gradients bioclimatiques :

- *Taraxaco bessarabici*-*Caricetum distantis* (Soó 1930) Wendelb. 1943, continental pannonique ;
- *Junco gerardii*-*Glauclietum maritimae* R.Schub. & Mahn 1962, continental ;
- *Cerastio dubii*-*Juncetum gerardii* J. Duvign. 1967, semi-continental septentrional ;
- *Taraxaco bessarabici*-*Triglochinietum palustris* Billy ass.

*nov.*, semi-continental méridional ;

- *Loto preslii*-*Apietum graveolentis* B.Foucault 2017, supraméditerranéen.

Duvigneaud en 1967 (citant Corillion) écrit : « il est rare et exceptionnel que les espèces caractéristiques d'une association halophile d'Auvergne se trouvent groupées dans [...] un même relevé d'association. Souvent l'une ou l'autre, ou plusieurs, viennent à manquer et l'association affecte un aspect dégradé et très fragmentaire. Ce caractère s'observe alors même que l'association demeure nettement ouverte. Il faut sans doute expliquer cette accessibilité nettement défavorable par la faible superficie occupée par les sites halophiles d'Auvergne ». La synthèse réalisée ici sur la quasi-totalité du matériel phytosociologique historique et actuel confirme en partie ce constat : de nombreuses communautés sont en effet paucispécifiques mais ce caractère n'est pas que le fait de surfaces restreintes car de nombreux relevés ont été réalisés sur des surfaces significatives. L'autécologie des halophytes, les potentialités écologiques des sites mais aussi les facteurs biotiques doivent également être pris en considération. Il faut souligner ici le caractère perturbé et dégradé de nombreux sites : modifications des écoulements à Sainte-Marguerite, autoroute et fossés de drainage à Saint-Beauzire, creusements de dépressions à Mirefleurs, destructions directes à Saint-Nectaire... On compte ainsi des relevés difficiles à classer, des groupements intermédiaires, d'autres fragmentaires. Une comparaison diachronique avec les relevés historiques aurait été intéressante car elle pourrait éclairer le travail sur l'évolution de ces végétations depuis une cinquantaine d'années...

Ces aspects seront abordés à l'occasion d'une nouvelle étude mettant en avant les particularités phytocénotiques et chorologiques des sites salés auvergnats, ainsi que tous les aspects phytodynamiques, bioévaluatifs et conservatoires que nous n'avons pas pu aborder ici.

## Remerciements

Nous remercions ici Michel Frain qui nous a autorisé à publier ses relevés, Robert Portal pour les informations qu'il nous a fournies sur la répartition et la taxonomie de *Puccinellia distans*, Bruno de Foucault pour son aide bibliographique, ainsi que Thierry Vergne pour ses compétences cartographiques.

## Références

- Abdulhak S. & Sanz T., 2012. *Guide des habitats humides du bassin du Guil*. Conservatoire Botanique National Alpin, 171 p.
- Bart-Petit L., Bart A. & Roux R., 2017. La flore halophile de Propiac (Baronnies, Drôme). *Psychodromia, Bulletin de la Société Botanique de la Drôme* 2 : 34-44.
- Bastien Y. & Gauberville C., 2011. *Vocabulaire forestier. Écologie, gestion et conservation des espaces boisés*. AgroParisTech, IDF-CNPF, ONF. Éd. IDF, Paris, 554 p. + annexes.
- Beeftink W.G., 1965. *De zoutvegetatie van ZW-Nederland beschouwd in Europees verband*. Éd. H. Veenman & N.V. Zonen, Wageningen, 167 p.
- Billy F., 1988. La végétation de la Basse-Auvergne. *Bulletin de la Société Botanique du Centre-Ouest* NS, n° spécial 9, 416 p.
- Billy F., 2000. Prairies et pâturages en Basse-Auvergne. *Bulletin de la Société Botanique du Centre-Ouest* NS, n° spécial 22, 259 p.

- Boullet V., 2009. *Le relevé phytosociologique : principes et méthodes*. Conservatoire botanique national du Massif central / ATEN, 16 p.
- Bouxin G., 2016. *Analyse statistique des tableaux de relevés de végétation. Recherche d'adéquation entre les données de végétation et les techniques statistiques, au moyen d'exemples*. Éd. Universitaires Européennes, 440 p.
- Braun-Blanquet J., 1921. Prinzipien einer systematik der Pflanzengesellschaften auf floristischer Grundlage. *Jahrbuch der St. Gallischen Naturwissenschaftlichen Gesellschaft* **57**(2), 346 p.
- Braun-Blanquet J., 1928. *Pflanzensoziologie*. Grundzüge der Vegetationskunde. Biologische Studienbücher 7, Éd. Springer, Berlin, 330 p.
- Celinski F. & Wika S., 1976. État des recherches sur la végétation halophile en Pologne. *Colloques Phytosociologiques IV* : 141-156.
- Chartrain M., 1949. La Flore des terrains salés d'Auvergne. *Bulletin de la Société Mayenne-Sciences* **1949** : 72-92.
- Chassagne M., 1956. *Inventaires analytiques de la flore d'Auvergne et contrées limitrophes des départements voisins*. Tome I. Éd. P. Lechevallier, Paris, 458 p.
- Chassagne M., 1957. *Inventaires analytiques de la flore d'Auvergne et contrées limitrophes des départements voisins*. Tome II. Éd. P. Lechevallier, Paris, 542 p.
- Cordonnier S., 2008. Les sources salées d'Auvergne. *Le Courrier de la Nature* **237** : 34-41.
- Cordonnier S., 2012. *Sources et prés salés d'Auvergne*, Les guides naturalistes du Conservatoire d'espaces naturels d'Auvergne, Conservatoire des espace naturels d'Auvergne, 160 p.
- Corillion R., 1954. Sur la phytosociologie des terrains salés d'Auvergne (Note préliminaire). *Bulletin de la Société Mayenne-Sciences* **1953** : 26-32.
- Curie J., 2013. *Les travertins anthropiques, entre histoire, archéologie et environnement. Étude géoarchéologique du site antique de Jebel Oust, Tunisie*. Thèse de doctorat, Université de Bourgogne, 325 p.
- Demartini C., 2016. *Les végétations des côtes Manche-Atlantique françaises : essai de typologie et de cartographie dynamico-caténales*. Thèse de doctorat, Université de Bretagne occidentale, 545 p. + annexes
- Duvigneaud J., 1967. Flore et végétation halophiles de la Lorraine orientale. *Mémoires de la Société Royale Botanique de Belgique* **3** : 1- 122.
- Ellenberg H., Dull R., Wirth V., Werner W. & Paulissen D., 1991. Zeigerwertevon Pflanzen in Mitteleuropa [Indicator values of plants in Central Europe]. *Scripta Geobotanica* **18** : 1-248.
- Felzines J.-C., 2012. Les groupements prairiaux mésoxérophiles des alluvions de la Loire et de l'Allier (Auvergne, Bourgogne, Centre - France). Contribution à la connaissance des *Arrhenatheretalia elatioris* et des *Agropyretalia intermedio-repentis*. *Bulletin de la Société Botanique du Centre-Ouest NS*, **42** : 279-328.
- Foucault B. (de), 2017. La sortie phytosociologique du 28 mai 2017 à la fontaine salée et ses environs en forêt domaniale de l'eau salée (commune de Sougraigne). *Bulletin de la Société d'études scientifiques de l'Aude CXVII* : 189-196.
- Foucault B. (de) & Catteau E., 2012. Contribution au prodrome des végétations de France : les *Agrostietea stoloniferae* Oberd. 1983. *Journal de Botanique de la Société Botanique de France* **59** : 5-131.
- Frain M., 1996. *Reconnaissance de la flore et des végétations des sources salées d'Auvergne*. Observatoire du patrimoine naturel d'Auvergne, Conservatoire des espaces et paysages d'Auvergne, 104 p.
- Géhu J.-M., 1968. Sur la vicariance géographique des associations végétales des dunes mobiles de la côte atlantique française. *Comptes Rendus des Séances de l'Académie des Sciences Série D*, **266** : 2422-2425.
- Géhu J.-M., 1995. *Les côtes de France (Corse incluse). Inventaire typologique des milieux terrestres littoraux menacés à des fins conservatoires*. Volume V. Fondation de France, Centre Régional de Phytosociologie, Conservatoire Botanique National de Bailleul, 70 p.
- Géhu J.-M., 1998. Épistémologie de la typologie phytosociologique de la végétation. *Itinera Geobotanica* **11** : 65-83.
- Géhu J.-M., 2006. *Dictionnaire de sociologie et synécologie végétales*. Édition J. Cramer, Berlin - Stuttgart, 899 p.
- Géhu J.-M. & Géhu-Franck J., 1984. Schéma synsystématique et synchorologique des végétations phanérogamiques halophiles françaises. *Documents Phytosociologiques NS*, **VIII** : 51-70.
- Géhu J.-M. & Géhu-Franck J., 1985. Données synchorologiques sur la végétation littorale européenne. *Vegetatio* **59** : 73-83.
- Géhu J.-M. & Rivas-Martínez S., 1981. Notions fondamentales de phytosociologie. in Dierschke H. (éd.) *Syntaxonomie. Berichte der Internationalen Symposien der Internationalen Vereinigung für Vegetationskunde 1980* : 5-33. Éd. J. Cramer, Vaduz.
- Géhu J.-M. & Rivas-Martínez S., 1982. *Essai sur un schéma synsystématique de la végétation halophile de l'Europe*. Manuscrit diffusé par le Service Environnement du Conseil de l'Europe, Strasbourg, 19 p.
- Hayon J.-C. & Pelt J.-M., 1969. Influence des facteurs écologiques sur la répartition de la végétation halophile. *Bulletin de la Société de Botanique du Nord de la France XXII(2) : 143-158.*
- Héribaud-Joseph (frère), 1915. *Flore d'Auvergne*. Éd. Mame & fils, Tours, 457 p.
- Hill M.O., Mountford J.O., Roy D.B. & Bunce R.G.H., 1999. *Ellenberg's indicator values for British plants. ECOFACT Volume 2: technical annex*. Éd. Institute of terrestrial ecology, Huntingdon, 46 p.
- Hugonnot V. & Uilly S., 2004. Aperçu de la flore et de la végétation bryologiques des sources salées d'Auvergne (France). *Bulletin de la Société Botanique du Centre-Ouest NS*, **34** : 313-327.
- Kovach W.L., 2010. *MVSP - A MultiVariate Statistical Package for Windows, ver. 3.2*. Kovach Computing Services, Pentraeth, UK, 112 p.
- Labernardière H. *Le Val d'Allier au fil de l'eau. Les sources thermominérales*. Association Sites et Patrimoines Veyre-Monton, 57 p. [document non daté]
- Leuschner C. & Ellenberg H., 2018. *Ecology of Central European non-forest vegetation : coastal to alpine, natural to man-made habitats*. Vegetation ecology of Central Europe, volume II. Éd. Springer, 1093 p.
- Marstaller R., 2006. *Syntaxonomischer Konspekt der Moosgesellschaften Europas und angrenzender Gebiete. Haussknechtia Beiheft* **13** : 1-191.
- Négre Ph. & Rad S., 2010. Signatures géochimiques de la Loire. *Géosciences* **12** : 60- 67.
- Pelt J.-M. & Hayon J.-C., 1969. Mise en évidence d'une série écologique commune aux stations halophiles d'Europe littorale et continentale. *Bulletin de la Société de Botanique du Nord de la France XXII(2) : 137-142.*

