

La Linnée boréale (*Linnaea borealis* L.)
dans le Parc national de la Vanoise :
distribution, variabilité génétique,
biologie de la reproduction, écologie
et état de conservation

Serge MULLER, Thierry DELAHAYE,
Myriam GAUDEUL & Yves PAUTHIER

DIRECTEUR DE LA PUBLICATION : Bruno David,
Président du Muséum national d'Histoire naturelle

RÉDACTEUR EN CHEF / *EDITOR-IN-CHIEF* : Jean-Philippe Siblet

ASSISTANTE DE RÉDACTION / *ASSISTANT EDITOR* : Sarah Figuet (naturae@mnhn.fr)

MISE EN PAGE / *PAGE LAYOUT* : Sarah Figuet

COMITÉ SCIENTIFIQUE / *SCIENTIFIC BOARD* :

Luc Abbadie (UPMC, Paris)
Luc Barbier (Parc naturel régional des caps et marais d'Opale, Colémbert)
Aurélien Besnard (CEFE, Montpellier)
Vincent Boulet (Expert indépendant flore/végétation, Frugières-le-Pin)
Hervé Brustel (École d'ingénieurs de Purpan, Toulouse)
Patrick De Wever (MNHN, Paris)
Thierry Dutoit (UMR CNRS IMBE, Avignon)
Éric Feunteun (MNHN, Dinard)
Romain Garrouste (MNHN, Paris)
Grégoire Gautier (DRAAF Occitanie, Toulouse)
Olivier Gilg (Réserves naturelles de France, Dijon)
Frédéric Gosselin (Irstea, Nogent sur Vernisson)
Patrick Haffner (UMS PatriNat, Paris)
Frédéric Hendoux (MNHN, Paris)
Xavier Houard (OPIE, Guyancourt)
Isabelle Leviol (MNHN, Concarneau)
Francis Meunier (Conservatoire d'espaces naturels – Picardie, Amiens)
Serge Muller (MNHN, Paris)
Francis Olivereau (DREAL Centre, Orléans)
Laurent Poncet (UMS PatriNat, Paris)
Nicolas Poulet (AFB, Vincennes)
Jean-Philippe Siblet (UMS PatriNat, Paris)
Laurent Tillon (ONF, Paris)
Julien Touroult (UMS PatriNat, Paris)

COUVERTURE / *COVER* :

Linnée boréale (*Linnaea borealis* L.) en fleurs dans le Parc national de la Vanoise. Crédit photo : V. Auge.

Naturae est une revue en flux continu publiée par les Publications scientifiques du Muséum, Paris
Naturae is a fast track journal published by the Museum Science Press, Paris

Les Publications scientifiques du Muséum publient aussi / *The Museum Science Press also publish:*
Adansonia, Zoosystema, Anthropolozologica, European Journal of Taxonomy, Geodiversitas, Cryptogamie sous-sections Algologie, Bryologie, Mycologie.

Diffusion – Publications scientifiques Muséum national d'Histoire naturelle
CP 41 – 57 rue Cuvier F-75231 Paris cedex 05 (France)
Tél. : 33 (0)1 40 79 48 05 / Fax : 33 (0)1 40 79 38 40
diff.pub@mnhn.fr / <http://sciencepress.mnhn.fr>

© Publications scientifiques du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 2019
ISSN (imprimé / *print*) : 1280-9551/ ISSN (électronique / *electronic*) : 1638-9387

La Linnée boréale (*Linnaea borealis* L.) dans le Parc national de la Vanoise : distribution, variabilité génétique, biologie de la reproduction, écologie et état de conservation

Serge MULLER

Muséum national d'Histoire naturelle, UMR 7205 ISYEB, CNRS,
Université Pierre-et-Marie-Curie, EPHE, Sorbonne Université,
case postale 39, 57 rue Cuvier, F-75231 Paris cedex 05 (France)
serge.muller@mnhn.fr

Thierry DELAHAYE

Parc national de la Vanoise, 135 rue du Dr Julliard, F-73000 Chambéry (France)
thierry.delahaye@vanoise-parcnational.fr

Myriam GAUDEUL

Muséum national d'Histoire naturelle, UMR 7205 ISYEB, CNRS,
Université Pierre-et-Marie-Curie, EPHE, Sorbonne Université,
case postale 39, 57 rue Cuvier, F-75231 Paris cedex 05 (France)
myriam.gaudeul@mnhn.fr

Yves PAUTHIER

Muséum national d'Histoire naturelle, DGD MJZ,
Banque de graines du MNHN, 57 rue Cuvier, F-75231 Paris cedex 05 (France)
yves.pauthier@mnhn.fr

Soumis le 3 décembre 2018 | Accepté le 18 février 2019 | Publié le 17 avril 2019

Muller S., Delahaye T., Gaudeul M. & Pauthier Y. 2019. — La Linnée boréale (*Linnaea borealis* L.) dans le Parc national de la Vanoise : distribution, variabilité génétique, biologie de la reproduction, écologie et état de conservation. *Naturae* 2019 (3): 81-105. <http://revue-naturae.fr/2019/3>

RÉSUMÉ

La Linnée boréale (*Linnaea borealis* L.), espèce à distribution circumboréale présente en aire disjointe dans la chaîne alpine, possède ses seules localités françaises actuellement connues dans le Parc national de la Vanoise. Ces cinq stations, réparties en dix sous-stations ou populations distinctes, sont situées entre 1270 et 2150 m d'altitude dans des habitats acidiphiles de forêts d'Épicéa *Picea abies* (L.) H. Karst (stations de Champagny-en-Vanoise et Pralognan-la-Vanoise), de Pin cembro *Pinus cembra* L. (station des Allues), de Mélèze *Larix decidua* Mill. (station de Tignes) et des rhodoraies subalpines (stations de Champagny-en-Vanoise et des Allues). Dans la plupart de ces stations, la Linnée boréale apparaît à des expositions orientées vers le nord et sur des pentes souvent fortes, pouvant correspondre à des éboulis ou des chaos rocheux. L'espèce y fleurit le plus souvent abondamment aux mois de juillet et d'août, mais sa fructification et surtout sa production de graines viables (susceptibles de germer) semblent varier en fonction des conditions climatiques estivales. La variabilité génétique des populations de Vanoise apparaît relativement élevée, pouvant permettre d'assurer, en plus de sa multiplication végétative très active par stolons, une reproduction sexuée malgré son caractère auto-incompatible. Mise à part peut-être la station de la forêt d'Iseran à Pralognan-la-Vanoise, les populations ne présentent pas actuellement de signes de régression démographique. Bien que l'espèce ait été évaluée dans d'autres territoires situés en aire disjointe (Écosse) comme étant sensible au changement climatique, le gradient altitudinal de sa distribution et la diversité de ses habitats en Vanoise représentent des atouts pour faire face aux augmentations de température prévues pour les prochaines décennies. Les stations les plus basses en altitude et à orientation ouest du Bois des Caves à Champagny-en-Vanoise mériteraient toutefois d'être surveillées comme populations sentinelles de la sensibilité de l'espèce face aux changements climatiques.

MOTS CLÉS

Espèce protégée,
aire disjointe,
Alpes,
changement climatique.

ABSTRACT

Twinflower (*Linnaea borealis* L.) in the Vanoise National Park: distribution, genetic variation, reproductive biology, ecology and conservation status.

Twinflower (*Linnaea borealis* L.) has a mostly circumboreal distribution and also occurs in a disjunct area, in the European Alps. In France, this species is currently only reported in the Vanoise National Park, with five locations (and about 10 sub-locations). The sites of occurrence are between 1270 and 2150 m high, in acidiphilic *Picea*, *Picea abies* (L.) H. Karst., (the Champagny-en-Vanoise and Pralognan-la-Vanoise sites), *Pinus cembra* L. (Tuéda location), *Larix*, *Larix decidua* Mill. (Tignes location) or *Rhododendron*, *Rhododendron ferrugineum* L. (plan de Leschaux and Tuéda locations) forests or shrubs. In most locations, twinflower grows on north-facing slopes, on rocky screes or outcrops. The species flowers abundantly in July and August, but timing of seed production seems to vary a lot depending on climatic conditions. Genetic variation appears relatively high in the sites of the Vanoise National Park. It allows sexual reproduction despite self-incompatibility, in addition to extensive vegetative reproduction. Except maybe the Isertan forest location in Pralognan-la-Vanoise, current populations do not show signs of demographic regression. Although the species has been evaluated, in other territories, as sensitive to global warming, the altitudinal gradient of its distribution and the diversity of its habitats in the Vanoise National Park could enable the species to persist in the area during the next decades. The lowest location, at the 'Bois de la Cave' in Champagny-en-Vanoise, is also west-facing and should therefore be considered as the most threatened one by climate change.

KEY WORDS

Protected species,
disjunct area,
European Alps,
climate change.

INTRODUCTION ET OBJECTIFS DE L'ÉTUDE

La Linnée boréale (*Linnaea borealis* L.) est une espèce emblématique du Parc national de la Vanoise, qui abrite les seules populations françaises actuellement connues. Cette espèce, typique des régions boréales, est considérée comme une relict des périodes glaciaires dans la chaîne alpine. Elle a été classée dans la catégorie EN (= en danger d'extinction) lors de la dernière évaluation des espèces menacées de France en 2012 et elle bénéficie d'une protection réglementaire en France métropolitaine depuis 1982 (Danton & Baffray 1995).

La Linnée a d'abord été découverte en Haute-Savoie au XVIII^e siècle, mais les trois ou quatre stations historiques de ce département n'ont jamais été retrouvées (Jordan 2015). Ce sont ensuite cinq stations qui ont été découvertes entre 1904 et 1976 dans l'aire optimale d'adhésion du Parc national de la Vanoise, sur les territoires des communes de Tignes, Champagny-en-Vanoise, Pralognan-la-Vanoise (deux stations) et Les Allues. Cette dernière station a été classée en Réserve naturelle nationale (RNN du plan de Tuéda) en 1990. Les recherches détaillées et des cartographies réalisées par le personnel du Parc national de la Vanoise ont permis de préciser la distribution de l'espèce et de découvrir des « stations satellites », en particulier pour les localités de Champagny-en-Vanoise et des Allues.

Toutefois, mis à part quelques rapports peu informatifs d'étudiants et de stagiaires, cette espèce n'avait encore fait l'objet d'aucune étude relative à sa biologie et son écologie en Vanoise.

Du fait de sa large distribution circumboréale (Scandinavie, Sibérie, Canada, etc.) et de sa présence en stations disjointes dans des montagnes à des latitudes plus basses (Alpes, Caucase, Carpates, Écosse, etc.), l'espèce a par contre fait l'objet de nombreuses études dans ces territoires. Une première étude génétique récente (Wroblewska 2013) a attesté d'une diversité génétique relativement importante dans les stations euro-

sibériennes de l'espèce. Concernant les populations disjointes de l'aire boréale continue, ce sont en particulier les travaux menés en Écosse (Lusby 1994; Wilcock & Jennings 1999; Wilcock 2002; Welch 2003; Scobie & Wilcock 2009) qui ont été les plus poussés et ont mis en évidence et analysé les causes de la raréfaction de l'espèce sur ce territoire.

Cette raréfaction de l'espèce en Écosse a été mise en relation avec la fragmentation des populations de Linnée et son caractère auto-incompatible, nécessitant une fécondation croisée pour produire des graines fertiles. La faible variabilité génétique et la fragmentation des populations dans ce territoire ne permettent souvent pas cette nécessaire fécondation croisée entre génotypes différents. Le Parc national des Cairngorms, qui abrite les populations les plus importantes d'Écosse (et donc des îles Britanniques), a alors entrepris de mener des actions de suivis de populations et de restaurations d'habitats, parmi lesquelles des tests de transferts d'individus (s'apparentant à des renforcements de populations), afin d'obtenir une reproduction sexuée. Les premiers résultats obtenus en 2013 apparaissent très prometteurs.

L'étude menée dans le Parc national de la Vanoise avait pour objectif de réaliser une évaluation de l'état de conservation et de la dynamique des populations de Linnée boréale sur ce territoire. Cette évaluation a été réalisée à partir de trois approches complémentaires :

- une étude de la variabilité de l'habitat de l'espèce à partir de données phytosociologiques et phytocéologiques, qui a été comparée à celle des autres stations alpines (suisses, italiennes, autrichiennes). Ce volet a également permis d'avoir une vision plus précise des caractéristiques stationnelles des populations de l'espèce en Vanoise ;
- une étude de la variabilité génétique des populations de l'espèce. Cette étude a été réalisée dans certaines populations « tests » relativement faciles d'accès (Tignes, Champagny-en-Vanoise, Les Allues), par des analyses génétiques (marqueurs



FIG. 1. — *Linnaea borealis* subsp. *longiflora* (Torr.) Hulten en fleurs (Saint-Pierre et Miquelon). Crédit photo : S. Muller.



FIG. 2. — *Linnaea borealis* subsp. *borealis* L. en fleurs dans le Parc national de la Vanoise. Crédit photo : F. Storck.

AFLP = Amplified Fragment Length Polymorphism) de plantes situées à faible distance les unes des autres, afin d'établir si elles présentent une variabilité génétique, pouvant permettre leur reproduction sexuée et une capacité d'adaptation à de potentiels changements environnementaux ;

– une étude de la reproduction sexuée de l'espèce par suivi *in situ* de sa floraison et de sa fructification dans plusieurs stations, avec récolte des graines avant leur chute, puis étude expérimentale de leur capacité de germination par mise en culture des graines.

Les études de terrain ont été menées principalement au cours de l'été 2015. Elles ont été précédées par un état des connaissances (synthèse bibliographique) relatif à la distribution, la biologie et l'écologie de l'espèce sur toute son aire de distribution (plus d'une centaine de références identifiées et consultées).

DONNÉES SUR LA DISTRIBUTION DE LA LINNÉE BORÉALE

DISTRIBUTION MONDIALE DE L'ESPÈCE

Linnaea borealis est un chaméphyte ligneux à tige rampante qui présente une large distribution circumboréale dans l'hémisphère nord (Weberling 1966). Pampanini (2003) la classe parmi les « espèces alpines-circumboréales répandues d'une manière plus ou moins continue dans les régions plus septentrionales des trois continents et qui se retrouvent dans les systèmes montagneux de l'Europe centrale et aussi dans ceux de l'Asie ». Une station surprenante a toutefois été découverte sur une montagne d'Afrique tropicale, en Ouganda, à 6000 pieds (environ 1800 m) d'altitude (Good *et al.* 1924). Cette station résulte vraisemblablement d'une dissémination fortuite à longue distance de l'espèce par ornithochorie.

L'espèce comporte deux sous-espèces, *L. borealis* subsp. *longiflora* (Torr.) Hulten en Asie et en Amérique du Nord et *L. borealis* subsp. *borealis* L. en Europe (Zika & Tucker 2017).

La sous-espèce *L. borealis* subsp. *longiflora* est abondante dans les forêts boréales de la collectivité française de Saint-Pierre-et-Miquelon (Fig. 1), où elle est une composante régulière de la sapinière oligotrophe à *Abies balsamea* (L.) Mill. en

compagnie de *Cornus canadensis* L., *Gaultheria hispidula* (L.) Muhl. ex Bigelow, *Trientalis borealis* Raf., *Platanthera obtusata* (Banks ex Pursh) Lindl., *Coptis groenlandica* (Oeder) Fernald, etc. (Le Gallo 1949, 1954).

DISTRIBUTION DE LA LINNÉE BORÉALE EN EUROPE

La sous-espèce *L. borealis* subsp. *borealis* (Fig. 2) présente en Europe une distribution boréale et montagnarde (Tutin *et al.* 1964-1980). Elle est abondante en Scandinavie et dans les républiques baltes (Hultén & Fries 1986), et elle reste encore bien présente en Pologne (Nowinski 1930 ; Hryniewicz 1932 ; Blaszczyk 1965 ; Szwed 1993), mais y apparaît en forte régression récente (Ciosek *et al.* 2015). Elle se raréfie dans le nord de l'Allemagne (Haeupler & Schönfelder 1988), mais y apparaît encore dans le Brandebourg, la Poméranie, le Mecklembourg (Müller-Stoll *et al.* 1962).

La Linnée boréale présente également une aire d'occurrence naturelle en Écosse, où elle est une espèce typique des vieilles pineraies naturelles à *Pinus sylvestris* L. ; elle apparaît aussi dans les habitats d'altitude asylvatiques de ce territoire, à l'ombre de rochers (Lusby 1994). Elle a fait l'objet de nombreuses études sur la biologie de sa reproduction et de sa conservation dans les îles Britanniques, dans le cadre d'un plan d'action de recherche (Kohn & Ennos 2000 ; Kohn & Lusby 2004 ; Brooker *et al.* 2011). La Linnée boréale présente ensuite une importante disjonction d'aire pour se retrouver dans l'arc alpin (Aeschmann *et al.* 2004), en particulier en Suisse (Hess *et al.* 1972 ; Welten & Sutter 1982), où elle est mentionnée dans le Valais à la « Tête noire » dès le début du XIX^e siècle (Lamarck & De Candolle 1805 : 269), en Italie (Pedrotti 1963 ; Fornaciari 1965 ; Pignatti 1982), en Autriche, en Slovénie et en France. L'espèce apparaît également dans les Carpathes en Ukraine (Tsaryk & Malynov'skyi 1995).

La Linnée boréale a également été découverte aux Pays-Bas en plusieurs localités à partir des années 1920 (Beijerinck 1929, 1930 ; Weberling 1981). Weevers (1929) a toutefois estimé qu'il ne s'agissait pas de stations relictuelles des périodes post-glaciaires, mais de populations apparues récemment à la suite de plantations résineuses.