- Portal R., 2014. *Glyceria, Puccinellia, Pseudosclerochloa, France, pays voisins et Afrique du Nord*. Éd. Robert Portal, 149 p.
- Rivas-Martínez S. & Costa M., 1976. Datos sobre la vegetación halofila de la Mancha (España). *Colloques Phytosociologiques IV* : 81-97.
- Roleček J., Tichý L., Zelený D. & Chytrý M., 2009. Modified TWINSpan classification in which the hierarchy respects cluster heterogeneity. *Journal of Vegetation Science* **120** : 596-602.
- Serra H., Petelet-Giraud E. & Négrel Ph., 2003. *Inventaire du potentiel géothermique de la Limagne (COPGEN). Synthèse bibliographique de la géochimie des eaux thermales*. Rapport BRGM/RP-52587-FR, 84 p.
- Servant J., Bornand M. & Dejou J., 1976. Sur la présence de sols à alcali dans la Limagne de Clermont-Ferrand. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences de Paris Série D*, **282** : 37-40.
- Ter Braak C.J.F., 1986. Canonical correspondence analysis : a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology* **67** : 1167-1179.
- Thébaud G., Roux C., Bernard C.-E. & Delcoigne A., 2014. *Guide d'identification des végétations du nord du Massif central. Associations végétales et habitats naturels*. Éd. Presses universitaires Blaise Pascal, 274 p.
- Tison J.-M. & Foucault B. (de), 2014. *Flora gallica, Flore de France*. Éd. Biotope, Mèze. 1196 p.
- Tranchant Y., Abdulkhak S., Amblard C., Bence S. & Pichard A., 2014. *Plan de gestion du Plan de Phasy (Hautes-Alpes)*. Conservatoire d'espaces naturels de Provence-Alpes-Côte d'Azur. Conservatoire Botanique National alpin, Université de Savoie, 49 p.
- Tichý L., 2002. JUICE, software for vegetation classification. *Journal of Vegetation Science* **13** : 451-453.
- Vincent B., 2017. Quel rattachement phytosociologique pour les végétations halophiles non littorales. *Psychodromia, Bulletin de la Société Botanique de la Drôme* **2** : 45-47.
- Wendelberger G., 1943. Die Salzpflanzengesellschaften des Neusiedler Sees. *Wiener botanische Zeitschrift* **92(3)** : 124-144.

## Annexe 1 : synsystème récapitulatif

- Asteretea tripolii** V.Westh. & Beetsink in Beetsink 1962  
Végétation atlantique à dominance d'hémicryptophytes, des «prés salés» et des pelouses aérohalines des falaises.
- Glauco maritimae-Puccinellietalia maritimae** Westhoff & Beetsink in Beetsink 1962  
Prairies salées des côtes atlantiques européennes (cantabro-à boréoatlantiques), plus accessoirement des bassins salifères subatlantiques.
- Puccinellion distantis** Géhu & Rivas-Martínez *all. nov.*  
Holotypus : *Plantagini maritimae-Puccinellietum fontanae* Corill. *ass. nov.*  
Communautés atlantiques à continentales, des stations intérieures oligo à mésosalines.
- Plantagini maritimae-Puccinellietum fontanae** Corill. *ass. nov.*  
Pré oligohalophile intérieur d'Auvergne, sur sols argileux ou argilo-sableux.
- Agrostietea stoloniferae** Oberd. 1983  
Végétation prairiale des sols engorgés ou inondables, essentiellement minéraux, mésotrophes à eutrophes.
- Potentillo anserinae-Polygonetalia avicularis** Tüxen 1947  
Prairies eurosibériennes subissant des inondations de courte durée.
- Loto tenuis-Festucenalia arundinaceae** Julve ex B.Foucault, Catteau & Julve in B.Foucault & Catteau 2012  
Végétation subhalophile et/ou thermophile.
- Loto tenuis-Trifolion fragiferi** (V.Westh., C.Leeuwen & Adriani 1962) B.Foucault 2008  
Communautés littorales et intérieures subhalophiles, atlantiques à subcontinentales.
- Taraxaco bessarabici-Triglochinietum palustris** Billy *ass. nov.*  
Prairie subhalophile intérieure, hygrophile à temporohygrophile, des sols argileux et argilo-sableux carbonatés et minéralisés.
- Festuco arundinaceae-Puccinellietum distantis** Billy ex Thébaud, C.Roux, C.-E.Bernard & Delcoigne 2014  
Prairie-ourlet subhalophile temporohygrophile des sols épais argileux décarbonatés.
- On peut vraisemblablement placer ici les groupements mal individualisés suivants : *Inula britannica-Lotus glaber*-G (prairie subhalophile mésohygrophile des sols épais argileux et décarbonatés) et *Plantago maritima-Festuca pulchra*-communauté (pelouse subhalophile hygroclynophile des sols argileux épais décarbonatés avec une forte densité de mottureaux).
- cf. **Scirpoido holoschoeni-Juncion inflexi** B.Foucault & Catteau 2012  
Communautés hygrophiles basiphiles thermophiles.
- Juncus compressus-Carex distans**-G  
Prairie-ourlet glycophile hygrophile à temporohygrophile, des sols argileux et argilo-sableux peu carbonatés imbibés d'eau minérale.