DISTRIBUTION DE LA LINNÉE BORÉALE EN FRANCE

La Linnée boréale est mentionnée pour la première fois en France par Lamarck & De Candolle (1805) dans leur *Flore de France* « dans les Alpes du Valais, à la montagne des Voirons près de Genève (Sauss.) ?, au Saint-Gothard (Hall.), au bord du torrent qui coule sous la Tête Noire, en Alsace, aux environs de Montpellier à l'Espinouse et entre l'Eserou et Meyrveis (Gou.) ». Le *Synopsis plantarum in flora gallica descriptarum* des mêmes auteurs (Lamarck & De Candolle 1806) confirme sa présence dans les Alpes du Valais (*Alpibus Vallesiacis*), en Savoie (*Sabaudis*), en Alsace (*Alsatia*) et près de Montpellier (*circa Monspelium*). Les mentions en Alsace et dans les Cévennes, correspondant manifestement à des erreurs, ont été corrigées par de Candolle dès 1815 pour l'indication dans les Cévennes, et ces corrections confirmées pour les deux régions par Grenier & Godron (1848-1856) qui écrivent : « cette plante n'existe ni en Alsace ni dans les Cévennes, où elle a été indiquée ». Coste (1901/06) ne mentionne l'espèce qu'en « Haute-Savoie, près de la frontière franco-helvétique ».

Curieusement, l'abbé Fournier (1940), dans *Les Quatre Flores de France*, la mentionne également dans le Briançonnais. Mais l'erreur a été rapidement corrigée par Offner (1944).

Les stations découvertes en Haute-Savoie

Cette espèce a été mentionnée en plusieurs stations de Haute-Savoie dès la fin du XVIII^e et au cours du XIX^e siècle :

- une première station de l'espèce aurait été découverte par M. Horace Bénédicte de Saussure [1740-1799] dans la montagne des Voirons, située près de Genève mais en territoire français. Dans le tome 1 de ses *Voyages dans les Alpes* (Saussure 1779), cet auteur mentionne en effet dans le chapitre IX, consacré à la Montagne des Voirons : « J'y ai cependant autrefois trouvé la *Linnaea*, qui n'est pas commune dans nos montagnes, mais je ne fais fi on l'aura détruite en abattant des forêts ; au moins n'ai-je pas pu la retrouver ». Cette localité a été mentionnée par Lamarck & De Candolle (1805) avec un point d'interrogation dans le tome IV de leur *Flore de France*, puis réfutée par de Candolle dans le volume VI paru en 1815, en indiquant : « il paraît certain, quoiqu'en aient dit des autorités respectables, que la Linnée ne se trouve ni aux Cévennes ni à la montagne des Voirons ». Cette station des Voirons est toutefois reprise par Reuter (1832) dans son *Catalogue des plantes vasculaires qui croissent naturellement aux environs de Genève*, mais celui-ci précise que M. de Saussure « étant allé pour la chercher une autre année, il ne l'a pas retrouvée, probablement parce qu'on avait abattu la forêt de sapins où elle se trouvait ». L'espèce n'y a plus été revue par la suite (Barbey 1881 ; Rouy 1903 ; Charpin & Jordan 1989, 1990/92) ;

- une deuxième station a ensuite été découverte, selon Offner (1944), « dans la vallée de Chamonix » en 1793 par le botaniste genevois Jacques Roux (1773-1882), mais cette découverte n'a toutefois (curieusement !) pas été mentionnée dans la flore française de Lamarck & De Candolle (1805, 1806). Chabert (1899) et Camus (1904) relatent que l'espèce a été ensuite trouvée par l'impératrice Joséphine Bonaparte en forêt de Montenvert près de Chamonix lors d'une promenade botanique le 28 août 1810 en compagnie du botaniste

J. L. Bonjean et il lui a été dit qu'il s'agissait d'une plante nouvelle pour la France ! Il s'est avéré par la suite que des plants de la Linnée avaient été transférés dans ce site pour que l'impératrice les découvre (Chabert 1899 ; Camus 1904 ; Sordelli 1905 ; Offner 1944). La provenance précise des plants transplantés n'est pas connue, mais il est vraisemblable (selon Sordelli 1905, qui apporte des arguments convaincants en faveur de cette thèse) qu'ils aient été récoltés dans la station proche de « Tête noire » dans le Valais suisse. Payot (1882) indique ensuite que la Linnée boréale était présente « dans une forêt de sapins, non loin de Chamonix », mais qu'elle y « a disparu suite à la coupe de la forêt qui l'abritait », en précisant : « je fis en juillet 1876 une course pour la cueillir, mais il m'a été impossible d'en retrouver la moindre trace » (Payot 1882). Barbey (1881) considère que cette forêt de sapin pourrait correspondre à la station de « Tête noire », localisée en Suisse non loin de la frontière. De même, une récolte de Moricand, non datée, conservée dans l'herbier des CJB de la ville de Genève et mentionnant « dans les forêts du col de Balme », provient vraisemblablement de cette population du Valais. Cette disparition de l'espèce à Chamonix est aussi mentionnée par Rouy (1903, 1904) qui écrit assez curieusement « Existait autrefois dans les pâturages alpestres d'Argentières près de Chamonix », alors que l'habitat mentionné par Payot est forestier. Les herbiers du MNHN abritent six échantillons de Linnée boréale mentionnés de « Chamonix » dont plusieurs distribués par Payot. Chabert (1899) rappelle que des plantes ont pu être mentionnées de Chamonix, sans forcément avoir été récoltées dans cette localité. On peut donc se demander si une station indigène de Linnée boréale a réellement existé à Chamonix, c'est-à-dire s'il n'y a pas eu uniquement introduction de plants à partir de la station suisse voisine de Tête noire et confusion avec cette localité... ;

- une troisième station de l'espèce avait été découverte à 1000 m d'altitude au Creux de Novel, près de Saint-Gingolph, non loin du lac Léman par Philippe Privat (Barbey 1881). Elle y a été revue le 5 juillet 1881 par William Barbey à quelques centaines de mètres de la frontière franco-suisse (« à une portée de pistolet » écrit-il), mais uniquement sur territoire helvétique. Celui-ci avait espéré, sur la base de l'affirmation d'un habitant de Novel, que l'espèce pouvait également être présente « plus haut, sur territoire français », mais cette hypothèse n'a pas été confirmée et Barbey conclut qu'il est « probable qu'il s'est trompé » (Barbey 1881). La Linnée a été revue dans cette station en août 1899 lors de l'excursion de l'association La Murithienne guidée par J. Briquet qui précise : « Nous traversons la Morge [...] nous explorons, à la lisière de la forêt, un amoncellement de gros blocs [...] Nous ne tardons pas à la trouver en fleur et en fruit » (Briquet 1900). Bien que Meyran (1898) rattache cette localité à la Haute-Savoie, Offner (1944) précise bien que le Creux de Novel se trouve en Suisse. Cette station ne peut donc être comptabilisée dans les stations haut-savoyardes et françaises de l'espèce ;

- une quatrième station, bien française, a été découverte en 1889 par M. Alfred Lendner, pharmacien à Genève dans la vallée de Bellevaux au-dessus des chalets de Mont-Pétet dans le Chablais et publiée par Briquet (1893). Celui-ci indique

que l'espèce s'y développe dans une « forêt de sapins humide et moussue ». Cette donnée est reprise par Rouy (1903), Perrier de La Bâthie (1917) et Offner (1944), mais apparemment sans confirmation de terrain par ces auteurs. L'espèce est encore mentionnée dans les années 1950 par le mycologue Ramain (1955) : « C'est à 1500 m de là au SW – en face – dans une petite combe à neige humide d'épicéas et de sapins moussus et sur les rochers, à l'altitude de 1625 m, entre les Châlets de Petetoz et la Pointe de Chalune que fleurit aussi en juin et juillet la très rare, ravissante et odorante *Linnaea borealis* Linné, aux clochettes rose-lilacin à rose-tendre ». Cette donnée laisse supposer que Ramain a vu l'espèce dans cette forêt (donc dans les années 1950), mais il ne le dit pas expressément ! Elle n'y a plus été signalée depuis et elle est actuellement considérée comme disparue de cette localité, selon Charpin & Jordan (1989, 1990/92). Elle y a encore été recherchée en vain en 2014 et 2015 par D. Jordan et M. Radet, sur la base des indications précises de Ramain (1625 m), à l'aide d'un altimètre (D. Jordan, comm. pers.).

La Linnée boréale n'a donc plus été revue dans aucune de ses stations de Haute-Savoie depuis plus d'un demi-siècle, voire un siècle, et elle est présumée disparue de ce département (Charpin & Jordan 1989, 1990/92 ; Trotureau 1995a, b ; Danton & Baffray 1995). Dans sa récente synthèse sur la flore rare ou menacée de Haute-Savoie, Jordan (2015) estime toutefois « qu'elle n'est pas pour autant considérée comme disparue du département, elle est à rechercher ».

LES STATIONS DÉCOUVERTES EN SAVOIE DANS LE PARC NATIONAL DE LA VANOISE

La découverte de la Linnée boréale dans le département de la Savoie est plus récente d'un siècle environ et les données sont bien plus fiables, même si certaines d'entre elles manquent de précisions : – la première station a été découverte, selon Perrier de La Bâthie (1917), par l'abbé Joseph-Marie Emprin (1865-1939), curé de Valezan en Tarentaise, dans le « vallon à gauche du sentier en montant de Tignes au lac en face des Combes, au niveau de la grosse source bien connue des bergers et formant cascade ». Cette première découverte de l'espèce dans le département de la Savoie n'a, curieusement, fait l'objet d'aucune information lors de sa découverte (par exemple, elle n'est pas mentionnée dans le tome VIII de la *Flore de France* de Rouy, publié en 1903) et aucune année précise n'est indiquée dans le catalogue de Perrier de La Bâthie. Fritsch (1976) mentionne ainsi comme date de découverte « entre 1894 et 1904 ».

L'espèce a été revue (ou découverte ?) en juillet 1904 par Paul Durenne à Tignes, en explorant « les pentes boisées sises sous le col du Palet » (Petitmengin 1904), et c'est cette note de Petitmengin qui constitue la première mention de l'espèce dans le département de la Savoie. L'herbier de Durenne, conservé à la faculté de pharmacie de Nancy, comporte un échantillon de Linnée boréale avec l'information suivante figurant sur l'étiquette : « Alpes de Tarentaise, Tignes, 17 juillet 1904 ». Rouy (1904) fait également état de cette découverte de la Linnée boréale « au fond du val de Tignes, près du lac, par M. Paul Durenne, de Nancy ». Mais Perrier de La Bâthie (1917) précise bien que « c'est à tort que la découverte de cette dernière station

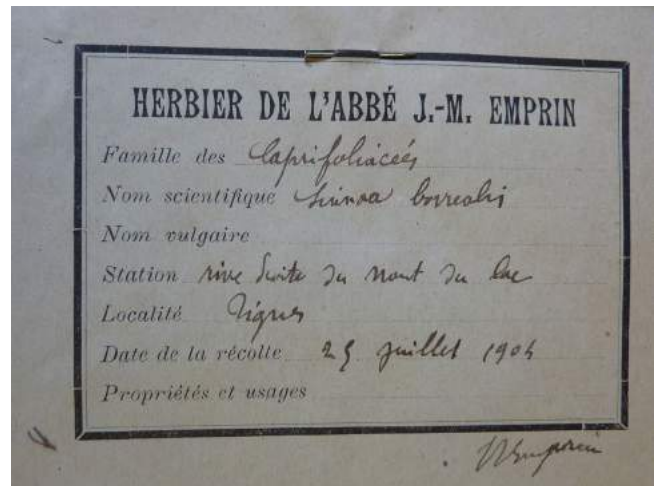


FIG. 3. — Étiquette de la récolte de *Linnaea borealis* L. à Tignes le 25 juillet 1904 par l'abbé Emprin, conservée à l'Herbier MPU (Montpellier). Crédit photo : C. Loup.

a été attribuée à Paul Durenne qui n'en a eu connaissance que sur les indications de l'abbé Emprin, de qui nous tenons les indications ci-dessus ». L'altitude donnée par Petitmengin de « 2600 mètres environ » pour la station vue par P. Durenne est bien différente de celle de la station de l'abbé Emprin rapportée par Perrier de La Bâthie : « au niveau de la grosse source bien connue des bergers et formant cascade » (située aux environs de 1950 m). Mais cette indication de Petitmengin est acceptée par Rouy (1908) qui indique, dans le tome des additions à la *Flore de France*, « col du Palet près de Tignes », ainsi que par Offner (1944), qui écrit que « Paul Durenne en 1904 l'a trouvée plus haut, sous le col de Palet, vers 2600 m ». Il s'agirait alors d'une autre station située bien davantage en altitude (d'au moins 500 m). Il semble toutefois plus vraisemblable que Durenne et Petitmengin n'aient pas été très attentifs à l'altitude et aient pris comme référence l'altitude du col du Palet (2652 m), car à 2600 m sous le col du Palet il n'y a pas de pentes boisées ! Et la Linnée boréale n'atteint cette altitude dans aucune station alpine. Par ailleurs, nous verrons ci-dessous que l'indication d'altitude donnée par Petitmengin pour la deuxième station de Linnée boréale (de Champagny le Haut) était totalement erronée et surestimée. La station de l'abbé Emprin étant bien située dans « les pentes boisées sises sous le col du Palet », nous suivrons donc l'avis de Perrier de La Bâthie (1917), qui est aussi celui de Fritsch (1976), en assimilant, jusqu'à preuve du contraire, la station de Paul Durenne à celle de l'abbé Emprin, donc au niveau de la source tufeuse de la Gouille de Salin, vers 1950 m.

Dans sa publication sur « les botanistes de Savoie », Benoist (1962) indique que l'abbé Emprin avait revu et accru l'herbier du chanoine Maxime-Adolphe Brunet (1834-1913), comprenant environ 2700 plantes, qui est conservé depuis 1959 à l'université de Montpellier. Une recherche dans cet herbier, effectuée par Caroline Loup, conservatrice des herbiers de Montpellier, a effectivement permis de découvrir un échantillon d'herbier de Linnée boréale, récolté le 25 juillet 1904 par l'abbé Emprin dans cette station de Tignes et intégré dans l'herbier du chanoine Brunet (Fig. 3).

Il est assez curieux que cette récolte ait été faite la même année et juste huit jours après la « découverte » de Paul Durenne. L'abbé Emprin était alors curé de La Gurre (Richermoz & Emprin 1924). Toutefois une récolte faite le 25 juillet 1904 ne permet pas obligatoirement de conclure que l'abbé Emprin ne l'avait pas déjà découvert antérieurement dans ce site. Nous n'avons malheureusement pas trouvé d'autres récoltes de Linnée boréale faite par l'abbé J.-M. Emprin dans les herbiers consultés (Paris, Grenoble, Chambéry, Nancy, Montpellier, Genève), qui auraient pu permettre de préciser une année antérieure pour sa découverte. Cette absence est assez étonnante, car une découverte de cet intérêt aurait logiquement dû conduire à une récolte d'échantillon afin d'en attester. Une découverte de la station de Tignes seulement en juillet 1904 (et peut-être par Paul Durenne, contrairement à l'affirmation de Perrier de La Bathie, puisque le premier échantillon d'herbier connu de Tignes a été récolté par P. Durenne le 17 juillet 1904, une semaine avant la récolte d'Emprin, datée du 25 juillet 1904) reste ainsi une hypothèse possible, voire vraisemblable. Et dans ce cas, la première station découverte en Savoie serait celle de Champagny le Haut, découverte le 10 juillet 1904, comme l'indiquait en fait Rouy (1904). Mais la primauté de découverte à Tignes ou Champagny n'a pas vraiment d'importance !

– la deuxième (ou première ?) station a été découverte par Madame Titus Leroux (alors domiciliée à Mont Fresnoy près La Fère, dans l'Aisne) le 10 juillet 1904 à Champagny le Haut près de Bride-les-Bains « dans la mousse, au milieu des Rhododendrons, sur une pente où poussent quelques petits Sapins ; il y en avait 50 pieds environ » (Magnin 1904). Magnin précise que l'exactitude de la découverte a été vérifiée par M. Rimaud, sous-inspecteur des eaux et forêts à Chambéry, qui lui a transmis l'information. Cette donnée est reprise par Saint-Lager, dans le compte rendu de la séance du 18 octobre 1904 de la Société botanique de Lyon qui attribue toutefois la découverte à M. Rimaud en écrivant « M. Rimaud y a trouvé la plante dans une jeune plantation de pins » (Saint-Lager 1904). Cette découverte est également citée la même année ou l'année suivante dans des publications de Rouy (1904), Camus (1904) et Durafour (1905). Perrier de La Bathie (1917), dans son catalogue des plantes vasculaires de Savoie, indique comme localisation « dans les rhodoraies de la rive gauche du torrent, près du premier pont, à la sortie des Gorges, du côté de Champagny-Haut ». Offner (1944) mentionne également cette station en indiquant toutefois comme année de découverte 1906, ce qui est visiblement erroné au vu des publications antérieures. Enfin, Fritsch (1976) mentionne bien Madame Titus Leroux comme auteur de la découverte en 1904, mais en indiquant comme source d'information : *le Monde des Plantes*, 1907 (p. 323). Or, aucune donnée des bulletins du *Monde des Plantes* de 1907 (où n'existe d'ailleurs pas de page 323) ne mentionne la Linnée boréale !