***Triglochin palustre-Blysmus compressus-G***

Prairie glycophile liée aux travertins aux eaux très minéralisées mais non salées.

***Agropyreteea pungentis* Géhu 1968**

Végétation vivace graminéenne, xérophile et semi-rudérale, surtout sur sables, limons et substrats calcaires, à distribution européenne et ouest-sibérienne.

***Agropyretalia intermedii-repentis* Oberd., Th.Müll. & Görs in Th. Müll. & Görs 1969**

Communautés non littorales.

cf. ***Equiseto ramosissimi-Elytrigion campestris* Felzines 2012**

Communautés alluviales de chiendents hybrides, mésophiles à mésoxérophiles.

***Elytrigia gr. campestris-G***

Prairie-ourlet hygroclicophile à mésophile des travertins asséchés.

***Phragmito-Magnocaricetea* Klika in Klika & V.Novák 1941**

Hélophytaies des bords d'étangs, lacs, rivières et marais sur sols mésotrophes à eutrophes.

***Bolboschoenetalia maritime* Hejný in Holub, Hejný, Moravec & Neuhäusl 1967**

Communautés subhalophiles.

***Scirpion maritimi* Å.E.Dahl & Hadač 1941**

Communautés subhalophiles atlantiques et continentales

cf. ***Scirpetum maritimi* Langendonck 1932**

Roselière oligohalophile/subhalophile liée aux écoulements des sources sur travertins.

cf. ***Eleocharito palustris-Bolboschoenetum maritimi* Delcoigne & Thébaud 2018**

Roselière subhalophile liée aux écoulements dilués des sources salées.





Tableau 5

	N°relevé	J1	J2	J3	J4	J5	J6	J7	J8	J9	J10	J11	J12	J13	J16	J18	J19	J17	J15	J14	J20	
	N°relevé original	1	R20	R17	R18	CH4	R21	R16	SHA4	B8	L513	R25	R2	R5	B73	L492	L530	R7	F634	R19	G7	
	N°groupement	6	6	6	6	6	7a	7a	7a	7a	7a	7a	7a	7a	7b	7b	7b	7b	7b	7	7	
	N°relevé_old	J4	J5	J3	J6	J2	J8	J16	J15	J14	J10	J17	J12	J13	J18	J20	J22	J21	J19	J9	J23	
	Site	St-Etienne-Blesle (43), Saillius																				
	Altitude (m)	Source de Leyvaux (15)																				
	Observateurs	SC, CR, GC																				
	Date	12/06/2019																				
	Pente relevé (°)	0																				
	Exposition relevé	SE																				
	Surface (m²)	1																				
	Recouvrement total (%)	70																				
	Recouvrement strate herbacée (%)	50																				
	Hauteur strate herbacée (m)	0,2																				
	Nombre de lignes	3																				
<i>Carex distans</i> L. var. <i>distans</i>				33																		1
<i>Carex distans</i> L.			22	33	22		44	+	33	22	3	44	44	33	3	2		33	2	22		16
<i>Agrostis stolonifera</i> L.		3		34	44	33	+	55			3	22	22			2	4		2		12	13
<i>Schedonorus arundinaceus</i> (Schreb.) Dumort.			+	11	34		33		11	44	1		r	44	1	1	1	33	2	44	+	16
<i>Juncus compressus</i> Jacq.									22	22						1						4
<i>Lotus glaber</i> Mill.								22	+				13				1					4
<i>Taraxacum bessarabicum</i> (Homem.) Hand.-Mazz.			r				+															2
<i>Triglochin palustris</i> L.		2	33	12	11	22																5
<i>Blysmus compressus</i> (L.) Panz. ex Link		2	11	23	22																	4
<i>Eleocharis palustris</i> (L.) Roem. & Schult. subsp. <i>waltersii</i> Bureš & Danihelka					12	11																2
<i>Juncus inflexus</i> L.																3	1	33				3
<i>Carex otrubae</i> Podp.															3				1			2
<i>Eupatorium cannabinum</i> L.																		22	2	22	+	4
<i>Samolus valerandi</i> L.																					11	1
<i>Leontodon saxatilis</i> Lam.							11															2
<i>Juncus bufonius</i> L.											1											2
<i>Sonchus arvensis</i> L.																						2
<i>Blackstonia perfoliata</i> (L.) Huds.								+														1
<i>Typha latifolia</i> L.									+													1
<i>Elytrigia repens</i> (L.) Desv. ex Nevski											11											1
<i>Trifolium fragiferum</i> L.											+											1
<i>Arrhenatherum elatius</i> (L.) P.Beauv. ex J.Presl & C.Presl												1										1
<i>Picris echioides</i> L.													+									1
<i>Cirsium arvense</i> (L.) Scop.													+									1
<i>Vicia sativa</i> L. subsp. <i>segetalis</i> (Thuill.) Celak.													+									1
<i>Agrimonia eupatoria</i> L.													i									1
<i>Elytrigia intermedia</i> (Host) Nevski														22								1
<i>Potentilla reptans</i> L.																						1
<i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers.																						1
<i>Cirsium vulgare</i> (Savi) Ten.																						1
<i>Crataegus monogyna</i> Jacq.																						1
<i>Glyceria fluitans</i> gr.																						1
<i>Mentha aquatica</i> L.															2							1
<i>Rumex conglomeratus</i> Murray															1							1
<i>Alopecurus geniculatus</i> L.															+							1
<i>Medicago lupulina</i> L.																	1					1
<i>Atriplex prostrata</i> Boucher ex DC.																		2				1
<i>Juncus articulatus</i> L.																		1				1
<i>Scorzoneroideis autumnalis</i> (L.) Moench																						1
<i>Taraxacum</i> F.H.Wigg. sp.																						1
<i>Brachypodium rupestre</i> (Host) Roem. & Schult.																						1
<i>Mentha x rotundifolia</i> (L.) Huds.																						1
<i>Sonchus oleraceus</i> L.																						1
<i>Poa pratensis</i> L. subsp. <i>angustifolia</i> (L.) Dumort.																						1
<i>Holcus lanatus</i> L. subsp. <i>lanatus</i>																						1
<i>Galium album</i> Mill.																						1
<i>Daucus carota</i> L. subsp. <i>carota</i>																						1
<i>Quercus</i> L. sp.																						1
<i>Sonchus asper</i> (L.) Hill																						1
<i>Erigeron canadensis</i> L.																						1