L'herbier Petitmengin, conservé à Montpellier, en possède un échantillon récolté le 2 août 1905, avec la mention « Champagny-le-Haut, au sortir des Gorges, vers 2500 m [sic] parmi les Rhododendrons ». L'herbier du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris en possède également deux récoltes (copieuses !) faites le 10 août 1908 et le 20 juillet 1909 par Louis de Vergnes

(Fig. 4) qui précise l'habitat et la localisation de la plante sur ses planches d'herbier : « pente boisée, rocheuse, à l'exposition nord, sur la rive gauche du Doron, à l'origine des gorges de Champagny, parmi les mousses, les *Vaccinium myrtillus* et *vitis-idaea*, *Rhododendron*, etc, à l'altitude 1430 m ». C'est l'altitude de Louis de Vergnes qui est la bonne, celle de M. Petitmengin est visiblement fantaisiste ! Louis de Vergnes [1870-1953] était un botaniste méticuleux, spécialiste des ptéridophytes, groupe sur lesquelles il avait travaillé en partenariat avec le botaniste alsacien E. Walter (Le Brun 1954) ;

– la troisième station a été découverte en forêt d'Iseran à Pralognan-la-Vanoise par « M. le curé de Pralognan et le colonel Godfery », puis revue en 1937 par le botaniste genevois Gustave Beauverd, selon Offner (1944) qui publie le premier cette donnée, sans mentionner l'année précise de la découverte, ni le nom du curé de Pralognan, auteur de la découverte ! Fritsch (1976), qui reprend ces données, n'apporte pas d'informations plus précises. En fait, des échantillons d'herbier, actuellement conservés dans les herbiers du Muséum national d'Histoire naturelle, avaient déjà été récoltés dans cette station dès juillet 1931 par les botanistes E. Delpature et L'Hermite, qui joignent aux échantillons d'herbier une localisation précise de la station sur un croquis au 1/20 000 (Fig. 5). Deux autres échantillons d'herbiers, conservés à l'herbier du MNHN, ont été récoltés dans cette forêt par Henri Humbert en juillet 1935. L'année de découverte de cette station de la forêt d'Iseran est donc égale ou antérieure à 1931. Avec l'aide de Claude Vion, ancien maire de Pralognan, Jean-Paul Bergeri, conservateur des archives du diocèse de Moutiers, et Sylvie Serve, conservatrice des herbiers de Chambéry, nous avons essayé de rechercher le nom de ce curé-botaniste de Pralognan. Il s'agit vraisemblablement de l'abbé Victor-Émile Dunand, qui a officié à Pralognan de 1922 à 1934 et était membre de l'académie de la Val d'Isère (Richermoz & Emprin 1924). Quant au « colonel Godfery », il s'agit de Masters John Godfery, botaniste britannique, spécialiste des orchidées (1856-1945). L'existence dans l'herbier du MNHN d'un échantillon d'herbier de Linnée boréale collecté en août 1932 en forêt d'Iseran, par l'abbé Dunand, curé à Pralognan, confirme qu'il connaissait bien cette espèce ;

– la quatrième station savoyarde a été découverte le 10 août 1971 par Pierre Cogoluennes, ingénieur des eaux et forêts, dans le massif de la Portetta, au-dessus du hameau de La Croix à Pralognan, vers 1950 m d'altitude, dans des rhodoraies développées sur des blocs rocheux étagés en gradins de 30 à 40 % de pente en exposition nord (Fritsch 1971).

Des localisations cartographiques approximatives de ces quatre premières stations de Savoie apparaissent dans le catalogue des plantes vasculaires du Parc national de la Vanoise publié par Gensac (1974) ;

– la cinquième station a été découverte le 29 juillet 1976 en forêt d'arolles dans la vallée des Allues à Tuéda par Claude Vion, chef guide au Parc national de la Vanoise (Fritsch 1976). Cette zone a été classée par la suite en Réserve Naturelle Nationale par décret ministériel du 12 juillet 1990.

Des « stations satellites » des précédentes ont encore été découvertes au cours des dernières décennies. En particulier, Madame Clémence Obino et son frère René Roche, habi-

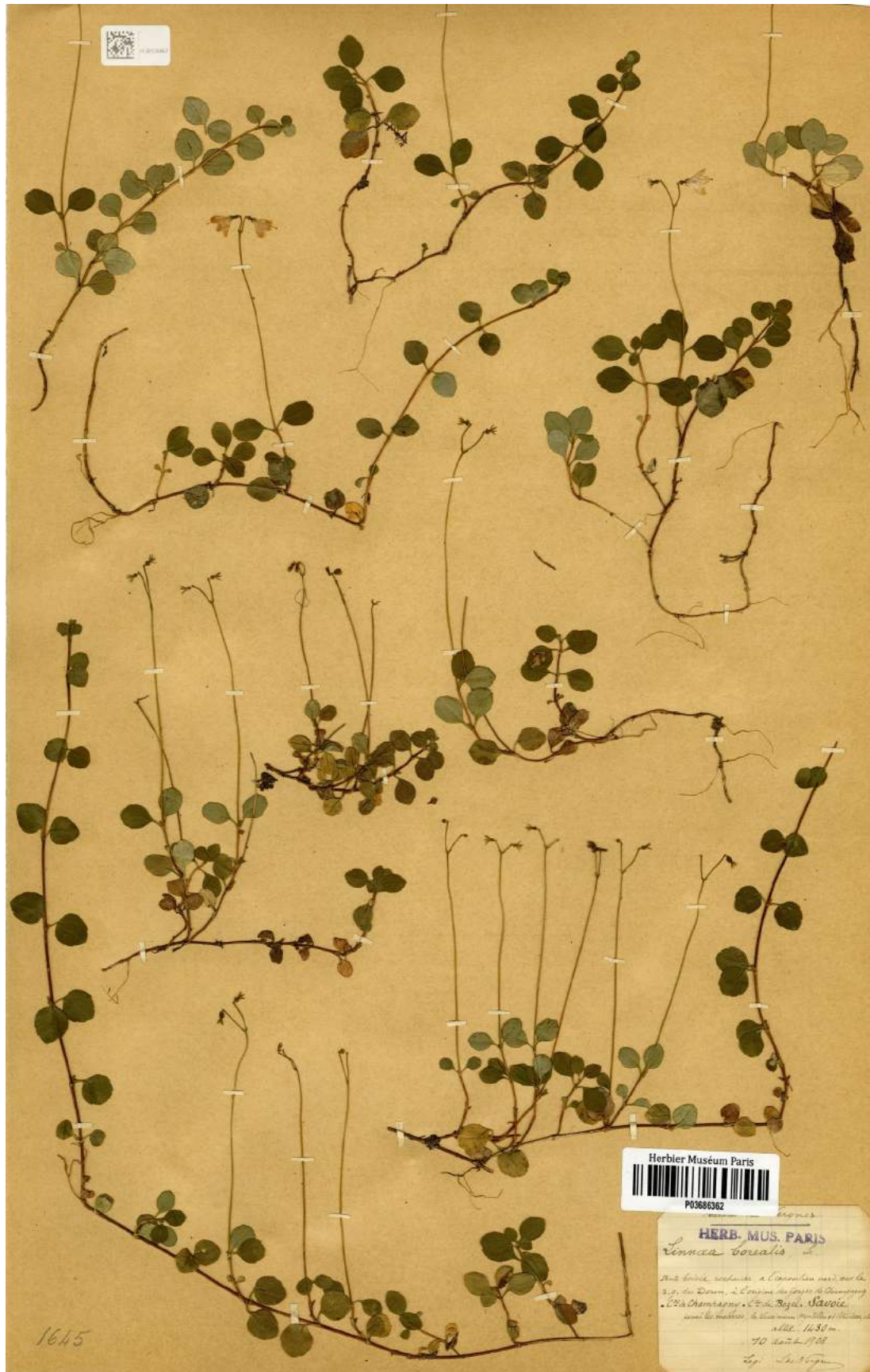


FIG. 4. — Planche d'herbier (P03686362) de la récolte de *Linnaea borealis* L. du 10 août 1908 à Champagny-en-Vanoise par Louis de Vergnes, conservée à l'Herbier de Paris, <https://science.mnhn.fr/institution/mnhn/collection/p/item/p03686362> (dernière consultation le 15 avril 2019). Crédit photo : Muséum national d'Histoire naturelle.

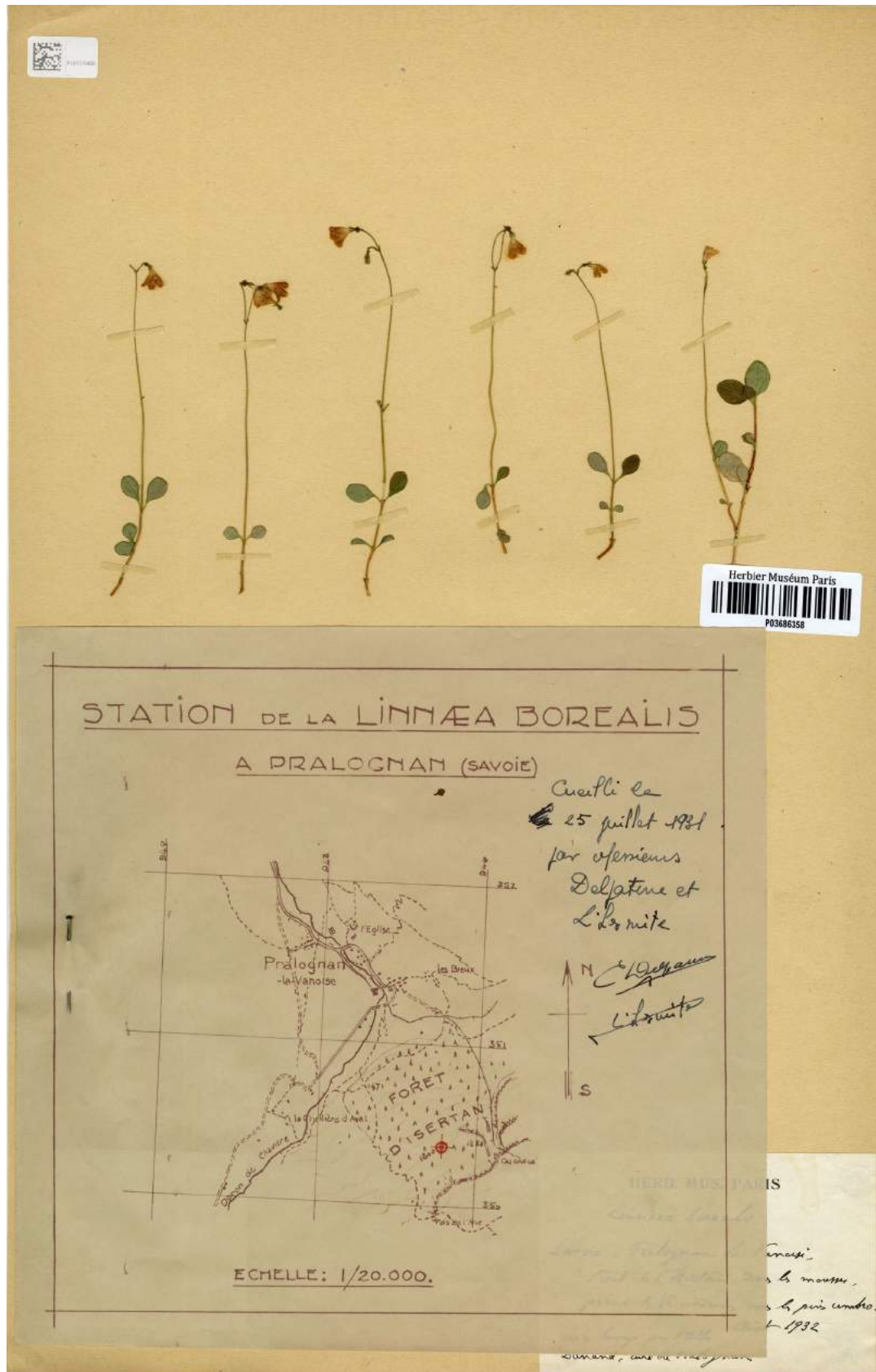


FIG. 5. — Collecte d'herbier (conservée à l'Herbier de Paris, P03686358) de *Linnaea borealis* L. en forêt d'Iserstan, avec note manuscrite de l'abbé Dunand d'août 1932, cachée par un plan de la localisation de la station, sans doute ultérieur, avec une mention manuscrite de collecte de l'espèce dans cette forêt par E. Delpature et l'Hermitte le 25 juillet 1931, <https://science.mnhn.fr/institution/mnhn/collection/p/item/p03686358> (dernière consultation le 15 avril 2019). Crédit photo: Muséum national d'Histoire naturelle.

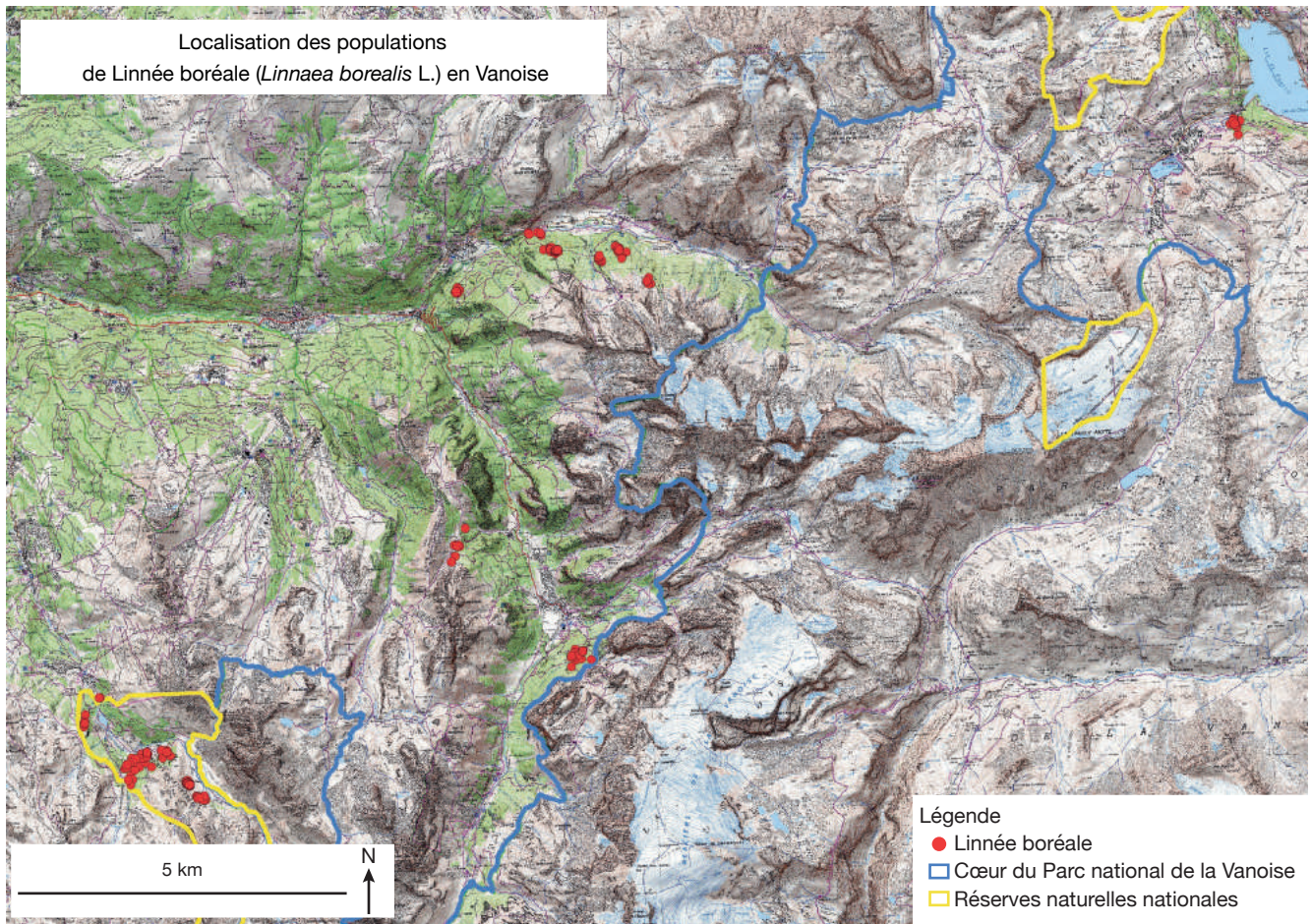


Fig. 6. — Carte des localités actuelles (points rouges) de *Linnaea borealis* L. dans le Parc national de la Vanoise.

tants de Champagny-en-Vanoise passionnés de botanique, ont découvert dans les années 1980 deux autres stations de Linnée boréale à Champagny (au Bois des Caves et au Bois de la Taillette) à environ 1500 m de part et d'autre de la station historique des gorges de la Pontille. L'étendue de ces stations a ensuite été précisée et cartographiée par le personnel du Parc national de la Vanoise. Par ailleurs, Christophe Gotti, garde-moniteur du district de Champagny, a découvert en 2005 une 4^e station de Linnée sur le même versant du Doron de Champagny, mais à plus haute altitude (à 2050 m), au Plan de Leschaux, dans une lande subalpine. Cette station a fait l'objet en août 2013 d'une localisation et délimitation précise dans le cadre d'une étude sur le suivi des espèces patrimoniales du Parc national de la Vanoise (Morel 2013). Une petite station annexe a encore été découverte le 25 mai 2018 par Félix Benoit, Céline Rutten et Wilfried Blois dans une pessière sur blocs dans les gorges de la Pontille en aval du barrage entre 1460 et 1480 m. L'ensemble de ces populations de Champagny, actuellement distribuées en six ensembles (Fig. 6) sur une distance de cinq kilomètres et une tranche d'altitude allant de 1270 et 2050 m, soit un dénivelé de près de 800 m, dans des forêts d'épicéas et landes subalpines du versant nord du vallon du Doron de Champagny, forme une séquence tout à fait remarquable, d'un grand intérêt

biogéographique et scientifique (par exemple pour l'étude de l'influence du changement climatique sur cette espèce).

De même, les prospections réalisées par les agents du Parc national de la Vanoise dans le cadre de l'élaboration du plan de gestion de la Réserve naturelle nationale du Plan de Tuéda ont permis de circonscrire la vaste station du Bois Marin de la RNN du plan de Tuéda, qui occupe plus de 50 ha entre 1750 et 2000 m d'altitude. Ces prospections ont également permis de découvrir plusieurs stations satellites, situées toujours dans la réserve naturelle, l'une au nord à environ 1,2 km de distance dans le bois du Creux de l'Ours vers 1900 m d'altitude et deux autres à environ 700 et 1000 m au sud-est de la station principale, dans le vallon du Fruit, vers 2100 m d'altitude à proximité du Chalet de la Plagne, dans une lande subalpine au-delà de la limite supérieure actuelle de la forêt.

Des cartographies détaillées de ces différentes stations ont été réalisées par le service connaissance et gestion du Parc national de la Vanoise. Elles attestent de la vaste distribution et de l'importance des différentes populations de l'espèce en Tarentaise (Fig. 6). Celles-ci peuvent être évaluées, dans l'état actuel des connaissances, à 10 populations distantes les unes des autres d'au moins 500 m (et en général de plus d'un km), soit quatre populations situées à Champagny-en-Vanoise, trois aux Allues, deux à Pralognan-la-Vanoise et une à Tignes.

L'espèce a également été signalée dans le massif des Bauges sur la fiche ZNIEFF n°73070004 des Hautes-Bauges, et reprise dans différents documents de vulgarisation publiés par le Parc national de la Vanoise. Il s'agit d'une observation faite dans les années 1980 dans une mégaphorbiaie du ravin des Lanches sur le territoire de la commune d'École (73). Cette indication étonnante, dans un habitat atypique pour l'espèce, correspond vraisemblablement à une erreur d'identification : la Linnée boréale y aurait été confondue avec des plantes non fleuries de *Veronica serpyllifolia* subsp. *humifusa* (Dicks.) Syme (A. Mikolajczak, D. Jordan et V. Bonnet, comm. pers.).

Marciau (1989), dans sa synthèse des plantes rares et menacées en Région Rhône-Alpes, considère que la Linnée boréale est un taxon « en danger » dans le département de la Haute-Savoie, mais « non menacé » dans celui de la Savoie. L'espèce a toutefois été classée dans la catégorie « EN » (en danger d'extinction) lors de la récente révision de la liste des plantes menacées de France (UICN, FCBN et MNHN 2012).

En conclusion, les prospections faites en 2015 dans le cadre de cette étude ont permis de retrouver la Linnée boréale dans ses différentes stations. Elle y est abondamment présente dans la station historique (n° 1) de Tignes, où elle s'étend sur une amplitude altitudinale allant de 1950 (au niveau de la source) jusqu'à 2050 m (au-dessus du sentier de Grande Randonnée). De même, dans la station n° 2, elle a été observée dans les quatre sous-stations ou populations du bois des Caves, du barrage hydroélectrique (station historique), du bois de la Taillette et du plan de Leschaux. Dans la troisième station, à Pralognan-la-Vanoise, l'espèce n'a pu être observée que sur deux petites zones de quelques m² situées à proximité du sentier. Dans la quatrième station, l'espèce était au contraire très abondante et avait abondamment fleuri. Dans la cinquième station (RNN du plan de Tuéda) l'espèce était également largement présente dans les différentes sous-populations prospectées. Sa distribution jusqu'à une altitude de 2150 m dans des landes du versant nord-est du vallon du Fruit, où la présence de la Linnée boréale avait pu être attestée depuis quelques années par les agents du Parc, a été précisée lors de notre visite du 20 août 2015.

DIVERSITÉ GÉNÉTIQUE DE L'ESPÈCE EN VANOISE

Cette partie de l'étude a fait l'objet d'un article spécifique, publié dans une revue spécialisée (Gaudeul *et al.* 2019). Nous n'en reprenons donc ici que les principaux aspects des objectifs, de la méthode et des résultats obtenus.

OBJECTIFS DE L'ÉTUDE

Un travail très intéressant sur la diversité génétique de la Linnée boréale en Europe a été publié par Ada Wroblewska (2013). Elle a pris en compte 22 populations européennes de la sous-espèce *L. borealis* subsp. *borealis*, distribuées en Russie (sept populations), Scandinavie (quatre populations), Pologne (quatre populations), dans les Alpes (cinq populations,

dont une, celle des Allues, de Vanoise en France) et en Écosse (deux populations). L'étude fait état d'une diversité génétique de Néi (= H , qui exprime la probabilité pour que deux gènes tirés au hasard dans une population soient différents) variable au sein des populations (H variant de 0,041 à 0,129), mais celle-ci n'apparaît pas plus faible dans les populations isolées et en limite d'aire que dans celles situées au centre de l'aire de répartition de l'espèce (Russie, Scandinavie). La population des Allues apparaît comme la deuxième valeur la plus forte et traduit ainsi une diversité génétique relativement élevée.

Notre principal objectif a été d'approfondir ces connaissances et de déterminer, pour les différentes stations de Vanoise, si les plantes d'un même site (correspondant à une « population ») sont des clones, c'est-à-dire sont identiques génétiquement, ou si l'on peut détecter de la variabilité génétique au sein des populations. Ce paramètre est important car la variabilité génétique des populations détermine la capacité des plantes à se reproduire (l'espèce étant auto-incompatible), ainsi que leurs capacités d'adaptation à de potentiels changements environnementaux.

Il est connu que la Linnée boréale se reproduit d'une part par reproduction sexuée, qui génère des plantules génétiquement distinctes de leur plante mère, mais également beaucoup par reproduction végétative qui ne produit au contraire pas de « nouveauté génétique ». Nous ignorons par contre l'importance relative de ces deux modes de reproduction dans les populations du Parc national de la Vanoise.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Afin de répondre à cette question, diverses techniques génétiques sont envisageables. Ces techniques varient principalement par leur coût, la nécessité d'une phase plus ou moins longue et délicate de mise au point, et le niveau d'information généré. Nous avons choisi de mettre en œuvre la technique des AFLP, car elle présente l'avantage de ne pas requérir de connaissance préalable sur le génome ciblé, d'être relativement aisée à mettre en œuvre et de produire un grand nombre de marqueurs génétiques (donc une résolution importante). De plus, les marqueurs génétiques produits sont répartis sur l'ensemble du génome et fournissent donc une vision globale sur le génome des plantes étudiées. Par contre, un inconvénient de cette méthode est que les profils génétiques générés sont très sensibles aux conditions expérimentales et que tous les échantillons doivent donc être traités simultanément au laboratoire.

Le principe de la méthode est de « digérer » le génome grâce à des enzymes de restriction qui « coupent » l'ADN en des sites précis, définis par une séquence d'ADN de quatre à six paires de bases. Pour chaque plante (aussi appelée « individu »), l'ensemble des fragments ainsi générés fournit une « empreinte génétique » qui peut ensuite être comparée à celle d'autres plantes. Au sein d'un site, deux plantes ayant la même empreinte génétique seront considérées comme appartenant à un même clone. Les analyses statistiques permettent également d'estimer la variabilité génétique globale trouvée au sein de chaque site, et de quantifier la différen-

ciation génétique entre sites (c'est-à-dire, à quel point les sites sont différents les uns des autres, quels sont les sites les plus proches ou les plus distincts génétiquement). Ces informations apportent des indications intéressantes car, si des priorités de conservation doivent être établies, on aura souvent tendance à privilégier des populations génétiquement distinctes afin de conserver une variabilité génétique maximale au sein de l'espèce. Protéger des populations renfermant plus de diversité aura également l'avantage de maximiser cette variabilité, mais les populations les moins diverses sont celles qui pourraient s'éteindre le plus rapidement, et qui nécessiteraient donc des mesures de protection à court terme. Compte tenu du caractère relictuel de toutes les populations de Vanoise et de leur nombre limité, il semble souhaitable d'œuvrer pour la préservation de chacune d'entre elles, ce qui permettra de suivre leur devenir au regard de leur diversité génétique.

L'échantillonnage populationnel de feuilles en silica-gel, durant l'été 2015 est indiqué dans le Tableau 1.

CONCLUSIONS DE L'ÉTUDE GÉNÉTIQUE

Cette étude, reposant sur le typage de 93 marqueurs AFLP sur 102 individus provenant de huit populations de *L. borealis* du Parc national de la Vanoise, a permis de mettre en évidence les résultats suivants (Gaudeul *et al.* 2019) :

- malgré la propagation clonale fréquemment documentée chez cette espèce, et ponctuellement confirmée par notre étude, la majorité des échantillons représentent des individus génétiquement distincts. Cela indique que l'espèce se reproduit également assez largement par reproduction sexuée ;
- les individus d'une même population sont plus proches génétiquement que des individus de populations distinctes. Cela peut s'expliquer par :
 - de la propagation clonale, peu fréquente mais pouvant avoir lieu sur des distances spatiales relativement élevées (> 10 ou 20 m) ;
 - l'espèce étant auto-incompatible, de la reproduction sexuée répétée entre individus apparentés ;
- Les niveaux de diversité génétique les plus élevés apparaissent dans les populations des Allues-A3 (Vallon du Fruit) et de Champagny-C3 (Bois de la Taillette), et les moins élevés dans les populations de Tignes (T1 et T3) ;
- les populations de Tignes (T1 et T3) sont très proches génétiquement l'une de l'autre, ceci étant sans doute dû à leur proximité géographique, et sont les plus distinctes par rapport aux autres populations étudiées. Les populations des Allues (A2 et A3) ainsi que celles de Champagny-C4 et Pralognan-P2 semblent également plus proches entre elles qu'avec les autres populations ;
- globalement, le niveau de différenciation génétique est relativement élevé, suggérant de faibles flux de gènes, au moins entre vallées ;
- la Linnée boréale devrait donc être incluse dans les programmes de suivi à long terme de la flore de la Vanoise, en prenant soin d'y inclure des populations à forte et faible variabilité génétique.

TABEAU 1. — Échantillonnage des stations de *Linnaea borealis* L. pour l'étude génétique.

	Station	Population	Nombre d'échantillons
A2	Les Allues	Bois Marin (partie supérieure)	17
A3	Les Allues	Vallon du Fruit	13
C2	Champagny-en-Vanoise	Barrage EDF	10
C3	Champagny-en-Vanoise	Bois de la Taillette	16
C4	Champagny-en-Vanoise	Plan de Leschaux	12
P2	Pralognan-la-Vanoise	Portetta	9
T1	Tignes	Au-dessus du sentier	17
T3	Tignes	Source tufeuse	8
Total			102

BIOLOGIE DE LA REPRODUCTION DE L'ESPÈCE

DONNÉES GÉNÉRALES

Plusieurs études de la fin du XIX^e et du début du XX^e siècle ont été consacrées à la morphologie, la physiologie et la biologie de la Linnée. C'est d'abord le botaniste suédois Wittrock (1883) qui a étudié la morphologie et l'anatomie de l'espèce. Le relais a ensuite été pris par Emil Giger, botaniste suisse, qui a consacré sa thèse d'exercice (Promotionsarbeit), soutenue en 1912 et rédigée en allemand, à l'étude de l'anatomie et de l'embryologie de la Linnée. Cette monographie remarquable de 79 pages, complétée par 11 planches de figures, avec 240 références bibliographiques, constitue encore, bien que datant de plus d'un siècle, une base de connaissances incontournable sur la Linnée boréale.

D'après les comptages réalisés, *Linnaea borealis* est une espèce tétraploïde, avec $2n = 4x = 32$ (Hagerup 1944). C'est une espèce pérenne, formant par reproduction végétative (stolons) des clones qui peuvent conduire à des tapis étendus de l'espèce, jusqu'à 10 mètres de long (Eriksson 1988 ; Niva 2003). La fragmentation de ces individus permet une reproduction végétative très active de l'espèce.

La floraison de l'espèce est assez abondante, comme en attestent de remarquables photographies présentant parfois des centaines d'individus en fleurs. D'après la bibliographie, elle a lieu en général au cours des mois de juillet et août. En Vanoise, d'après Labroche & Schermesser (2006), la floraison démarre dès la fin juin dans la station la plus basse en altitude (Bois des Caves) et se poursuit jusqu'à la mi-août pour les stations des plus hautes altitudes. La durée de la floraison au sein d'une population semble s'étaler sur plusieurs semaines (4 ou 5 ?), puisque nous avons observé à la mi-août 2013 en Vanoise des individus en fleurs et d'autres en phase de fructification au sein d'une même population. La bibliographie fait également état dans certains territoires d'une deuxième floraison pouvant se produire à la fin de l'été (Wittrock 1883 ; Sernander 1895), mais celle-ci n'a pas été mentionnée en Vanoise.

La fécondation est réalisée par des insectes, principalement des diptères et des hyménoptères (Scobie & Wilcock 2009). La reproduction sexuée conduit à la production d'un fruit sec présentant trois loges, avec un ovule dans chaque loge, mais une seule graine est produite par fruit suite à l'avortement des autres ovules (Ridley 1930). Giger (1912) signale que la fructification de l'espèce est abondante dans certaines régions comme la Scandinavie, la Russie ou l'Engadine, alors que des fruits mûrs ne sont que rarement produits dans d'autres territoires, comme le Valais ou le nord de l'Allemagne.

Le fruit est entouré par deux bractées ovales couvertes de poils glanduleux. L'abscission du fruit a lieu sous les bractées et celles-ci donnent alors aux fruits la possibilité, grâce à ces poils glanduleux, de se « coller » sur la fourrure de mammifères ou le plumage d'oiseaux, permettant une dissémination zoochore à longue distance (Zabel 1876; Giger 1912; Ridley 1930; Lusby 1994). En Scandinavie, selon Ridley (1930) et Ericson (1977), des fruits ont été observés sur des Lièvres variables (*Lepus timidus* Linnaeus, 1758) et des Lagopèdes des saules (*Lagopus lagopus* (Linnaeus, 1758)). Giger (1912) estime, sur la base de ses observations, que les graines conservent leur capacité de germination pendant une longue durée, au moins trois années, alors que Grandström (1982) considère que la Linnée ne forme pas de banque de graines persistante. La germination des graines dans la nature semble être plutôt rare. Giger (1912) écrit qu'il ne l'a jamais observée. Ericson (1977) précise que cette germination n'a été observée en quantité que sur des sols perturbés.

Les différents stades de la germination ont été décrits par Giger (1912), malheureusement sans illustrations. Il indique que la germination en culture débute au bout d'une dizaine de jours. Toutefois McLean (1967), qui a étudié les conditions de germination de l'espèce en Colombie britannique, n'a pas obtenu de germination sans stratification, mais il indique qu'une stratification de 60 jours à 1°C a permis une germination d'environ 78 % des graines. C'est d'abord l'ébauche de la racine qui sort de l'extrémité de la graine, puis les deux feuilles cotylédonaire ovales. Elles sont suivies la première année par les deux feuilles primaires, qui ressemblent déjà aux feuilles de la plante. Au cours de la deuxième année se développe un rameau avec deux à quatre entre-nœuds, présentant des bourgeons. D'autres rameaux d'assimilation et de fructification apparaissent la troisième année. Très peu d'informations sont données dans la littérature sur les conditions de la germination.

Lusby (1994) mentionne que l'espèce est auto-fertile. Toutefois les travaux menés par Wilcock & Jennings (1999) et Wilcock (2002) ont montré que l'espèce est en fait principalement auto-incompatible, nécessitant une pollinisation croisée entre génotypes différents pour produire des graines viables. Ainsi l'absence ou la rareté de production de graines fertiles dans certaines régions pourrait s'expliquer par la faible variabilité génétique des populations concernées. L'extension de l'espèce dans ces régions résulterait alors d'une production active de stolons, conduisant à des clones du même génotype qui peuvent persister longtemps, même si des graines ne sont pas produites ou ne conduisent pas à la germination de nouveaux individus.

PROTOCOLE DES ÉTUDES DE GERMINATION DE GRAINES RÉALISÉES

La récolte des graines pour les études de germination est une phase très délicate, car si elle est effectuée trop tôt les plantes ne sont pas mûres et si on tarde trop à vouloir les récolter, elles risquent d'être tombées et ne sont plus récupérables du fait de leur petite taille (Fig. 7). La période la plus favorable pour cette récolte de graines a été la fin du mois d'août et le tout début de septembre.

Ces études de germination des semences ont été réalisées par la Banque de Graines du MNHN.

Comme *Linnaea borealis* se développe souvent en compagnie de *Vaccinium myrtillus* L., qui est un indicateur de sol d'épaisseur « intermédiaire », un protocole de culture identique à celui des *Vaccinium myrtillus* a été proposé. Il a fallu utiliser des containers suffisamment larges et profonds pour recevoir les semis afin de garder une certaine profondeur de sol et de maintenir sa fraîcheur. Chaque container a été posé avec une exposition mi-ombre et recouvert d'une protection contre les agressions (oiseaux, chats, mais aussi avec une barrière chimique contre limaces et escargots).