Tableau 6

N°relevé N°groupement N°relevé original	A1	B6	B7	B8	B9	B10	B11	K1	K2	K3	K4	I1	I2	L1	L2	L3	
	RA	SN4	SNG	r	M570	B10	B5	R19	R18	R20	R23	M566	SNJ1	R20	R21	R15	
Site	Gimeaux (63), Puits du Caux																
Altitude (m)	390	710	710	550	550	500	500	319	319	319	320	730	710	340	340	338	
Observateurs	CR,GT,GC	Frain M.	Frain M.	SC	Billy F.	Frain M.	Frain M.	FB,GC	FB,GC	FB,GC	FB,GC	Billy F.	Frain M.	FB,GC	FB,GC	FB,GC	
Date	06/2019	16/07/1996	16/07/1996	18/07/2002	16/07/1996	13/08/1996	13/08/1996	06/2017	06/2017	06/2017	06/2017	16/07/1996	16/07/1996	06/2017	06/2017	06/2017	
Pente relevé (°)	0																
Exposition relevé	/																
Surface (m²)	5	10	30	1		10	30	6	5	20	3			15	7	6	
Recouvrement total (%)	90							70	80	97	90			100	100	100	
Recouvrement strate herbacée (%)	90	100	100	80		100	90	70	80	97	90			100	100	100	
Hauteur strate herbacée (m)								0,5	0,2	0,4	0,1			0,7	0,4	0,9	
Nombre de lignes	9	5	11	5	7	7	8	11	11	11	7	16	13	2	2	4	
<i>Apium graveolens</i> L.	33																1
<i>Trifolium fragiferum</i> L.	33		12														2
<i>Plantago coronopus</i> L. subsp. <i>coronopus</i>	+2																1
<i>Bolboschoenus maritimus</i> (L.) Palla subsp. <i>maritimus</i>		55	22											12			3
<i>Cirsium palustre</i> (L.) Scop.		11	+											+			3
<i>Sonchus arvensis</i> L.		22				22	+										3
<i>Atriplex prostrata</i> Boucher ex DC.			11				+										2
<i>Scirpus tabernaemontani</i> C.C.Gmel.			33														1
<i>Lysimachia maritima</i> (L.) Galasso, Banfi & Soldano						22	+										2
<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. ex Steud.				3	3	55	55										4
<i>Eupatorium cannabinum</i> L.	+2			+		11	+										4
<i>Puccinellia distans</i> (Jacq.) Parl. subsp. <i>fontana</i> Portal				1	1				11	r							4
<i>Lotus glaber</i> Mill.								11	23	22	33						4
<i>Inula britannica</i> L.								22	11	22	22						4
<i>Jacobaea erucifolia</i> (L.) P.Gaertn., B.Mey. & Scherb.									+	11	+						3
<i>Dipsacus fullonum</i> L.								+2		r	r						3
<i>Rumex crispus</i> L.			+						11	+							4
<i>Juncus gerardii</i> Loisel.									11				1	+			3
<i>Cirsium arvense</i> (L.) Scop.			11					11	+								3
<i>Epilobium tetragonum</i> L.								11	+								2
<i>Carex otrubae</i> Podp.								44									1
<i>Ranunculus sardous</i> Crantz									44								1
<i>Plantago maritima</i> L. subsp. <i>maritima</i>											33						1
<i>Festuca pulchra</i> Schur										r	+2						2
<i>Galium verum</i> L.										+	+						2
<i>Glyceria notata</i> Chevall.												4	45				2
<i>Juncus effusus</i> L.												1	11				2
<i>Ranunculus repens</i> L.												1	+				2
<i>Epilobium parviflorum</i> Schreb.												x	+				2
<i>Lotus pedunculatus</i> Cav.												1	+				2
<i>Holcus lanatus</i> L. subsp. <i>lanatus</i>												1	+				2
<i>Elytrogia</i> gr. <i>campestris</i> (Godr. & Gren.) Kerguelén ex Carreras														55	55	55	3
<i>Agrostis stolonifera</i> L.	11	11			1	11		12	34	55		12	12				9
<i>Schedonorus arundinaceus</i> (Schreb.) Dumort.	44	11	22	+	12	11			r			12	11	+			10
<i>Carex distans</i> L.		11	11	3	3										+		5
<i>Pulicaria dysenterica</i> (L.) Bernh.					1		+										2
<i>Sonchus oleraceus</i> L.	11																1
<i>Picris hieracioides</i> L.	r																1
<i>Ulmus minor</i> Mill.	i																1
<i>Ranunculus acris</i> L.			+														1
<i>Poa trivialis</i> L.					1												1
<i>Asparagus officinalis</i> L.							+										1
<i>Epilobium hirsutum</i> L.																	1
<i>Solanum dulcamara</i> L.																	1
<i>Rubus</i> sp.									+								1
<i>Lathyrus tuberosus</i> L.									+								1
<i>Cornus sanguinea</i> L.									r								1
<i>Prunus spinosa</i> L.									i								1
<i>Cirsium vulgare</i> (Savi) Ten.											+						1
<i>Xanthoselinum alsaticum</i> (L.) Schur											i						1
<i>Trifolium repens</i> L.												1					1
<i>Triglochin palustris</i> L.												1					1
<i>Equisetum arvense</i> L.												+					1
<i>Lychnis flos-cuculi</i> L.												x					1
<i>Rumex conglomeratus</i> Murray												x					1
<i>Glyceria declinata</i> Bréb.													+				1
<i>Equisetum palustre</i> L.													+				1
<i>Veronica beccabunga</i> L.													+				1
<i>Convolvulus sepium</i> L.																22	1
<i>Arrhenatherum elatius</i> (L.) P.Beauv. ex J.Presl & C.Presl																+	1
<i>Vicia sativa</i> L. subsp. <i>segetalis</i> (Thuill.) Celak.																+	1