Préparation des fruits ou graines avant semis

Dès réception des graines (Fig. 8), celles-ci ont été placées au congélateur à -18°C.

Préparation du sol

Le mélange terreux a été préparé avec de la terre de bruyère à pH 4 à 5,5 additionnée de sable de Loire (acide environ entre 5 et 10 % du volume de terre) pour le drainage et éviter ainsi le compactage de la terre.

Un container a été attribué pour chaque lot afin d'éviter les mélanges des origines des graines. Chaque container a été rempli par de la pouzzolane, d'abord grossière puis plus fine et complété par le mélange de terre de bruyère préparé.

Semis

Avant semis, chaque lot de graines ou infrutescence a d'abord été observé au binoculaire et compté. Afin d'avoir le moins de perte possible, il est préférable de semer les infrutescences entières, la taille de celles-ci étant minuscule. Cette observation a permis d'établir un diagnostic sur la qualité des graines reçues (maturité), tant sur le plan morphologique que sur le plan physiologique mais aussi parasitaire.

Dans un deuxième temps, les graines ou fruits ont été disposés en carrés et alignés, de façon à pouvoir les repérer et observer leur réaction à la levée. Un repérage par un petit tuteur bambou permet de les voir plus facilement.

Tous les lots ont été semés en même temps (Fig. 9), de façon à pouvoir les comparer les uns par rapport aux autres. Un journal de bord, comprenant la date du semis et les jours d'observation, a été tenu pour les arrosages réalisés à l'eau de pluie (si possible non calcaire).

Une très fine couche de terreau passé au tamis a permis de stabiliser les graines au moment des arrosages. La plante n'apprécie que les sols très acides (pH 4 à 5,5) comme la terre

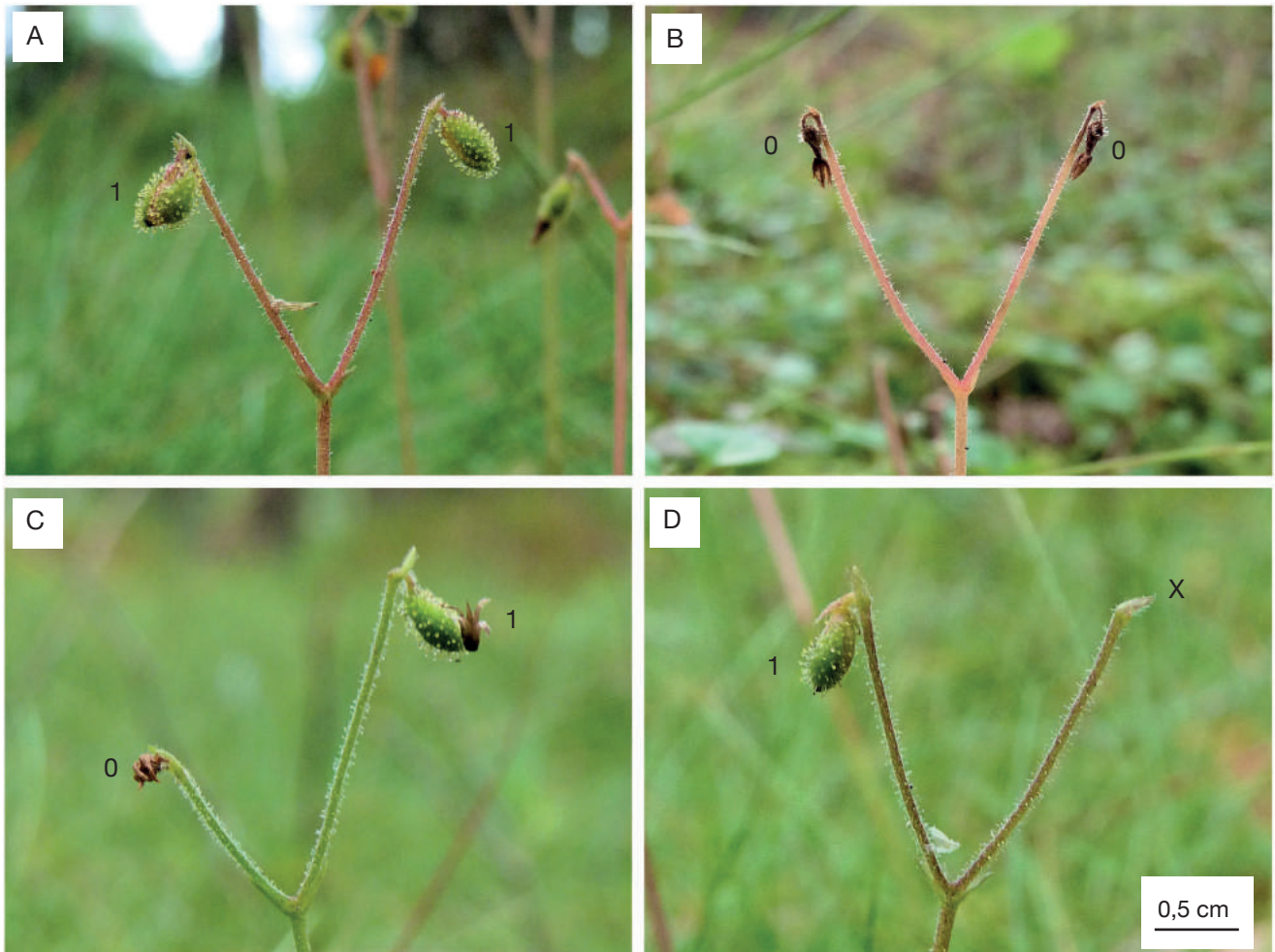


FIG. 7. — Planche de fruits de Linnée boréale photographiées dans le Parc national Cairngorms (en Écosse). Abréviations : 1, fruit ; 0, ovaire avorté ; X, manquant (fruit possible ou ovaire avorté). Crédit photo : A. Scobie.



FIG. 8. — Fruits de Linnée boréale (*Linnaea borealis* L.) récoltées à Miquelon (à gauche) et aux Allues (à droite). Crédits photos : Y. Pauthier.



FIG. 9. — Semis de lots de graines de Linnée boréale (*Linnaea borealis* L.) dans les containers. Crédit photo : Y. Pauthier.



FIG. 10. — Dispositif de germination des graines de Linnée boréale (*Linnaea borealis* L.) à la banque de graines de la DGD Musées, Jardins botaniques et zoologiques du MNHN. Crédit photo : Y. Pauthier.

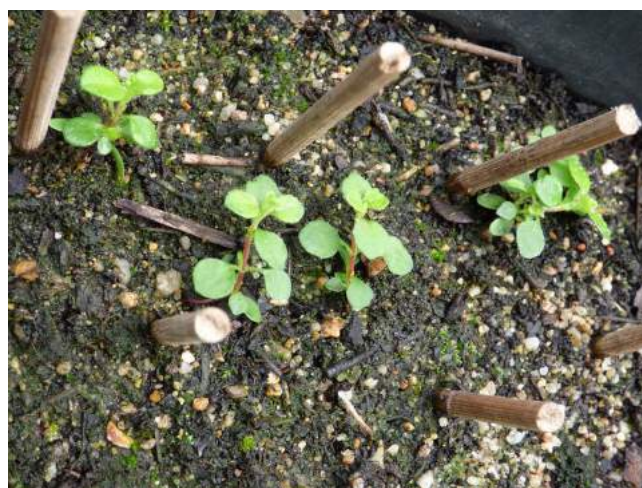


FIG. 11. — Quatre germinations de Linnée boréale (*Linnaea borealis* L.). Crédit photo : Y. Pauthier.

de bruyère, et suffisamment drainés. Elle se plaît sous un soleil direct léger, ou à mi-ombre même assez dense. Elle doit être à l'abri des vents secs et des fortes chaleurs.

Les graines ont été semées sous tunnel à température extérieure, afin d'éviter les intempéries lourdes comme les grosses pluies qui risqueraient de perturber le semis. Les pots ont été replacés en extérieur, avec exposition à l'ombre portée d'un mur, pour lui garantir une certaine fraîcheur au niveau de la température et de l'évaporation du sol (Fig. 10). Pendant les fortes chaleurs, les pots sont restés sous tunnel avec un arrosage automatique par pulvérisation.

RÉSULTATS OBTENUS EN 2016

Les résultats des germinations en 2016 sont présentés dans le Tableau 2.

En 2015/2016, les semis ont concerné trois collectes de Vanoise, qui ont été comparées avec une récolte des Alpes suisses et un lot de graines (séparé en deux au vu du grand nombre de graines) en provenance de l'archipel de Saint-Pierre-et-Miquelon (Amérique du Nord) comme témoin. Les graines ont été semées le 17 novembre 2015. Aucune germination n'a été constatée dans les populations alpines. Seules les graines de la forêt de Mirande (Saint-Pierre-et-Miquelon) ont germé au printemps 2016 (Fig. 11).

TABLEAU 2. — Résultats des germinations de Linnée boréale (*Linnaea borealis* L.) en 2016.

Numéro du lot	Lieu de collecte	Commune	Lieu de collecte	Date de collecte et collecteur	Nbre de graines germées en 2016
lot n°1 18 fruits	Vanoise	Les Allues	RNN du Plan de Tuéda 1	20 août 2015 S. Muller	0
lot n°2 60 fruits	Vanoise	Pralognan-la-Vanoise	Station Rive droite Combe sous le Hameau de la Croix	1er septembre 2015 C. Gotti	0
lot n°3 6 fruits	Vanoise	Pralognan-la-Vanoise	Réserve naturelle du Plan de Tuéda 1	04 septembre 2015 K. Renaud D. Bonnevie	0
lot n°4 49 fruits	Alpes suisses	Genève (Suisse)	JB Le Bourg	septembre 2015 E. Zwanger CJB Genève	0
lot n°5 A 60 fruits	Miquelon	Forêt boréale de Mirande	Chemin des Bœufs CA 47°03'53N,56°17'40W	septembre 2015 R. Etcheberry	28
lot n°5 B 76 fruits	Miquelon	Forêt boréale de Mirande	Chemin des Bœufs CA 47°03'53N,56°17'40W	septembre 2015 R. Etcheberry	41

TABLEAU 3. — Résultats des germinations de Linnée boréale (*Linnaea borealis* L.) en 2017

Numéro du lot	Lieu de collecte	Commune	Lieu de collecte et altitude	Date de collecte et collecteur	Nbre de graines germées le 15 juin 2017
lot n°1 20 fruits	Vanoise	Champagny-en-Vanoise (73)	Bois des Caves 1270 m	18 août 2016 F. Benoit	0
lot n°2 8 fruits	Vanoise	Champagny-en-Vanoise (73)	La Couaz 1470 m	18 août 2016 F. Benoit	2
lot n°3 7 fruits	Vanoise	Les Allues (RNN du plan de Tuéda)	Bois Marin 1820-1910 m	19 août 2016 F. Benoit	0
lot n°4 49 fruits	Vanoise	Les Allues (RNN du plan de Tuéda)	Bois Marin 1930 m	19 août 2016 F. Benoit	0
lot n°5 2 fruits	Vanoise	Pralognon-la-Vanoise	Bois d'Isertan 1660 m	24 août 2016 C. Gotti & F. Benoit	0
lot n°6 15 fruits	Vanoise	Champagny-en-Vanoise (73)	Nvle station 1710-1760 m	24 août 2016 C. Gotti & F. Benoit	1
Lot n°7 7 fruits	Vanoise	Champagny-en-Vanoise (73)	Taillette 1710 m	24 août 2016 C. Gotti & F. Benoit	1
Lot n°8 18 fruits	Vanoise	Pralognan la Vanoise	Montagne 1950 m	1er septembre 2016 F. Benoit & W. Blois	0
Lot n°9 45 fruits	Vanoise	Les Allues (RNN du plan de Tuéda)	Bois Marin	1er septembre 2016 F. Benoit & W. Blois	21
Lot n°10 20 fruits	Vanoise	Les Allues (RNN du plan de Tuéda)	Bois Marin	15 août 2016 K. Renaud	1
Lot n°11 188 fruits	Miquelon	Mirande	Chemin des Bœufs	septembre 2016 R. Etcheberry	57

RÉSULTATS OBTENUS EN 2017

Les résultats des germinations en 2017 sont présentés dans le Tableau 3.

En 2016/17, les semis ont concerné un plus grand nombre de populations de Vanoise, puisque ce sont 10 populations qui ont été échantillonnées, avec une récolte de comparaison en provenance de Saint-Pierre-et-Miquelon. Les récoltes en Vanoise ont été réalisées entre le 18 août et le 1er septembre 2016 et les graines ont été semées le 17 novembre 2016. Les résultats font état de quelques germinations pour certaines populations de Champagny, mais surtout d'une très bonne germination (21/45, soit 46%) pour un lot de graines récolté le 1^{er} septembre dans le bois Marin (RNN du plan de Tuéda). Ces résultats attestent de la capacité

de germination des graines de ces localités de Vanoise. Les dates et protocoles de récoltes et de semis seraient sans doute encore à améliorer.

Des récoltes de graines ont également été effectuées début septembre 2017 en différents sites de la station de la Réserve naturelle nationale du Plan de Tuéda et ont fait l'objet de semis à l'automne dans le jardin de la banque de semences du MNHN à Paris dans les mêmes conditions que les deux années précédentes en vue d'étudier leur germination en 2018. Malheureusement les conditions de sécheresse et de chaleur à Paris au printemps 2018 ont conduit à une très mauvaise germination des graines et à la perte rapide des rares semis, ne permettant d'obtenir aucune plantule de l'espèce.

De nouvelles récoltes de graines et d'autres expérimentations dans différentes conditions devraient être envisagées, en particulier *in situ*.

PHYTOSOCIOLOGIE DE L'ESPÈCE

DONNÉES BIBLIOGRAPHIQUES

Dans la chaîne alpine

Mis à part les quelques données incomplètes figurant dans les rapports de Jullian (1994) et de Labroche & Schermesser (2006), aucun relevé phytosociologique n'a encore été publié pour les stations de *Linnaea borealis* de Vanoise. En particulier, l'espèce ne figure dans aucun des relevés de pessières publiés par Gensac (1964, 1967, 1970).

Toutefois des études phytosociologiques de stations de Linnée boréale ont été réalisées dans d'autres territoires de la chaîne alpine. Les premiers relevés phytosociologiques de groupements à Linnée boréale ont été publiés dans le travail remarquable de Braun-Blanquet *et al.* (1954) sur les groupements végétaux du Parc national suisse en Engadine. *Linnaea borealis* y apparaît principalement dans des relevés du *Piceetum subalpinum* subass. *myrtilletosum*, au sein d'une variante à *Linnaea borealis* (relevés réalisés entre 1350 et 1870 m), ainsi que dans une variante à *Linnaea borealis* du *Rhodoreto-Vaccinietum* subass. *cembretosum* (cinq relevés de cette variante entre 1850 et 1930 m).

Ce sont ensuite les botanistes italiens qui étudient les stations découvertes dans la région du Trentino (Pedrotti 1963), où l'espèce se développe dans les mêmes habitats du *Piceetum subalpinum* (trois relevés à *L. borealis* entre 1350 et 1450 m) et du *Rhodoreto-Vaccinietum cembretosum* (cinq relevés entre 1650 et 1750 m), puis dans le Parc national dello Stelvio, où elle apparaît dans les deux mêmes habitats (Pedrotti 1966).

Dans les Alpes orientales (Carinthie et Styrie), l'espèce a été découverte dans des habitats de landes à *Rhododendron* rattachés au *Rhododendretum ferruginei* Rübel 1911 (Ernet & Franz 2011).

En Scandinavie et dans le nord de l'Europe

En Scandinavie, l'espèce est inféodée à des pineraies (voir Dierssen 1996; Kielland-Lund 1981, 1994). Steffen (1931) présente des relevés d'une association de pineraies à *Avenella flexuosa* (L.) Drejer en « Prusse orientale », dans laquelle apparaît *Linnaea borealis* en compagnie de *Vaccinium vitis-idaea* L., *Melampyrum pratense* L. et des hypnacées classiques. Plus récemment, Ciosek *et al.* (2015) publient quelques relevés rattachés aux associations de pineraie du *Peucedano-Pinetum* et de forêt mixte du *Quercus roboris-Pinetum*.

En Sibérie

Ermakov & Makhtakov (2011) décrivent les groupements végétaux forestiers de Sibérie de l'Ouest. *Linnaea borealis* y est mentionné comme une espèce caractéristique des forêts de la classe des *Vaccinio-Piceetea*. L'espèce apparaît fréquemment dans les relevés du *Rubus arctici-Abietetum sibiricae* et du *Pino sibiricae-Abietetum sibiricae*, deux associations dominées par

Pinus sibirica Du Tour, *Picea obovata* Ledeb., *Larix sibirica* Ledeb. et *Abies sibirica* Ledeb. et rattachées à deux alliances différentes, mais toutes deux intégrées dans l'ordre des *Piceetalia excelsae* et la classe des *Vaccinio-Piceetea*.

RELEVÉS PHYTOSOCIOLOGIQUES RÉALISÉS ET INTERPRÉTATION

15 relevés phytosociologiques ont été réalisés dans les différentes stations de Linnée boréale en Tarentaise (Tableau 4). Ces relevés ont été effectués au cours de la deuxième décennie de la mois d'août (entre le 11 et le 20 août 2015) de manière assez rapide, à l'occasion du prélèvement de feuilles pour l'étude génétique. Leur objectif n'était pas de réaliser des inventaires floristiques exhaustifs des communautés végétales, mais de caractériser les différents habitats de l'espèce. La nomenclature utilisée est celle de *Flora Gallica* (Tison & de Foucault 2014).

Ces relevés ont en commun un cortège floristique d'éricacées acidiphiles (*Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *V. uliginosum* subsp. *microphyllum* (Lange) Tolm., *Rhododendron ferrugineum* L., *Empetrum nigrum* subsp. *hermaphroditum* (Hagerup) Böcher, accompagné d'autres espèces acidiphiles notoires (*Saxifraga cuneifolia* subsp. *robusta* D. A. Webb, *Avenella flexuosa* (L.) Drejer, *Luzula sylvatica* subsp. *sieberi* (Tausch) K. Richt., *Melampyrum sylvaticum* L., etc.) et d'une strate bryophytique très homogène (*Rhytidiadelphus triquetrus* (Hedw.) Warnst., *Pleurozium schreberi* (Willd. ex Brid.) Mitt., *Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp., *Ptilium crista-castrensis* (Hedw.) De Not., etc.).

Dans quelques stations ce cortège acidiphile est accompagné d'espèces à caractère plus neutrophiles. Mais *Dryas octopetala* L. n'a jamais été observé dans la même communauté végétale que *Linnaea borealis*, même si dans certains sites (Tignes et La Croix), les deux espèces sont présentes à quelques mètres l'une de l'autre, dans le contexte de mosaïques de végétation.

C'est en fait surtout la strate arborescente qui distingue ces habitats à Linnée boréale. Celle-ci permet de distinguer quatre grands types d'habitats :

- la pessière acidiphile à *Vaccinium* (correspondant aux stations de Champagny et Pralognan), qui peut être rattachée à l'association du *Piceetum subalpinum* subass. *myrtilletosum* décrite par Braun-Blanquet dans le Parc national suisse en Engadine ;
- la cembraie acidiphile à *Vaccinium* et *Rhododendron* (forêt de la RNN du plan de Tuéda). Cette forêt, qui a subi une sur-exploitation au cours de la dernière guerre, est en cours de reconstitution dynamique. Cet habitat de la Linnée boréale, correspondant à la sous-association du *Rhodoreto-Vaccinietum cembretosum*, a également été identifié pour des stations suisses et italiennes de Linnée boréale (Braun-Blanquet *et al.* 1954; Pedrotti 1963) ;
- le mélézin acidiphile à *Vaccinium* et *Rhododendron* dans la station de Tignes. L'histoire de cette forêt et la dynamique du peuplement ligneux nécessiteraient des investigations complémentaires. Cette forêt est-elle climacique ou correspond-elle à un peuplement pionnier ? Dans ce cas, va-t-elle évoluer vers une pessière ? L'Épicéa y est peu présent actuellement et aucune dynamique d'une telle évolution n'est perceptible. Ce groupement peut être rapproché de

TABEAU 4. — Tableau phytosociologique des relevés à *Linnaea borealis* L. réalisés en Vanoise. Espèces présentes dans un seul relevé : Dans C5 : *Neottia cordata* (L.) Rich. (1). Dans A3 : *Salix glaucosericea* Flod. (+), *Gentiana punctata* L. (+), *Silene vulgaris* (Moench) Garcke (+), *Imperatoria ostruthium* L. (+), *Anthriscus nitida* (Wahlenb.) Hazsl. (+), *Festuca melanopsis* Foggi, Gr. Rossi & Signorini (1). Dans P3 : *Salix myrsinifolia* Salisb. (+), *S. appendiculata* Vill. (+), *S. retusa* L. (+), *Cotoneaster integerrimus* Medik. (+), *Clematis alpina* (L.) Mill. (+), *Soldanella alpina* L. (+), *Anemone alpina* subsp. *alpina* L. (+), *Campanula rotundifolia* L. (+).

Commune	Champagny-en-Vanoise						Pralognan-la-Vanoise			Les Allues			Tignes		
N° des relevés	C1	C2	C3	C4	C5	C6	P1	P2	P3	A1	A2	A3	T1	T2	T3
Date des relevés en 2015	12-8	12-8	12-8	12-8	12-8	17-8	19-8	19-8	19-8	20-8	20-8	20-8	11-8	11-8	11-8
Surface (en m²)	50	50	25	50	50	50	2	4	50	50	50	50	50	50	50
Exposition	WNW	WNW	WNW	N	N	NNE	N	N	NNW	NNW	N	NE	N	N	N
Pente (en %)	10	10	10	30	40	25	30	10	20	25	25	40	25	25	20
Altitude (en mètres)	1270	1270	1270	1470	1670	2040	1690	1690	1950	1730	1890	2100	2010	1980	1950
Strate arborescente															
<i>Picea abies</i> (L.) H.Karst.	2	2	2	3	3	–	2	2	1	–	1	–	–	–	–
<i>Pinus cembra</i> L.	–	–	–	–	–	–	–	–	–	2	2	–	–	–	–
<i>Larix decidua</i> Mill.	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	2	2	2
Strate arbustive															
<i>Larix decidua</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	2	2
<i>Picea abies</i>	+	1	1	2	1	1	–	1	2	+	–	–	–	–	–
<i>Sorbus aucuparia</i> L.	+	1	+	1	+	–	1	+	1	+	+	–	+	+	–
<i>Lonicera caerulea/nigra</i> L.	–	+	–	1	–	1	1	+	1	–	+	1	+	–	+
<i>Pinus cembra</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	1	–	–	–	–
<i>Alnus alnobetula</i> (Ehrh.) K. Koch	–	–	–	+	–	1	–	–	–	+	+	–	–	–	–
<i>Juniperus communis</i> L.	–	–	–	–	–	1	–	–	1	–	1	1	–	–	1
<i>Betula pendula</i> Roth	–	+	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Strate herbacée															
<i>Linnaea borealis</i>	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1
<i>Vaccinium myrtillus</i> L.	2	2	3	3	4	2	3	1	3	3	3	2	3	4	4
<i>Vaccinium vitis-idaea</i> L.	3	3	2	1	2	2	1	2	2	3	2	2	2	2	3
<i>Rhododendron ferrugineum</i> L.	–	+	1	–	+	2	2	–	1	3	2	4	3	3	+
<i>Vaccinium uliginosum</i> subsp. <i>microphyllum</i> (Lange) Tolm.	–	–	–	–	–	4	–	–	3	–	+	3	1	–	–
<i>Avenella flexuosa</i> (L.) Drejer	+	1	1	+	1	2	–	–	+	1	1	1	1	1	–
<i>Luzula sylvatica</i> subsp. <i>sieberi</i> (Tausch) K. Richt.	+	+	1	+	–	1	–	–	–	–	–	1	+	1	–
<i>Hieracium</i> cf. <i>murorum</i>	+	+	–	+	+	+	–	+	–	–	–	–	+	–	–
<i>Empetrum nigrum</i> subsp. <i>hermaphroditum</i> (Hagerup) Böcher	–	–	–	–	–	2	–	–	1	–	1	1	+	+	–
<i>Melampyrum sylvaticum</i> L.	2	3	2	–	–	1	–	2	+	–	–	+	–	–	–
<i>Saxifraga cuneifolia</i> subsp. <i>robusta</i> D.A.Webb	+	1	–	–	–	–	1	1	1	–	–	–	2	2	–
<i>Homogyne alpina</i> (L.) Cass.	–	–	–	+	+	2	–	–	+	–	–	+	–	–	–
<i>Orthilia secunda</i> (L.) House	+	+	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–
<i>Oxalis acetosella</i> L.	–	–	–	2	2	–	+	–	–	–	1	–	–	–	–
<i>Dryopteris dilatata</i> (Baker) C. Chr.	–	–	–	1	1	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Lycopodium annotinum</i> L.	–	–	–	+2	–	–	+	–	2	–	–	–	–	–	–
<i>Huperzia selago</i> (L.) Bernh. ex Schrank & Mart.	–	–	–	–	–	+	+	–	–	–	+	–	–	–	–
<i>Gymnocarpium dryopteris</i> (L.) Newman	–	–	–	2	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Polystichum lonchitis</i> (L.) Roth	–	–	–	+	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–
<i>Astrantia minor</i> L.	–	–	–	+	–	–	–	–	1	–	–	+	–	–	–
<i>Sorbus chamaemespilus</i> (L.) Crantz	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	+	–	–	–
<i>Rubus idaeus</i> L.	–	–	–	+	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Platanthera</i> sp. Rich.	+	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Melampyrum catalaunicum</i> Freyn	2	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–

TABLEAU 4. — Suite.

Commune	Champagny-en-Vanoise						Pralognan-la-Vanoise			Les Allues			Tignes		
N° des relevés	C1	C2	C3	C4	C5	C6	P1	P2	P3	A1	A2	A3	T1	T2	T3
Date des relevés en 2015	12-8	12-8	12-8	12-8	12-8	17-8	19-8	19-8	19-8	20-8	20-8	20-8	11-8	11-8	11-8
Surface (en m ²)	50	50	25	50	50	50	2	4	50	50	50	50	50	50	50
Exposition	WNW	WNW	WNW	N	N	NNE	N	N	NNW	NNW	N	NE	N	N	N
Pente (en %)	10	10	10	30	40	25	30	10	20	25	25	40	25	25	20
Altitude (en mètres)	1270	1270	1270	1470	1670	2040	16 90	1690	19 50	1730	1890	2100	20 10	1980	1950
<i>Luzula nivea</i> (Nathh.) DC.	+	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Prenanthes purpurea</i> L.	+	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Geranium sylvaticum</i> L.	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	1	1
<i>Rubus saxatilis</i> L.	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	1
<i>Rosa pendulina</i> L.	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	+
<i>Achillea millefolium</i> L.	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	+
Strate bryo-lichénique															
<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i> (Hedw.) Warnst.	2	3	3	2	1	1	1	–	1	2	2	1	3	2	3
<i>Hylocomium splendens</i> (Hedw.) Schimp.	4	3	3	2	1	1	4	5	3	4	2	3	2	3	2
<i>Pleurozium schreberi</i> (Willd. ex Brid.) Mitt.	1	1	2	2	1	3	–	+	3	2	2	2	1	3	2
<i>Ptilium crista-castrensis</i> (Hedw.) De Not.	–	–	–	2	4	+	–	–	–	2	–	1	–	–	–
<i>Polytrichum formosum</i> Hedw.	–	–	–	1	–	–	1	–	–	1	–	–	–	–	–
<i>Rhytidiadelphus loreus</i> (Hedw.) Warnst.	1	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Dicranum scoparium</i> Hedw.	–	–	–	–	–	–	–	+	–	1	–	–	–	–	–
<i>Cladonia</i> sp. Hill ex P. Browne	–	–	–	–	–	2	–	–	–	–	1	–	–	–	–
<i>Cetraria</i> sp. Ach.	–	–	–	–	–	1	–	–	1	–	–	–	–	–	–

la « variante à *Larix decidua* » du *Rhodoreto-Vaccinietum cembretosum*, identifié dans le Parc national suisse par Braun-Blanquet *et al.* 1954 ;

– la rhodoraie subalpine à *Vaccinium*, au-delà de la limite supérieure de la forêt, donc à partir d'environ 2000 m à Champagny et aux Allues. Dans les Alpes orientales (Styrie), l'espèce a été découverte dans des habitats identiques de landes à *Rhododendron* rattachés à l'association du *Rhododendretum ferruginei* (Ernet & Franz 2011).

ÉCOLOGIE DE L'ESPÈCE

Sur le plan écologique, l'espèce est considérée comme typique des substrats acides et oligotrophes (Rameau *et al.* 1993).

Au niveau de la lumière, alors que la Flore forestière française (Rameau *et al.* 1993) la considère comme une « espèce d'ombre », Eriksson (1988) estime que l'ombrage intense conduit à la régression voire la mort de l'espèce, mais que celle-ci nécessite toutefois un faible ombrage (voir aussi Broome *et al.* 2003). En Pologne, Traczyk (1967) note que les spécimens de l'espèce qui poussent à la lumière ont une meilleure vitalité que ceux qui poussent à l'ombre dans une communauté du *Pino-Quercetum*, en forêt de Kampinos (Pologne). De même, Glazek (1969) mentionne le développement de coussins denses de Linnée dans des conditions

de forte insolation dans des forêts du *Pino-Quercetum* et du *Vaccinio-Pinetum* en Pologne centrale. Niva *et al.* (2006) ont montré de manière expérimentale des modifications morphologiques (augmentation de la fréquence des ramifications) consécutives à l'élévation de l'intensité lumineuse au niveau de leur habitat.

En Savoie, l'espèce est considérée par les forestiers comme « liée aux peuplements fermés ou clairiérés » (ONF 2006). Le guide des sylvicultures de montagne (CEMAGREF *et al.* 2006) préconise de ce fait, pour les stations de Linnée boréale, de « maintenir le couvert du peuplement supérieur à 60 % ». Dans le plan de révision pour la période 2004-2018 de l'aménagement forestier de la forêt communale de Champagny-en-Vanoise (ONF 2005), il est indiqué pour la parcelle 21 de cette forêt (qui abrite une station de Linnée boréale) que « la sylviculture pratiquée (futaie jardinée) est compatible avec la préservation de cette espèce ». La Linnée boréale est par ailleurs mentionnée aux États-Unis comme étant très sensible au feu dans des forêts de *Pinus banksiana* Lamb. (McLean 1969 ; Whittle *et al.* 1997).

Les observations de l'année 2015 en Tarentaise ont permis de noter la présence de la Linnée depuis des altitudes de 1270 m (à la station du Bois des Caves à Champagny) jusqu'à 2150 m (observations de C. Gotti dans la RNN du plan de Tuéda), soit un gradient d'altitude de près de 900 m.

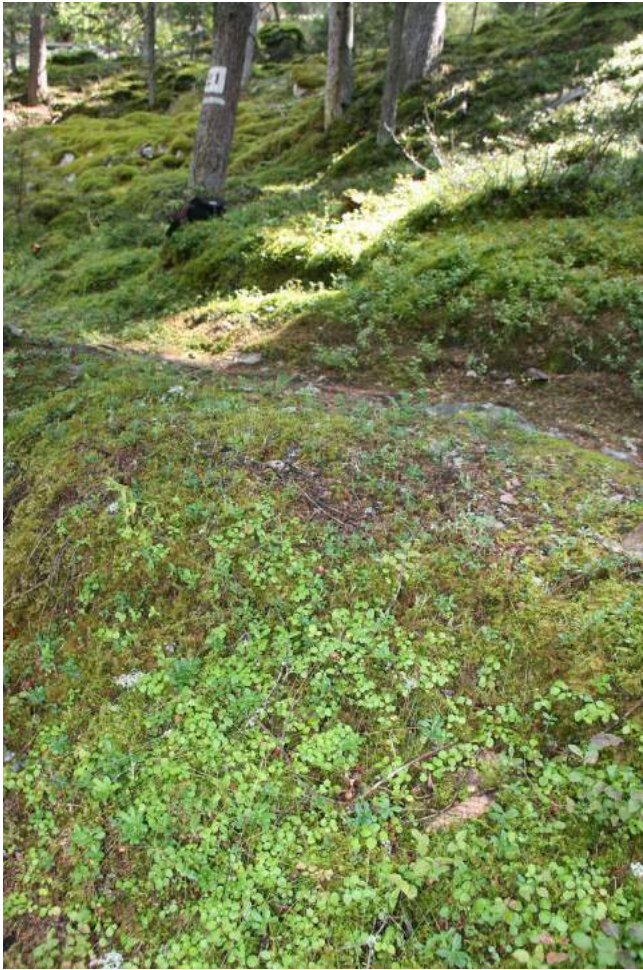


FIG. 12. — Station de Linnée boréale du Bois des Caves en forêt d'épicéas à l'étage montagnard à Champagny-en-Vanoise. Crédit photo : S. Muller.

Dans toutes ces stations, la Linnée apparaît à des expositions très majoritairement dirigées vers le nord et sur des pentes souvent fortes (pouvant correspondre à des éboulis ou chaos rocheux). Ce n'est que dans les populations de la station des Caves que l'orientation est à dominante ouest, en fait ouest-nord-ouest (Fig. 12).

Nous n'avons pas réalisé de prélèvement et d'analyse de sols, mais la composition floristique (dominance des *Vaccinium*) atteste d'un pH fortement acide dans toutes ces stations. Dans les stations du massif de la Portetta à Pralognan et de Tignes, la présence d'espèces à caractère davantage neutrophile traduit des conditions moins acides.

Concernant le facteur lumière, l'espèce se développe dans des peuplements forestiers relativement denses, mais ceux-ci sont souvent clairiérés par des chablis naturels. La Linnée apparaît également au-dessus de la limite de la forêt au moins dans deux stations (le plan de Leschaux à Champagny-en-Vanoise et le vallon du Fruit situé dans la RNN du plan de Tuéda aux Allues). Elle y apparaît alors sous le couvert d'éricacées (*Rhododendron* et *Vaccinium*), mais peut également s'y développer en pleine lumière à proximité de rochers (Fig. 13). L'espèce semble donc présenter une relative souplesse par rapport à ce facteur lumière.



FIG. 13. — Station de Linnée boréale du plan de Leschaux à l'étage subalpin à Champagny-en-Vanoise. Crédit photo : S. Muller.

LA QUESTION DE L'ORIGINE DES STATIONS FRANÇAISES DE LINNÉE BORÉALE

La Linnée boréale est habituellement considérée dans la chaîne alpine comme une espèce relictuelle des périodes glaciaires. Ainsi Pampanini (1903) considère que « sa distribution dans les Alpes est bien celle d'une plante arrivée durant une, peut-être la dernière, période interglaciaire ». Offner (1944) écrit de même que « il est vraisemblable que la présence de la Linnée dans l'Europe centrale remonte à l'ancienne extension glaciaire ». Deux hypothèses sont généralement envisagées, soit la persistance de l'espèce pendant les périodes glaciaires sur des « nunataks » (Jerosch 1903), soit sa migration postglaciaire à partir de zones refuges plus éloignées (Noack 1922). Tribsch & Schönschwetter (2003) considèrent que des études complémentaires sont encore nécessaires pour trancher entre ces deux hypothèses.