Tableau 7

N° relevé	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23		
N° Syntax_E		2c	2a	2b																1	9				
Nombre relevés	47	3	10	14	9	3	10	15	11	7	35	4	29	6	14	6	201	8	4	5	6	7	9		
<b>Asteretea tripolii</b>																									
<i>Atriplex prostrata</i> Boucher ex DC.			I	I	II	3	I	V	II	III	V	2	III	II	III	IV	II	II	1	IV	II	II		20	
<i>Lysimachia maritima</i> (L.) Galasso, Banfi & Soldano			IV	II	IV	2	V		III	II		4	III			I	r				II	I	I	14	
<i>Juncus gerardii</i> Loisel.	II	3	II		II	3	III	III	III	II	IV	4	I	I	II				II				II	16	
<i>Triglochin maritima</i> L.			V				III	II	III	II	IV	1	+	I	III	I	II	V						11	
<i>Spergula media</i> (L.) Bartl. & H.L.Wendl.		3		V		IV	IV	III				1	II	V			II							9	
<i>Plantago maritima</i> L. subsp. <i>maritima</i>	V		IV	IV	IV	I	I					I					I							8	
<i>Tripolium pannonicum</i> (Jacq.) Dobroc.	V				3	V	V	V	V	V	V	III	V	III	IV	V			1				I	14	
<i>Tripolium pannonicum</i> subsp. <i>tripolium</i> (L.) Greuter												III	V	III	IV	V							I	6	
<i>Spergula marina</i> (L.) Bartl. & H.L.Wendl.								III	III	V		1	V	V	V	V	r	III	2					11	
<i>Salicornia europaea</i> L.								V	III	V		II	V	II	V	II	V	4						10	
<i>Artemisia maritima</i> L.								I					+											2	
<b>Puccinellion salinariae</b>																									
<i>Puccinellia salinaria</i> (Simonk.) Holmb	V																								1
<i>Tripolium pannonicum</i> (Jacq.) Dobroc subsp. <i>pannonicum</i>	V																								1
<i>Taraxacum bessarabicum</i> (Homem.) Hand.-Mazz.	I				I																				2
<i>Lepidium cartilagineum</i> (J.May.) Thell.	I																								1
<b>Puccinellion distans</b>																									
<i>Puccinellia distans</i> (Jacq.) Parl.		3	IV	V	V	2	V	V	V	V	V	4	V	V				V	3	I	II			17	
<i>Puccinellia distans</i> (Jacq.) Parl. subsp. <i>fontana</i> Portal			IV	V	V																I	II			5
<i>Puccinellia distans</i> (Jacq.) Parl. subsp. <i>distans</i>		3																							1
<b>Puccinellion maritimae</b>																									
<i>Puccinellia maritima</i> (Huds.) Parl.												4	IV	V	II	V	V								6
<i>Suaeda maritima</i> (L.) Dumort.									I			II	II	III	III	III									6
<i>Halimione portulacoides</i> (L.) Aellen													+				III								2
<i>Limonium vulgare</i> Mill.													r				II								2
<i>Sarcocornia perennis</i> subsp. <i>perennis</i> (Mill.) A.J.Scott																	I								1
<i>Cochlearia anglica</i> L.																	+								1
<i>Armeria maritima</i> Willd.																	+								1
<b>Différentielles des associations</b>																									
<i>Halimione pedunculata</i> (L.) Aellen								II	III																2
<i>Bupleurum tenuissimum</i> L.								II																	1
<i>Festuca rubra</i> L. subsp. <i>litoralis</i> (G.Mey.) Auquier													III												1
<i>Parapholis strigosa</i> (Dumort.) C.E.Hubb.													II												1
<i>Puccinellia retroflexa</i> (Curtis) Holmb.														V											1
<i>Puccinellia fasciculata</i> (Torr.) E.P.Bicknell															V	V									2
<i>Bolboschoenus maritimus</i> (L.) Palla subsp. <i>maritimus</i>			I	+		1		I		I		1	II	V	II					V	II	V	IV		13
<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. ex Steud.						1							II	V	III	I			II		IV	III	I		10
<i>Scirpus tabernaemontani</i> C.C.Gmel.			I		I									I							I	I	II		6
<i>Sonchus arvensis</i> L.													r								III	II			3
<i>Conardia compacta</i> (Drumm. ex Müll.Hal.) H.Rob.																					III				1
<i>Eupatorium cannabinum</i> L.																						III			1
<i>Cirsium palustre</i> (L.) Scop.																						II			1
<i>Lythrum salicaria</i> L.																							II		1
<i>Lycopus europaeus</i> L.																							II		1
<i>Solanum dulcamara</i> L.																						I	I		2
<i>Rumex crispus</i> L.			+								r				I					I	I	IV	II		7
<i>Eleocharis palustris</i> (L.) Roem. & Schult.															III							I	III		3
<i>Carex otrubae</i> Podp.											r											I	II		3
<i>Galium palustre</i> L. s.l.																						I	IV		2
<i>Oenanthe fistulosa</i> L.																							V		1
<b>Agrostietea stoloniferae</b>																									
<i>Agrostis stolonifera</i> var. <i>arenaria</i> (Gouan) Dobignard & Portal									I		r		IV	V		II	r								6
<i>Agrostis stolonifera</i> L.	II		+	+	I				IV	r			IV	V		II	r			I	III	V		14	
<i>Argentina anserina</i> (L.) Rydb.								I	I	I		2	+										V		6
<i>Lotus glaber</i> Mill.				II		IV		II																	3
<i>Schedonorus arundinaceus</i> (Schreb.) Dumort.				II	I					r			+								V				5
<i>Alopecurus geniculatus</i> L.										I		2		III											3
<i>Trifolium fragiferum</i> L.							II			I	+											I			4
<i>Pulicaria dysenterica</i> (L.) Bernh.				+	I					I												II			4
<i>Carex distans</i> L.	I		I		I																	IV			4
<i>Apium graveolens</i> L.										I	I														2
<i>Triglochin palustris</i> L.						I										I									2
<i>Juncus articulatus</i> L.															II								I		2
<b>Autres espèces</b>																									
<i>Polygonum aviculare</i> L.									II	I	I	1	III	I					I						7
<i>Plantago major</i> L.										I	+		II												4
<i>Lolium perenne</i> L.									II	+			II	I		I									5
<i>Elytrigia repens</i> (L.) Desv. ex Nevski							II			I	r		II												4
<i>Poa trivialis</i> L.											+		r	I									I		4
<i>Taraxacum</i> F.H.Wigg. sp.											+		r	II											3
<i>Juncus bufonius</i> L.									I					IV		III									3
<i>Tripleurospermum inodorum</i> (L.) Sch.Bip.						2				II															2
<i>Bromus hordeaceus</i> L.													+			I									2
<i>Plantago coronopus</i> L. subsp. <i>coronopus</i>												2	I												2
<i>Juncus ambiguus</i> Guss.											r				II										2
<i>Leontodon saxatilis</i> Lam.			+								r														2
<i>Ranunculus sardous</i> Crantz											I	2													2
<i>Elytrigia</i> gr. <i>campestris</i> (Godr. & Gren.) Kerguelen ex Carreras																									

**Légende du tableau 7** : relevés synthétiques des *Asteretea tripolii*.

- rel. 1** : *Puccinellia salinaria*-*Aster pannonicus*-Ass (Soó) Wendelb. 1943 ; Wendelberger 1943, p. 130 ; *Puccinellion salinariae* Wendelb. 1943 ; Autriche, Lac de Neuliedl.
- rel. 2** : *Spergulo mediae*-*Puccinellietum distantis* B.Foucault 2017 ; Foucault 2017, tab. 1, p. 190 ; *Puccinellion distantis* ; France, Aude.
- rel. 3** : Gpt 2c - *Plantagini-Puccinellietum fontanae triglochinetosum maritimae* ; *Puccinellion distantis* ; France, Auvergne. *Digitaria sanguinalis* (L.) Scop. - +, *Carex disticha* Huds. - +.
- rel. 4** : Gpt 2a - *Plantagini-Puccinellietum fontanae sperguletosum mediae* ; *Puccinellion distantis* ; France, Auvergne ; *Sonchus oleraceus* L. - II.
- rel. 5** : Gpt 2b- *Plantagini-Puccinellietum fontanae typicum*-subass. ; *Puccinellion distantis* ; France, Auvergne ; *Melilotus altissimus* Thuill. - I.
- rel. 6** : *Juncetum gerardii* Warming 1906 ; Janssen 1986, tab. 6, p. 126 ; *Puccinellion distantis* ; Allemagne, Basse Saxe.
- rel. 7** : *Astero tripoli-Puccinellietum distantis* Weinert 1956 emend. 1989 ; Weinert F. 1989, col. 9, tab. 1, p.224 ; *Puccinellion distantis* ; Allemagne, Sud Saxe.
- rel. 8** : *Astero tripoli-Puccinellietum distantis* Weinert 1956 emend. 1989 ; Weinert F. 1989, col. 4, tab. 1, p.224 ; *Puccinellion distantis* ; Allemagne, Sud Saxe.
- rel. 9** : *Astero tripoli-Puccinellietum distantis* Weinert 1956 emend. 1989 ; Weinert F. 1989, col. 2, tab. 1, p.224 ; *Puccinellion distantis* ; Allemagne, Sud Saxe ; *Tripleurospermum maritimum* (L.) W.D.J.Koch I, *Carex vulpina* L. - I, *Plantago media* L. - I, *Odontites rubra* Pers. - I, *Melilotus dentatus* (Waldst. & Kit.) Pers. - I, *Plantago lanceolata* L. - I, *Achillea millefolium* L. - I, *Daucus carota* L. subsp. *carota* - I, *Lepidium ruderales* L. - I, *Pastinaca sativa* L. - I.
- rel. 10** : *Puccinellietum distantis* Feekes (1934) 1943 ; Janssen 1986, tab. 5, p. 125 ; *Puccinellion distantis* ; Allemagne, Basse Saxe ; *Rumex conglomeratus* Murray - I, *Artemisia vulgaris* L. - I.
- rel. 11** : *Puccinellietum distantis lotharingensis* ; Duvigneaud 1967, tab. 4, p. 42 ; *Puccinellion distantis* ; France, Lorraine ; *Myosurus minimus* L. - I, *Alopecurus bulbosus* Gouan subsp. *bulbosus* - I, *Cerastium dubium* (Bastard) Guépin - I, *Bromus commutatus* Schrad. - r, *Matricaria chamomilla* L. - r, *Drepanocladus aduncus* (Hedw.) Warnst. var. *attenuatum* - r, *Draba verna* L. - r.
- rel. 12** : *Puccinellia distans*-G Géhu 1983 ; Géhu et al. 1983, tab. 71, p. 336 ; *Puccinellio-Spergularion salinae* ; France, Somme, côtes de la Manche.
- rel. 13** : *Puccinellietum distantis* Feekes (1934) 1943 *atriplicetosum* ; Beeftink 1965, tab. 12, h.t. ; *Puccinellio-Spergularion salinae* ; Pays Bas, Mer du Nord ; *Cochlearia officinalis* L. - I, *Spartina x townsendii* H.Groves & J.Groves - +, *Lepidium squamatum* Forssk. - +, *Poa pratensis* L. subsp. *pratensis* - r, *Solanum nigrum* L. - r, *Eryngium maritimum* L. - r, *Scorzoneroideis autumnalis* (L.) Moench - r, *Hordeum secalinum* Schreb. - r.
- rel. 14** : *Puccinellietum distantis* (Feekes 1936) Vlioger 1938 ; Feekes 1943, tab. IV, p. 308 ; *Puccinellio-Spergularion salinae* ; Pays-Bas, Lac de l'Ijssel ; *Triglochin palustris* L. - I, *Holcus lanatus* L. subsp. *lanatus* - I, *Cynosurus cristatus* L. - I.
- rel. 15** : *Astero-Puccinellietum fasciculatae* (Beeftink 1965) Géhu 1975 ; Géhu 1976, tab. 17, p. 433 ; *Puccinellio-Spergularion salinae* ; France, côtes de la Manche.
- rel. 16** ; *Puccinellietum fasciculatae* Beeftink 1965 type-var. ; Beeftink 1965, tab. 12, h.t. ; *Puccinellio-Spergularion salinae* ; Pays Bas, Mer du Nord ; *Sagina maritima* G.Don - I, *Hordeum marinum* Huds. - I.
- rel. 17** : *Halimiono-Puccinellietum maritimae* Géhu 1975 ; Géhu 1976, tab. 16, p. 431 ; *Puccinellion maritimae* ; France, côtes atlantiques, Manche, Mer du Nord ; *Salicornia europaea* subsp. *disarticulata* (Moss) Lambinon & Vanderp. - r, *Spartina maritima* (Curtis) Fernald - r.
- rel. 18** : *Salicornietum ramosissimae triglochinetosum maritimae* ; Duvigneaud 1967 (tab. 2, 1 rel. synth. p.37) ; France, Lorraine ; *Ranunculus peltatus* subsp. *baudotii* (Godr.) Meikle ex C.D.K.Cook - I.
- rel. 19** : *Puccinellio-Salicornietum ramosissimae* Tüxen 1974 ; Janssen 1986, tab. 4, p. 125 ; Allemagne, Basse Saxe
- rel. 20** : Gpt 1 - *Bolboschoenus maritimus*-G ; *Scirpion maritimi* ; France, Auvergne.
- rel. 21** : Gpt 9 - *Eleocharito palustris-Bolboschoenetum maritimi* Delcoigne & Thébaud 2018 ; *Scirpion maritimi* ; France, Auvergne ; *Ranunculus acris* L. - I, *Epilobium hirsutum* L. - I, *Asparagus officinalis* L. - I.
- rel. 22** : *Eleocharito palustris-Bolboschoenetum maritimi* Delcoigne & Thébaud 2018 ; Billy inédit in Delcoigne & Thébaud 2018, col. 289, tab. 3, p. 112 ; *Scirpion maritimi* ; France, Auvergne ; *Lysimachia vulgaris* L. - II, *Convolvulus sepium* L. - II, *Alisma plantago-aquatica* L. - I, *Phalaris arundinacea* L. - I.
- rel. 23** : *Eleocharito palustris-Bolboschoenetum maritimi* Delcoigne & Thébaud 2018 ; Wattez & de Foucault 1982 in Delcoigne & Thébaud 2018, col. 293, tab. 3, p. 112 ; *Scirpion maritimi* ; France, côtes de la Manche (Mollières de Berck) ; *Eleocharis uniglumis* (Link) Schult. - I.





**Légende du tableau 8** : relevés synthétiques des *Agrostietea stoloniferae*.

- rel. 1** : *Juncetum gerardii* de transition avec prairies humides ; Duvigneaud 1967, tab. 9, p. 59 ; *Junco gerardi-Bromion racemosi* ; France, Lorraine.
- rel. 2** : *Agropyro repentis-Juncetum gerardi* J. Duvign. 1967 ; Duvigneaud 1967, tab. 11, p. 65 ; *Junco gerardi-Bromion racemosi* ; France, Lorraine ; *Veronica serpyllifolia* L. - r.
- rel. 3** : *Festuco arundinaceae-Caricetum distantis* J. Duvign. 1967 ; Duvigneaud 1967, tab. 14, p. 76 ; *Junco gerardi-Bromion racemosi* ; France, Lorraine ; *Cerastium brachypetalum* Desp. ex Pers. - II, *Vicia angustifolia* L. - II, *Vicia cracca* L. - I, *Allium vineale* L. - I, *Lathyrus nissolia* L. - I, *Ervilia hirsuta* (L.) Opiz - I, *Achillea ptarmica* L. - I, *Ajuga reptans* L. - I, *Brachythecium tommasinii* (Sendtn. ex Boulay) Ignatov & Huttunen - I, *Colchicum autumnale* L. - I, *Crepis biennis* L. - I, *Oxyrrhynchium hians* (Hedw.) Loeske - I, *Festulolium loliaceum* (Huds.) Holub - I, *Medicago sativa* L. - I, *Mentha arvensis* L. - I, *Pastinaca sativa* L. - I, *Rubus caesius* L. - I, *Valerianella locusta* (L.) Laterr. - I.
- rel. 4** : *Cerastio dubii-Juncetum gerardi* J. Duvign. 1967 ; Duvigneaud 1967, tab. 7, p. 54 ; *Junco gerardi-Bromion racemosi* ; France, Lorraine ; *Poa annua* L. subsp. *annua* - +, *Sonchus asper* (L.) Hill - +, *Draba verna* L. - +, *Juncus ambiguus* Guss. - r, *Matricaria chamomilla* L. - r, *Bupleurum tenuissimum* L. - r, *Apera spica-venti* (L.) P.Beauv. - r, *Cerastium semidecandrum* L. - r, *Lysimachia vulgaris* L. - r.
- rel. 5** : *Carex distans-Taraxacum bessarabicum*-Ass. (Soó 1930) Wendelberger 1943 ; Wendelberger 1943, p. 136 ; *Juncion gerardii* ; Autriche, Lac de Neuliedl.
- rel. 6** : Gpt 4 - *Festuco arundinaceae-Puccinellietum distantis* Billy 2000 ; *Loto tenuis-Tnfolion fragiferi* ; France, Auvergne ; *Trifolium squarrosum* L. - +.
- rel. 7** : Gpt 5a - *Taraxaco bessarabici-Triglochinietum palustris puccinellietosum fontanae* ; *Loto tenuis-Tnfolion fragiferi* ; France, Auvergne ; *Linum catharticum* L. - +.
- rel. 8** : Gpt 5d - *Taraxaco bessarabici-Triglochinietum palustris juncetosum gerardii* ; *Loto tenuis-Tnfolion fragiferi* ; France, Auvergne.
- rel. 9** : Gpt 5b - *Taraxaco bessarabici-Triglochinietum palustris typicum* ; *Loto tenuis-Tnfolion fragiferi* ; France, Auvergne ; *Cirsium* sp. - +, *Galatella linosyris* (L.) Rchb.f. - +, *Euphorbia cyparissias* L. - +, *Scorzonera humilis* L. - +, *Glyceria declinata* Bréb. - +.
- rel. 10** : Gpt 5c - *Taraxaco bessarabici-Triglochinietum palustris trifolietosum fragiferi* ; *Loto tenuis-Tnfolion fragiferi* ; France, Auvergne ; *Lotus pedunculatus* Cav. - 1, *Pilosella lactucella* (Wallr.) P.D.Sell & C.West - 1, *Molinia caerulea* (L.) Moench - 1, *Parnassia palustris* L. - 1.
- rel. 11** : *Samolo valerandi-Caricetum vikingensis* Géhu 1982 ; Foucault & Catteau 2012, col. 58, tab. 7, p. 31 ; *Loto tenuis-Tnfolion fragiferi* ; France, littoral atlantique, côtes de la Manche.
- rel. 12** : *Potentillo anserinae-Festucetum arundinaceae* Nordh. 1940 ; Foucault & Catteau 2012, col. 62, tab. 7, p. 31 ; *Loto tenuis-Tnfolion fragiferi* ; Europe du Nord, littoral ; *Rumex acetosa* L. subsp. *acetosa* - +, *Deschampsia cespitosa* (L.) P.Beauv. - +.
- rel. 13** : *Agrostio stoloniferae-Caricetum vikingensis* Géhu 1982 ; Géhu 1982, tab. 1, p.308 ; *Loto tenuis-Tnfolion fragiferi* ; France, côtes de la Mer du Nord, de la Manche, de Bretagne ; *Hippophae rhamnoides* subsp. *rhamnoides* L. - I, *Parapholis strigosa* (Dumort.) C.E.Hubb. - +, *Carex arenaria* L. - +.
- rel. 13a** : *Loto preslii-Apietum graveolentis* B.Foucault 2017 ; Foucault 2017, tab. 1, p. 190 ; *Loto tenuis-Tnfolion fragiferi* ; France, Aude.
- rel. 14** : Gpt 3 - *Taraxaco bessarabici-Triglochinietum palustris plantaginetosum maritimae* ; *Loto tenuis-Tnfolion fragiferi* ; France, Auvergne ; *Leontodon hispidus* L. - I, *Petrorhagia prolifera* (L.) P.W.Ball & Heywood - I, *Poterium sanguisorba* L. subsp. *sanguisorba* - I, *Crepis pulchra* L. - I.
- rel. 15** : Gpt 8 - *Taraxaco bessarabici-Triglochinietum palustris Atriplex prostrata-Juncus gerardii*-var. ; *Loto tenuis-Tnfolion fragiferi* ; France, Auvergne ; *Scirpus tabernaemontani* C.C.Gmel. - I, *Bromus racemosus* L. - I, *Senecio inaequidens* DC. - I.
- rel. 16** : Gpt 11 - *Inula britannica-Lotus glaber*-G ; *Loto tenuis-Tnfolion fragiferi* ; France, Auvergne ; *Rubus* sp. - 1, *Cornus sanguinea* L. - 1, *Prunus spinosa* L. - 1.
- rel. 17** : *Trifolietum fragifero-repentis* Juive 1989 ; Foucault & Catteau 2012, col. 65, tab. 7, p. 31 ; *Loto tenuis-Tnfolion fragiferi* ; France, Auvergne.
- rel. 18** : *Potentillo reptantis-Elymetum repentis* Juive 1989 ; Foucault & Catteau 2012, col. 66, tab. 7, p. 31 ; *Loto tenuis-Tnfolion fragiferi* ; France, Auvergne.
- rel. 19** : *Rhinantho grandiflori-Holcetum lanati* Juive 1989 ; Foucault & Catteau 2012, col. 67, tab. 7, p. 31 ; *Loto tenuis-Tnfolion fragiferi* ; France, Auvergne.
- rel. 20** : *Apium graveolens*-G ; *Loto tenuis-Tnfolion fragiferi* ; France, Auvergne ; *Sonchus oleraceus* L. - 11.
- rel. 21** : *Junco compressi-Blysmetum* Tüxen ex Oberd. 1957 ; Foucault & Catteau 2012, col. 158, tab. 14, p. 43 ; *Potentillion anserinae* ; Europe centrale et nord atlantique ; *Rorippa sylvestris* (L.) Besser - I, *Myosotis gr. scorpioides* L. - +, *Ranunculus flammula* L. - +, *Phalaris arundinacea* L. - r.
- rel. 22** : *Carici distantis-Festucetum arundinaceae* Duv. ; Billy 2000, col. Gpt 10 ; cf. *Scirpoido holoschoeni-Juncion inflexi* ; France, Auvergne ; *Epilobium hirsutum* L. - II.
- rel. 23** : Gpt 7b - *Juncus compressus-Carex distans*-G *Juncus inflexus*-var. ; cf. *Scirpoido holoschoeni-Juncion inflexi* ; France, Auvergne ; *Rumex conglomeratus* Murray - I, *Glyceria gr. fluitans* (L.) R.Br. - I.
- rel. 24** : Gpt 7a - *Juncus compressus-Carex distans*-G type-var. ; cf. *Scirpoido holoschoeni-Juncion inflexi* ; France, Auvergne ; *Picris echioides* L. - +, *Crataegus monogyna* Jacq. - +, *Blackstonia perfoliata* (L.) Huds. - +, *Agrimonia eupatoria* L. - +, *Typha latifolia* L. - +.
- rel. 25** : Gpt 6 - *Juncus compressus-Carex distans*-G *Triglochin palustre-Blysmus compressus*-var. ; cf. *Scirpoido holoschoeni-Juncion inflexi* ; France, Auvergne.
- rel. 26** : Gpt 10 - *Elytrigia gr. campestris*-G ; *Equisetum ramosissimi-Elytrigion campestris* ; France, Auvergne.