Cependant Saint-Lager (1904) constate pour les stations savoyardes que « la Linnée est apparue dans des bois où avaient été faites des plantations de Pins et de Sapins ». Il fait le parallèle avec les apparitions de *Goodyera repens* (L.) R. Br. dans des forêts du centre de la France suite à des plantations de conifères, en écrivant « quelques sujets de cette orchidée ayant été fortuitement mêlés aux mousses et autres herbes dont on avait entouré les fagots des jeunes plants d'arbres destinés au boisement » et il en conclut que « cette explication s'applique exactement au mode d'introduction en Savoie de la *Linnaea borealis*, car nous savons que dans les vallées méridionales du Valais où cette plante est assez commune, la *Linnaea* croît dans les bois à travers les Mousses ». Il ajoute toutefois : « afin de juger définitivement la valeur de cette explication, il importerait de faire une enquête relativement à la provenance des plants d'arbres avec lesquels ont été faits les boisements dans les localités où est apparue la *Linnaea borealis* ».

Cette hypothèse n'est pas dénuée de fondements pour les stations de Haute-Savoie, car l'apparition de cette espèce dans des plantations de conifères a été mentionnée dans différents territoires. Ainsi Oberdorfer (2001) écrit à propos de *Linnaea borealis* en Allemagne : « im nördlichen Tiefland gelegentlich

verschleppt adventiv». Du fait de la présence de l'espèce dans des forêts assez jeunes et des possibilités de transport des fruits par des oiseaux migrateurs en provenance de Scandinavie (où l'espèce est commune), Weberling (1966) considère en effet que les stations du nord de l'Allemagne ne peuvent pas être considérées comme des relicttes glaciaires. Müller-Stoll *et al.* (1962) estiment de même qu'à l'ouest de l'aire de distribution naturelle de la Linnée boréale (par exemple dans la Lünebourg Heide ou au Schleswig-Holstein), des stations de l'espèce ont été introduites avec les plantations de Pin sylvestre et que même dans le Brandebourg, certaines stations du Fläming et du Prignitz doivent être considérées comme secondaires. Déjà auparavant, le mode de dissémination zoochore de l'espèce avait conduit les auteurs néerlandais à considérer que les populations de l'espèce dans ce territoire devaient être récentes (Weevers 1929). Dans leur présentation des groupements végétaux des Pays-Bas, Westhoff & den Held (1975) classent ainsi l'espèce parmi les «néophytes» de ce territoire, de même que *Neottia cordata* et *Goodyera repens*, présentes dans des forêts rattachées à la classe des *Vaccinio-Piceetea*. En Écosse, Welch (2003) considère de même que la Linnée boréale a été introduite dans de nombreuses stations de basse altitude avec des plantations de conifères.

Toutefois ces apparitions sont généralement temporaires, l'espèce y ayant une existence éphémère. Il est ainsi possible, voire probable que certaines stations françaises, et en particulier celles de Haute-Savoie où l'espèce a disparu, résultent d'une introduction involontaire et temporaire de l'espèce, associée à des plantations de conifères. Pour celles de Savoie dans le Parc national de la Vanoise, pour la plupart plus étendues (avec de nombreuses «sous-populations») et qui se maintiennent depuis leurs découvertes il y a plusieurs décennies, voire plus d'un siècle pour certaines d'entre elles, une origine ancienne post glaciaire, concomitante à celles des forêts de conifères ou rhodoraies dans lesquelles elles se développent, paraît vraisemblable, d'autant que les espèces arctico-alpines sont nombreuses dans le massif de la Vanoise.

IMPACT POTENTIEL DU CHANGEMENT CLIMATIQUE

Dans les îles Britanniques, la Linnée boréale a été classée parmi les espèces potentiellement sensibles au changement climatique par Berry *et al.* (2001). Ces auteurs ont établi (dès 2001 !) des modèles de simulation de la distribution de l'espèce aux échéances 2020 et 2050 sous deux scénarios, un scénario de faible changement et un scénario de fort changement climatique, qui montrent une contraction, plus forte pour un changement climatique plus important, de l'aire de distribution de l'espèce dans les îles Britanniques.

En France, les études et modélisations réalisées sur l'impact du changement climatique sur la flore (Thuiller 2003 ; Bodin 2010 ; Bertrand 2012) n'ont pas pris en compte la Linnée boréale, du fait sans doute de sa trop grande rareté et surtout de l'absence d'études précises sur son écologie.

En Vanoise, nous avons vu que la Linnée se développe sur une large gamme altitudinale, allant de 1270 m à plus de

2100 m, correspondant donc à une large amplitude climatique (températures, précipitations).

La station du Bois des Caves à Champagny, qui est la station de Linnée boréale la plus basse en altitude pour la vallée de la Tarentaise (1270 m) et qui, de plus, est située en exposition WNW, donc dans des conditions les plus «thermophiles» par rapport aux autres populations de l'espèce, semble *a priori* la plus vulnérable face à une élévation de température. Elle pourrait ainsi constituer une «station sentinelle», sur laquelle un suivi de la dynamique des populations et de la biologie de la reproduction de l'espèce pourrait être mis en place. La station du Bois de la Taillette, située dans le même vallon du Doron de Champagny, mais davantage en altitude (vers 1650-1700 m) et en exposition plein nord, pourrait constituer une «station témoin», *a priori* moins sensible que celle du Bois des Caves par rapport au réchauffement climatique.

PROTECTION DE L'ESPÈCE

La Linnée boréale avait été incluse dans la première édition du livre rouge de la flore menacée de France, avec une fiche rédigée par Trottereau (1995a). Dans la première évaluation de la flore vasculaire menacée de la France métropolitaine (UICN France *et al.* 2012), elle avait été classée dans la catégorie EN (= espèce en danger d'extinction). Au vu des données récentes, elle a été reclassée dans la catégorie VU (= espèce vulnérable), ce qui semble plus conforme à l'état des lieux présenté dans la partie «Distribution de la Linnée boréale en France» (UICN France *et al.* 2018). Cette espèce bénéficie par ailleurs d'un statut de protection stricte en France depuis 1982 (Danton & Baffray 1995).

Cette espèce est en outre protégée par la convention alpine, convention adoptée le 7 novembre 1991, dans le cadre du protocole «protection de la nature et entretien des paysages» signé par la France en décembre 1994, puis ratifié et entré en application sur le territoire alpin français le 11 octobre 2005.

L'espèce est de même protégée dans les îles Britanniques, où elle a bénéficié d'un plan d'action pour la biodiversité («Biodiversity Action Plan»), l'équivalent des «Plans Nationaux d'Action» (PNA) français (Broome *et al.* 2003).

Alors qu'aucune des stations de Haute-Savoie n'a plus été retrouvée depuis plus de 50 ans, celles de Savoie, toutes localisées en Tarentaise dans la zone d'adhésion du Parc national de la Vanoise, semblent, d'après nos observations, dans un relatif bon état de conservation, à l'exception peut-être de celles de la forêt d'Iseran à Pralognan-la-Vanoise ou plusieurs pointages datant des années 1980 n'ont pas été revus en 2014.

La vaste station de Tuéda est située dans une Réserve naturelle nationale créée par décret ministériel le 12 juillet 1990 et gérée par l'établissement public du Parc national de la Vanoise. La conservation de cette espèce est un des objectifs principaux du plan de gestion de la Réserve et un suivi scientifique a été mis en place à cet effet. La forêt du Bois Marin de cette RNN présente une dynamique de colonisation ligneuse active, en particulier par le Pin cembro (*Pinus cembra* L.) (Dobremez & Eynard-Machet 1997). Si on ne

peut que se réjouir de la reconquête par cette espèce ligneuse des zones déboisées pendant la dernière guerre mondiale, il serait intéressant d'analyser plus en détail l'impact de la dynamique forestière du Pin cembro sur les populations de Linnée boréale. La réalisation il y a 20 ans d'un « état initial » de sa distribution dans cette réserve (Jullian 1994) devrait permettre, par rééchantillonnage des stations à l'occasion de la révision du plan de gestion de la RNN, d'analyser l'évolution de la distribution et de l'état de conservation de l'espèce dans cette RNN au cours des deux dernières décennies. Dobremez & Eynard-Machet (1997) ont estimé que la dynamique naturelle d'évolution vers une cembraie dense serait favorable à la Linnée, mais cette hypothèse devra être vérifiée au vu des connaissances sur l'influence de la lumière sur le développement de la Linnée.

Toutes les autres stations de Tarentaise sont situées dans des forêts communales soumises au régime forestier. La station du Bois des Caves à Champagny avait été menacée en 2002 par la réalisation d'une piste d'exploitation forestière, dont le tracé initial devait passer sur la station de Linnée boréale. L'intervention de Madame Clémence Obino, qui avait découvert cette station, relayée par les services du Parc national de la Vanoise, a heureusement permis d'éviter la destruction de cette population, la plus basse en altitude de Savoie. Le traitement forestier de la forêt communale de Champagny-en-Vanoise en futaie jardinée (ONF 2005) devrait permettre de prendre toutes les précautions nécessaires à la conservation des populations de l'espèce lors de l'exploitation forestière afin de ne pas impacter directement les stations et prévoir le renouvellement progressif des peuplements. Le classement en série d'intérêt écologique des parcelles concernées (parcelle 3, 9 et 21) lors du prochain aménagement forestier, voire en Réserve Biologique (si la commune y est favorable), permettrait de garantir une attention particulière et les précautions nécessaires à la préservation de ces stations. Toutes les localisations des stations ont maintenant été transmises aux services forestiers, afin d'en garantir la protection et ces stations sont signalées comme éléments remarquables du patrimoine naturel dans les documents d'aménagement forestier (Leclerc & Millot 1998).

CONCLUSIONS SUR L'ÉTAT DE CONSERVATION DES POPULATIONS DE *L. BOREALIS* EN VANOISE

La Linnée boréale, espèce protégée en France, possède dans l'aire optimale d'adhésion du Parc national de la Vanoise la totalité de ses stations françaises métropolitaines actuellement connues. Au nombre de cinq ensembles de stations, constitués de dix populations éloignées les unes des autres de plus de 500 m, celles-ci sont toutes localisées dans des espaces protégés par un statut de Réserve naturelle nationale ou dans des forêts soumises au régime forestier.

Alors que l'espèce a disparu (ou n'a plus été retrouvée) dans ses diverses stations mentionnées en Haute-Savoie, celles de Savoie, toutes situées dans la vallée de la Tarentaise en Vanoise, ne semblent pas présenter de signe de régression depuis leurs découvertes remontant pour les plus anciennes à plus d'un

siècle, sauf peut-être celle de la forêt d'Isertan, où le maintien des diverses populations découvertes serait à confirmer. Au contraire, les prospections menées par les agents du Parc, en particulier dans la RNN du plan de Tuéda, ont encore permis d'étendre au cours des dernières années son aire de distribution dans cette RNN. L'existence d'autres populations, ou au moins de « stations-satellites » en périphérie des populations connues, est très vraisemblable.

L'espèce présente une floraison assez abondante en début d'été dans les différentes stations. Par contre les observations faites en 2015 ont montré une fructification faible, voire quasi nulle dans certaines stations de basse altitude, qui pourrait être la conséquence des fortes températures et de la sécheresse du mois de juillet de cette année. Cette fructification nécessiterait un suivi pluriannuel précis. Les expérimentations de germination réalisées sur des graines récoltées en 2015 et 2016 ont de même donné un faible taux de germination, en particulier par comparaison avec les graines récoltées les mêmes années dans l'archipel de Saint-Pierre-et-Miquelon en Amérique du Nord, qui ont présenté, dans les mêmes conditions, une germination bien plus abondante. Des expérimentations de semis contrôlés *in situ* ou dans des conditions environnementales similaires aux stations d'origine des graines, apporteraient davantage d'informations sur les capacités germinatives des populations. L'étude génétique a cependant montré une bonne variabilité génétique de la Linnée au sein des populations du Parc national de la Vanoise. Les faibles résultats des fructifications et des germinations résulteraient donc plutôt des conditions climatiques actuelles peu favorables au renouvellement des populations par reproduction sexuée et germination, mais cette hypothèse nécessiterait des compléments d'investigations pour être confirmée. Il serait par exemple intéressant de tester des semis *in situ* ainsi qu'au laboratoire sous différentes conditions de température et de luminosité, notamment en conditions simulant différents stades de réchauffement climatique.

La Linnée boréale a été évaluée comme étant une espèce sensible au changement climatique par des études réalisées sur ses populations écossaises, où divers scénarios d'élévation des températures ont établi par modélisation des réductions prévisibles de son aire de distribution. La vaste amplitude altitudinale (près de 900 m de gradient) des stations de Linnée en Vanoise atteste toutefois d'une certaine adaptation de l'espèce à une variabilité climatique dans les Alpes. La station de plus basse altitude et d'exposition la plus thermophile du bois des Caves à Champagny-en-Vanoise correspond aux conditions les plus « chaudes » de développement de l'espèce en Vanoise et serait donc logiquement la plus sensible au réchauffement climatique. Il n'y avait en effet aucune fructification de l'espèce en 2015, alors que des graines ont pu y être récoltées en 2016. Cette station, très facile de repérage et d'accès du fait de sa proximité avec un sentier, pourrait ainsi être utilisée, par comparaison avec d'autres populations du vaste ensemble de Champagny, comme « population sentinelle » par rapport à l'impact du changement climatique sur cette espèce dans les décennies à venir.

Remerciements

Les auteurs adressent leurs remerciements chaleureux à toutes les personnes qui les ont aidées pour la réalisation de cette étude, en particulier à Mmes et MM. Claude Vion (ancien maire de Pralognan-la-Vanoise) et Jean-Paul Bergeri (conservateur des archives du diocèse de Moutiers) pour les recherches dans les archives, Christian Ries (Musée d'histoire naturelle de Luxembourg), Isabelle Arpin (IRSTEA Grenoble) et Deborah Kohn (Royal Botanic Garden Edinburgh) pour les données bibliographiques, Sylvie Serve (Herbier de Chambéry), Matthieu Lefebvre (Muséum d'histoire naturelle de Grenoble), Caroline Loup (Herbier de Montpellier), Carine Denjean (Herbier des Conservatoire et Jardin botaniques de Nancy), Pierre-André Loizeau et Laurent Gautier (Conservatoire et Jardin botanique de Genève) pour les recherches dans les herbiers, Christopher C. Wilcock (Université d'Aberdeen) et Andy R. Scobie (Cairngorms National Park) pour les données sur la biologie et l'écologie de l'espèce en Écosse, les agents du Parc national de la Vanoise (Félix Benoit, Danièle Bonnevie, Nicolas Gomez, Christophe Gotti, Karine Renaud, Frantz Storck) pour la recherche de localités et la récolte des graines de l'espèce, ainsi qu'Esther Zwanger (Conservatoire & Jardin botanique de Genève) et Roger Etcheberry (Saint-Pierre-et-Miquelon) pour les collectes de graines de Linnée boréale dans d'autres territoires. Enfin les auteurs remercient vivement les deux évaluateurs de cet article, Véronique Bonnet et Denis Jordan, pour leur lecture attentive du manuscrit et leurs propositions très pertinentes de corrections et de compléments.

Cet article constitue la synthèse d'un programme de recherche mené en 2015, avec compléments en 2016 et 2017, dans le cadre d'un partenariat scientifique entre le Muséum national d'histoire naturelle et le Parc national de la Vanoise.