## La Pyrole à feuilles rondes, *Pyrola rotundifolia* L., 1753 dans la Loire : quand une étude d'impact permet de redécouvrir une espèce végétale

Martin Pavlik<sup>1</sup> & Thibaut Delsinne<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Ecotype-environnement, Le Coin, 42260 Saint-Martin-la-Sauveté - [martin@ecotype-environnement.fr](mailto:martin@ecotype-environnement.fr)

<sup>2</sup>Société d'Histoire Naturelle Alcide-d'Orbigny, 57 rue de Gergovie, 63170 Aubière - [tdelsinne@shnao.eu](mailto:tdelsinne@shnao.eu)

Soumis le : 24 février 2020, accepté le : 20 mars 2020, publié le : 17 juin 2020

[BIOM/https://doi.org/10.18145/biom.v1i1.254](https://doi.org/10.18145/biom.v1i1.254)

La Pyrole à feuilles rondes (*Pyrola rotundifolia* L., 1753) est une plante vivace de la famille des *Ericaceae* qui se développe dans les sous-bois de saulaies-bétulaies marécageuses (*Salicion cinereae* Müller et Görs, 1958) et de hêtraies et hêtraies-sapinières montagnardes sur substrat frais (*Fagion sylvaticae* Luquet, 1926) (Antonetti et al. 2006 ; CBNMC 2013). En France, elle peut être distinguée des autres taxons du genre par son style courbé et ses fleurs ouvertes (style droit et fleurs globuleuses chez *Pyrola minor* L., 1753 et *Pyrola media* Sw., 1804) ainsi que par ses pétales blancs à blanc rosé (verdâtres chez *Pyrola chlorantha* Sw., 1870) (Bonnier & Douin 1990).

Deux variétés sont représentées sur le territoire national : *Pyrola rotundifolia* var. *arenaria* W.D.J. Koch, 1838 et *Pyrola rotundifolia* var. *rotundifolia*. La première se reconnaît à ses styles longs de 4 à 6 mm, à ses pédicelles de 3 à 6 mm et à ses hampes qui sont majoritairement à 2-5 écailles (Tison & De Foucault 2014). On la retrouve sur les littoraux de la Manche et de la Mer du Nord (MNHN 2020a). La seconde est présente mais peu fréquente dans l'est de la France, de la Lorraine aux Alpes du Sud, et dans les Pyrénées (Antonetti et al. 2006 ; CBNMC 2013 ; eFlore 2020 ; MNHN 2020b). Elle se distingue par un style long de 6 à 8 mm, des pédicelles de 4 à 8 mm et des hampes qui sont majoritairement à 1-3 écailles (Tison & De Foucault 2014).

C'est cette seconde variété qui se rencontre dans la région Auvergne-Rhône-Alpes où elle est surtout présente en Drôme, Isère, Savoie, Haute-Savoie et Ain (PIFH 2020). Seules quelques stations sont connues de Haute-Loire et d'Ardèche et elle n'a plus été notée depuis au moins 1990 dans le Puy-de-Dôme, le Cantal et le Rhône (Antonetti et al. 2006 ; PIFH 2020). En Auvergne, où elle était déjà citée comme rare dans les monts Dôme par Chassagne en 1957, son état de conservation est jugé critique (Antonetti et al. 2006) et elle a été classée « En danger » sur la Liste Rouge Régionale (Collectif 2013).

Dans le département de la Loire, *Pyrola rotundifolia* semble avoir toujours été une rareté. En effet, même si Lecoq et Lamotte (1847) indiquaient avoir observé l'espèce dans la chaîne du Forez (sans préciser s'il s'agissait du côté ligérien ou puydômois) et l'y considéraient « assez commune », cela n'a été « constaté par aucun autre botaniste » (Chassagne 1957), et aucun spécimen issu du Forez n'a pu être trouvé lors de notre consultation de la collection de ces auteurs conservée aux Herbiers Universitaires de Clermont-Ferrand (UniVegE). De même, Legrand (1873) ne

fait aucune mention de l'espèce dans son ouvrage dédié aux végétations du Forez.

Ainsi, dans la Loire, l'espèce n'était rapportée que de la commune de Violay (sans plus de précision) mais elle n'y a pas été revue depuis au moins le milieu du XIX<sup>ème</sup> siècle (Nétien 1993). Par ailleurs, l'espèce était présente dans le Pilat puisqu'un spécimen collecté par Camille Méhier le 10 juillet 1898, avec la mention « Mt Pilat, 1200 Mtres, Bois couverts, Commune » est conservé au musée d'Allard à Montbrison (échantillon MTBRIS1135, Fig. 1).

Nous reportons ici la redécouverte de *Pyrola rotundifolia* dans le Pilat, après 120 ans sans observation connue. En effet, dans le cadre d'une étude d'impact pour la création d'une centrale photovoltaïque au sol sur la commune de Saint-Genest-Malifaux (Loire), au lieu-dit « Gîte du Pré » (4°27'25.25" E / 45°21'1.85" N), à 1028 mètres d'altitude, nous avons découvert le 15 juin 2018 une station de l'espèce comprenant 56 hampes florales (Fig. 2).

Celle-ci se trouvait en lisière d'un bosquet représentant les premiers stades de régénération ou de colonisation forestière, marqués par la présence de jeunes individus ligneux (Fig. 3). L'essence dominante était le Saule marsault (*Salix caprea* L., 1753), accompagnée notamment du Frêne (*Fraxinus excelsior* L., 1753), de l'Érable sycomore (*Acer pseudoplatanus* L., 1753), de l'Épicéa (*Picea abies* (L.) H. Karst., 1881) et du Pin sylvestre (*Pinus sylvestris* L., 1753).

Le bosquet couvre environ 1,6 ha et fait partie d'un enclos où pâturent trois ânes. Il est entouré de prairies pâturées et/ou fauchées, à au moins 600 m d'autres îlots forestiers. Il est sur le territoire du Parc Naturel Régional du Pilat et dans la ZNIEFF (Zone Naturelle d'Intérêt Ecologique Faunistique et Floristique) de type I n°820032276 « Cours supérieur de la Semène et prairies de Merlou ».



Figure 1 - Planche de l'herbier de Camille Méhier conservée au musée d'Allard de Montbrison, où est préservé l'échantillon MT-BRIS1135 de *Pyrola rotundifolia* collecté le 10 juillet 1898 dans le Pilat (échantillon en haut à droite). À notre connaissance, il s'agit de la dernière observation de l'espèce pour le département de la Loire.



Figure 2 - *Pyrola rotundifolia* L. var. *rotundifolia* observée le 15 juin 2018 à Saint-Genest-Malifaux (Loire). A) Fleurs. Le fait qu'elles soient bien ouvertes, blanches et avec un style courbé est caractéristique de l'espèce. B) Hampes florales. C) Rosettes de feuilles. (Photographies : Thibaut Delsinne).



Figure 3 - Vue de la lisière du bosquet de saules où la station de *Pyrola rotundifolia* L. var. *rotundifolia* a été découverte. (Photographie : Martin Pavlik).

Pour préserver cette station exceptionnelle à l'échelle du département de la Loire, une mesure d'évitement a été mise en place. Elle prévoit le maintien de la zone de présence de l'espèce ainsi que la création d'une zone tampon de 700 m<sup>2</sup> autour de la population pour éviter le passage des engins et le piétinement lors des travaux. Une visite de contrôle après travaux permettra de vérifier le maintien de la population de *Pyrole* à feuilles rondes sur le site (Pavlik 2018).

Cette découverte confirme qu'il est encore possible de (re) trouver dans nos régions des espèces végétales emblématiques. Des recherches complémentaires permettraient possiblement de détecter de nouvelles populations dans le département de la Loire. Il serait également intéressant de rechercher l'espèce dans ses stations historiques du Puy-de-Dôme, Cantal et Rhône.

## Remerciements

Nous remercions vivement Arnaud Delcoigne, Gilles Thébaud et tout particulièrement Camille Roux, des Herbiers Universitaires de Clermont-Ferrand (UniVegE) pour leur aide précieuse lors de la consultation des collections. Nous remercions également deux évaluateurs anonymes pour leurs remarques. Enfin, merci à Mathieu Mercier du Conservatoire Botanique National Massif Central pour ses informations sur l'espèce.

## Références

Antonetti Ph., Brugel E., Kessler F., Barbe J.P. & Tort M., 2006. Atlas de la Flore d'Auvergne. Conservatoire botanique national du Massif central, 984 p.

Bonnier G. & Douin R., 1990. *La Grande flore en couleurs de Gaston Bonnier*. Tome 4 : Texte, Bélin Ed., Paris, 677-1401 (Réédition de la Flore complète illustrée en couleurs de France, Suisse et Belgique de Gaston Bonnier et Robert Douin, illustration par Julie Poinsot ; Paris 1911-1935).

Chassagne M., 1957. *Inventaire analytique de la flore d'Auvergne et contrées limitrophes des départements voisins*, Tome 2. Paul Lechevalier Ed., Paris, 542 p.

Collectif, 2013. *La Liste rouge de la flore vasculaire d'Auvergne*. CBN MC, FCBN, DREAL Auvergne, 53 p. [<http://www.auvergne-rhone-alpes.developpement-durable.gouv.fr/la-liste-rouge-regionale-de-la-flore-vasculaire-a7841.html>]

Conservatoire Botanique National du Massif Central, 2013. *Plantes sauvages de la Loire et du Rhône, atlas de la flore vasculaire*. CBNMC, 760 p.

eFlore, la Flore électronique de Tela Botanica, BDTFX - Base de Données des Trachéophytes de France métropolitaine et régions avoisinantes v.6.00. [<https://www.tela-botanica.org/bdtfx-nn-54195-synthese>] (consulté le 30 janvier 2020).

Lecoq H. & Lamotte M., 1847. *Catalogue raisonné des plantes vasculaires du plateau central de la France comprenant l'Auvergne, le Velay, la Lozère, les Cévennes, une partie du Bourbonnais et du Vivarais*. Victor Masson Ed., Paris, 440 p.

Legrand A., 1873. *Statistique botanique du Forez*. Théolier Ed., Saint-Etienne, 290 p.

MNHN - Muséum national d'Histoire naturelle [Ed.], 2003-2020a. *Inventaire National du Patrimoine Naturel, *Pyrola rotundifolia* var. *arenaria** W.D.J. Koch, 1838 [[https://inpn.mnhn.fr/espece/cd\\_nom/150360](https://inpn.mnhn.fr/espece/cd_nom/150360)] (consulté le 30 janvier 2020).

MNHN - Muséum national d'Histoire naturelle [Ed.], 2003-2020b. *Inventaire National du Patrimoine Naturel, *Pyrola ro-**



*tundifolia* L., 1753 var. *rotundifolia* [https://inpn.mnhn.fr/espece/cd\\_nom/613125](https://inpn.mnhn.fr/espece/cd_nom/613125) (consulté le 30 janvier 2020).

Nétien G., 1993. *Flore Lyonnaise*. Société Linnéenne de Lyon, Lyon. 623 p.

Pavlik M., 2018. Volet naturaliste de l'étude d'impact du projet de centrale photovoltaïque au sol sur la commune de Saint-Genest-Malifaux. EcoType, 86 p.

PIFH - Pôle d'information flore-habitats-fonge d'Auvergne-Rhône-Alpes. Fiche descriptive *Pyrola rotundifolia* L., 1753. [https://pifh.fr/donnees/fiche\\_descriptive/OuvrirFicheDescriptive/116547-0](https://pifh.fr/donnees/fiche_descriptive/OuvrirFicheDescriptive/116547-0) (consulté le 30 janvier 2020).

Tison J.-M. & De Foucault B., 2014. *Flora Gallica - Flore de France*. Ed. Biotope, Mèze, 1196 p.