RÉFÉRENCES

- AESCHIMANN D., LAUBER K., MOSER D. M. & THEURILLAT J. P. 2004. — Flora alpina, vol. 2. Bern, Stuttgart, Wien: Haupt Verlag. 1188 p.
- BARBEY W. 1881. — Le *Linnaea borealis* L. appartient-il à la flore française? *Bulletin de la Société botanique de France* 28: 272-274. <https://doi.org/10.1080/00378941.1881.10828019>
- BEIJERINCK W. 1929. — *Linnaea borealis* L. (Het Linnaeus Klokje). *De Levende Natuur* 34: 113-123.
- BEIJERINCK W. 1930. — In ons land gerijpte vruchten van *Linnaea borealis* L. *De Levende Natuur* 35: 160-162.
- BENOIST R. 1962. — Les botanistes de Savoie. *Bulletin de la Société Botanique de France* 108, suppl. 2: 113-123. <https://doi.org/10.1080/00378941.1961.10838087>
- BERRY P. M., VANHINSBERG D., VILES H. A., HARRISON P. A., PEARSON R. G., FULLER R. J., BUTT N. & MILLER F. 2001. — Impacts on terrestrial environments, in HARRISON P. A., BERRY P. M. & DAWSON T. P. (éds), *Climate Change and Nature Conservation in Britain and Ireland: Modelling natural resource responses to climate change (the MONARCH project)*. UKCIP Technical Report, Oxford: 43-150.
- BERTRAND R. 2012. — Réponse spatio-temporelle de la végétation forestière au réchauffement climatique. Évaluation du remaniement de la végétation et caractérisation de l'effet des facteurs écologiques et géographiques le modulant à l'échelle de l'espèce et des communautés. Thèse de doctorat, AgroParisTech, École doctorale RP2E, Nancy, 310 p.
- BLASZCZYK H. 1965. — *De Linnaeae borealis* L. novo loco natali in Tarris. *Fragmenta Floristica et Geobotanica* 11 (4): 535-536. [en polonais, avec résumé latin].
- BODIN J. 2010. — *Observed changes in mountain vegetation of the Alps during the XXth century. Role of climate and land-use changes*. Binational Doctoral thesis, Université Henri Poincaré, Nancy 1 et Gottfried Wilhelm Leibniz Universität Hannover, 210 p.
- BRAUN-BLANQUET J., PALLMANN H. & BACH R. 1954. — *Pflanzensoziologische und bodenkundliche Untersuchungen im schweizerischen Nationalpark und seinen Nachbargebieten. II. Vegetation und Böden der Wald- und Zwergstrauchgesellschaften (Vaccinio-Piceetalia)*. Nationalpark-Museum, Chur, 200 p.
- BRIQUET J. 1893. — Trois plantes nouvelles pour la flore française. *Bulletin de l'Herbier Boissier* 1: 417-424.
- BRIQUET J. 1900. — Compte-rendu de l'excursion botanique faite les 8, 9 et 10-8-1899 par la société murithienne au vallon de Novel, au col de Lavanex, au Gramont et dans le vallon de Tanay. *Bulletin de la Murithienne du Valais* fasc. XXVIII.
- BROOKER R., BRITTON A., GIMONA, A., LENNON J. & LITTLEWOOD N. 2011. — Literature review: species translocations as a tool for biodiversity conservation during climate change. *Scottish Natural Heritage Commissioned Report No.440*.
- BROOME A., QUIN C., TROUT R., POULSON E. & MAYLE B. 2003. — Research in support of the UK Biodiversity Action Plan: forest management and priority species. *Forest Research Annual Report and Accounts 2004*: 112-125.
- CAMUS J. 1904. — Herbier des Alpes de la Savoie offert à l'impératrice Joséphine par Joseph-Louis Bonjean. *Revue savoissienne*, 45^e année 167-177.
- CANDOLLE A. P. DE 1815. — *Flore française ou descriptions succinctes de toutes les plantes qui croissent naturellement en France, disposées selon une nouvelle méthode d'analyse et précédées par un exposé des principes élémentaires de la botanique*. 3^{ème} édition, Tome V ou 6^{ème} volume, contenant 1300 espèces non décrites dans les 5 premiers volumes, Chez Desray, Paris, 662 p.
- CEMAGREF, CRPF RHÔNE-ALPES & ONF 2006. — *Guide des sylvicultures de montagne*. CEMAGREF, Saint-Martin d'Hères, 289 p.
- CHABERT A. 1899. — Souvenirs d'antan. *Bulletin de l'herbier Boissier* 7: 829-868.
- CHARPIN A. & JORDAN D. 1989. — Évolution de la flore haut-savoyarde (1958-1988). *Le Monde des Plantes* 435: 3-9.
- CHARPIN A. & JORDAN D. 1990/92. — Catalogue floristique de la Haute-Savoie. *Mémoires de la Société Botanique de Genève* 2 (1): 1-182 et 2 (2): 183-565.
- CIOSEK M. T., KRECHOWSKI J., SIKORSKI R., TRĘBICKA A. & PIÓREK K. 2015. — The Twinflower (*Linnaea borealis* L.) in the northern part of the Południowopodlaska Lowland. *Leśne Prace Badawcze* 76 (2): 113-121. <https://doi.org/10.1515/frp-2015-0011>
- COSTE H. 1901/06. — Flore descriptive et illustrée de la France de la Corse et des contrées limitrophes. Klincksieck, Paris, 3 volumes, XXXVI+416/627/VII+807. Rééditée en 1937 (Librairie des Sciences et des Arts, Paris).
- DANTON P. & BAFFRAY M. 1995. — *Inventaire des plantes protégées de France*. Nathan, Paris, 296 p.
- DIERSSEN K. 1996. — *Vegetation Nordeuropas*. Stuttgart, E. Ulmer. 838 p.
- DOBREMEZ J.-F. & EYNARD-MACHET R. 1997. — Histoire de l'occupation des sols, cycles du carbone et biodiversité dans la Réserve Naturelle du Plan de Tuéda (Savoie, France). *Revue de géographie alpine* 85: 27-37.
- DURAFOUR A. 1905. — Excursion botanique en Tarentaise, Maurienne et Mont-Cenis du 3 au 15 août 1904. *Bulletin de la Société des Naturalistes de l'Ain* 16: 48-70.
- ERICSON L. 1977. — The influence of voles and lemmings on the vegetation in a coniferous forest during a 4-year period in northern Sweden. *Wahlenbergia* 4: 1-121.
- ERIKSSON O. 1988. — Variation in growth rate in shoot populations

- of the clonal dwarf shrub *Linnaea borealis*. *Holarctic Ecology* 11: 259-266. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1988.tb00808.x>
- ERMAKOV N. & MAKHATKOV I. 2011. — Classification of northern boreal dark coniferous forests of the west Siberian plain. *Annali di Botanica* 1 (2011): 29-36.
- ERNET D. & FRANZ W. R. 2011. — Das Moosglöckchen, *Linnaea borealis* (Linnaeaceae), neu für die Steiermark. Mit Anmerkungen zur Gesamtverbreitung und zu den Vorkommen dieser Art in den Alpen. *Joannea Botanik* 9: 23-48.
- FORNACIARI G. 1965. — La *Linnaea borealis* L. nel versante occidentale del Parco Nazionale dello Stelvio. *Giornale Botanica Ital.* 71 (6): 544-551. <https://doi.org/10.1080/11263506409440471>
- FOURNIER P. 1940. — *Les quatre flores de France, Corse comprise (générale, alpine, méditerranéenne, littorale) : manuel botanique d'excursions*. Chez l'auteur, Poinson-les-Grancey, 1093 p.
- FRITSCH R. 1971. — L'étonnante flore de Pralognan-la-Vanoise. Une station de *Linnaea borealis* trouvée dans le massif de la Portetta. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Savoie* 27: 12-16.
- FRITSCH R. 1976. — Une cinquième station de Linnée boréale découverte en Savoie le 29 juillet 1976. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Savoie* 77: 11-23.
- GAUDEUL M., DELAHAYE T. & MULLER S. 2019. — AFLP markers show low levels of clonal propagation and high genotypic diversity in the rare, southernmost populations of *Linnaea borealis* L. (Caprifoliaceae). *Genetica* 147: 79. <https://doi.org/10.1007/s10709-019-00054-6>
- GENSAC P. 1964. — Les pessières de Tarentaise. Etude phytogéographique et pédologique. *Documents pour la carte de végétation des Alpes* 2: 119-166.
- GENSAC P. 1967. — Les forêts d'épicéa de Moyenne-Tarentaise. *Revue Générale de Botanique* 74: 425-528.
- GENSAC P. 1970. — Les pessières de Tarentaise comparées aux autres pessières alpestres. *Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH, Stiftung Rübel, in Zürich* 43: 104-139.
- GENSAC P. 1974. — Catalogue écologique des plantes vasculaires du Parc National de la Vanoise et des régions limitrophes. *Travaux scientifiques du Parc National de la Vanoise* 4: 1-232.
- GIGER E. 1912. — *Linnaea borealis, eine monographische Studie*. ETH Zürich, Zürich, 92 p. <https://doi.org/10.3929/ethz-a-000091166>
- GLAZEK T. 1969. — Ecological characterization of localities of *Linnaea borealis* L. in the forest district of Cmielow (the piedmont of Ilza, Malopolska Upland, Central Poland). *Fragmenta Floristica et Geobotanica* 15 (3): 333-341 [en polonais, avec résumé anglais].
- GOOD R. D'O., BAKER E. G. & NORMAN C. 1924. — News plants from Central Africa. *The Journal of Botany* 62: 332-335.
- GRANSTRÖM A. 1982. — Seed banks in five boreal forest stands originating between 1810 and 1963. *Canadian Journal of Botany* 60: 1815-1821. <https://doi.org/10.1139/b82-228>
- GRENIER J.-CH. & GODRON D. A. 1848-1856. — Flore de France, ou Description des plantes qui croissent naturellement en France et en Corse. Impr. J.-B Baillière, Besançon, 3 volumes: I (1848), 766 p.; II (1850-53), 760 p.; III (1855-56), 779 p.
- HAEUPLER H. & SCHÖNFELDER P. (éds.) 1988. — *Atlas der Farn- und Blütenpflanzen der Bundesrepublik Deutschland*. Stuttgart, Eugen Ulmer, 768 p.
- HAGERUP O. 1944. — Notes on some boreal polyploids. *Hereditas* 30: 152-160. <https://doi.org/10.1111/j.1601-5223.1944.tb03306.x>
- HESS H. E., LANDOLT E. & HIRZEL R. 1972. — *Flora der Schweiz und angrenzender Gebiete. Band 3: Plumbaginaceae bis Compositae*. Birkhäuser, Basel, 876 p.
- HRYNIEWIECKI B. 1932. — Dispersion géographique de quelques plantes rares en Pologne et en Lituanie. *Acta Societatis Botanicae Poloniae* suppl. 9: 317-346.
- HULTÉN E. & FRIES M. 1986. — *Atlas of North European vascular plants north of the tropic of cancer*. 3 Vol. Koeltz Scientific Books, Königstein, 1172 p.
- JEROSCH M. C. 1903. — *Geschichte und Herkunft der Schweizerischen Alpenflora. Eine Übersicht über den gegenwärtigen Stand der Frage*. Verlag Wilhelm Engelmann, Leipzig, 253 p.
- JORDAN D. 2015. — *La flore rare ou menacée de Haute-Savoie*. Asters, CBNA eds. Naturalia Publications, Turriers, 512 p.
- JULLIAN L. 1994. *Linnaea borealis* L. dans la réserve naturelle du plan de Tuéda. Rapport Parc national de la Vanoise, 16 p. + annexes.
- KIELLAND-LUND J. 1981. — Die Waldgesellschaften SO-Norwegens. *Phytocoenologia* 9 (1/2): 53-250.
- KIELLAND-LUND J. 1994. — Syntaxonomy of Norwegian forest vegetation. *Phytocoenologia* 24: 299-310. <https://doi.org/10.1127/phyto/24/1994/299>
- KOHN D. & ENNOS R. 2000. — *Action Plan Research on Twinflower. Final Report*. Institute of Ecology and Resource Management, University of Edinburgh, Edinburgh, 42 p.
- KOHN D. & LUSBY P. 2004. — Translocation of twinflower (*Linnaea borealis* L.) in the Scottish Borders. *Botanical Journal of Scotland* 56: 25-37. <https://doi.org/10.1080/03746600408685065>
- LABROCHE A. & SCHERMESSE A. 2006. — *La Linnée boréale, cartographie, phytosociologie et mesures de gestion au Parc national de la Vanoise*. Rapport de stage de licence SNV, parcours Écologie-Aménagement, Université Paul Verlaine-Metz, juillet 2006, 32 p.
- LAMARCK J. B. DE & DE CANDOLLE A. P. 1805. — *Flore française ou descriptions succinctes de toutes les plantes qui croissent naturellement en France, disposées selon une nouvelle méthode d'analyse et précédées par un exposé des principes élémentaires de la botanique*. 3ème édition, tome IV. H. Agasse, Paris, 944 p.
- LAMARCK J. B. DE & DE CANDOLLE A. P. 1806. — *Synopsis Plantarum in flora gallica descriptorum*. Apud H. Agasse, Paris, 432 p.
- LE BRUN M. P. 1954. — Louis de Vergnes (1870-1953). *Bulletin de la Société Botanique de France* 101 (1): 145-148.
- LECLERC D. & MILLOT M. 1998. — Techniques pour une gestion multifonctionnelle durable des forêts de montagne : cas des Alpes en France et en Italie. *Revue Forestière Française*, n° spécial 67-81. <https://doi.org/10.4267/2042/5583>
- LE GALLO C. 1949. — Esquisse générale de la flore vasculaire des îles St-Pierre et Miquelon, suivie d'un supplément sur les algues marines. *Contributions de l'Institut Botanique de l'Université de Montréal* 65: 84.
- LE GALLO C. 1954. — Les plantes vasculaires des îles St-Pierre et Miquelon. *Le Naturaliste Canadien* 81 (5): 105-132, (6/7) : 149-164, (8/9): 181-196, (10/11): 203-242.
- LUSBY P. 1994. — *Linnaea borealis* L., in STEWART A., PEARMAN D. A., PRESTON C. D. (éds), *Scarce plants in Britain*. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough: 243.
- MCLEAN A. 1967. — Germination of forest range species from southern British Columbia. *Journal of Range Management* 20: 321-322.
- MCLEAN A. 1969. — Fire resistance of forest species as influenced by root systems. *Journal of Range Management* 22: 120-122. <https://doi.org/10.2307/3896195>
- MAGNIN A. 1904. — Nouvelle localité de *Linnaea borealis*. *Archives de la flore jurassienne* n° 45-46 (5^e année): 55.
- MARCIAU R. 1989. — *Les plantes rares et menacées en région Rhône-Alpes : Base de données pour le suivi des espèces végétales sensibles*. Liste rouge. Muséum d'Histoire Naturelle de Grenoble, Grenoble, 127 p.
- MEYRAN O. 1898. — Sur la distribution géographique de quelques plantes alpines. *Annales de la Société Botanique de Lyon* 23: 25-50.
- MOREL C. 2013. — *Élaboration d'une stratégie méthodologique pour la mise en place de suivis de la flore patrimoniale dans le Parc national de la Vanoise et tests de la mise en application sur le terrain*. Rapport de stage de fin d'études, Spécialité Eau et Environnement, ENSIL, Limoges et Parc national de la Vanoise, 34 p.
- MÜLLER-STOLL W. R., FISCHER W. & KRAUSCH H. D. 1962. — Verbreitungskarten brandenburgischer Leitpflanzen. *Vierte Reihe. Wissenschaftliche Zeitschrift der pädagogischen Hochschule Potsdam, Mathematische-naturwissenschaftliche Reihe* 7 (1/2): 95-150.
- NIVA M. 2003. — *Life history strategies in Linnaea borealis*. Comprehensive Summaries of Uppsala Dissertations from the Faculty of Science and Technology. Acta Universitatis Upsaliensis,

- Uppsala, 23 p.
- NIVA M., SVENSSON B. M. & KARLSSON P. S. 2006. — Effects of light and water availability on shoot dynamics of the stoloniferous plant *Linnaea borealis*. *Ecoscience* 13 (3): 318-323. <https://doi.org/10.2980/i1195-6860-13-3-318.1>
- NOACK M. 1922. — Über die seltenen nordischen Pflanzen in den Alpen. Eine florensgeschichtliche Studie. *Mitteilungen der Botanischen Museum der Universität Zürich* 95: 1-288.
- NOWINSKI M. 1930. — Einer neuer Standort der *Linnaea borealis* L. bei Lezajsk. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae* 7: 463-466. [en polonais].
- OBERDORFER E. 2001. — *Pflanzensoziologische Exkursionsflora für Deutschland und angrenzende Gebiete*. 8. Auflage. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart, 1051 p.
- OFFNER J. 1944. — La linnée boréale, plante savoyarde. *Revue de Savoie* 1: 30-35.
- ONF 2005. — *Forêt communale de Champagny-en-Vanoise. Révision d'aménagement forestier (2004-2018), document pour consultation du public*. Office National des Forêts, Agence départementale de Savoie, Chambéry, 76 p.
- ONF 2006. — *Schéma régional d'aménagement de Rhône-Alpes*. Office National des Forêts, Direction territoriale Rhône-Alpes, Lyon, 158 p.
- PAMPANINI R. 1903. — *Essai sur la géographie botanique des Alpes et en particulier des Alpes Sud-orientales*. Thèse, Faculté des sciences de l'Université de Fribourg (Suisse). Fribourg, impr. Fragnière Frères, 215 p.
- PAYOT V. 1882. — *Florule du Mont Blanc ou guide du botaniste et du touriste sur les Alpes pennines*. Phanérogames. Éd. Sandoz & Thuillier, Neuchâtel/Genève, 291 p.
- PEDROTTI F. 1963. — La distribuzione della *Linnaea borealis* L. nel Trentino-Alto Adige con nuove stazioni per il Trentino. *Studi Trentini di Scienze Naturali* 40 (2): 149-165.
- PEDROTTI F. 1966. Associazioni dei *Vaccinio-Piceetea* del Parco Nazionale dello Stelvio. *Studi Trentini di Scienze Naturali* 42 (2): 202-210.
- PERRIER DE LA BÂTHIE E. 1917. — *Catalogue raisonné des plantes vasculaires de Savoie. Département de la Savoie et de la Haute-Savoie, plateau du Mont-Cenis*. Mémoires de l'Académie des Sciences, Belles-Lettres et Arts de Savoie 5ème série, tome IV – Léon Lhomme, Paris, 433 p.
- PETITMENGIN M. 1904. — Notes sur quelques nouveautés de la flore française. *Le Monde des Plantes* 30: 45-48.
- PIGNATTI S. 1982. — Flora d'Italia. Vol. 2. Edagricole, Bologna, 732 p.
- RAMEAU J. C., MANSION D., DUME G. 1993. — *Flore forestière française, guide écologique illustré. Tome 2 : montagnes*. Institut de développement Forestier, Paris, 2432 p.
- RAMAIN P. 1955. — Sur quelques cortinaires charnus et rares, nouveaux ou mal connus. *Cahiers des Naturalistes, Bulletin des Naturalistes Parisiens*, n.s. 11: 24-32.
- REUTER G. F. 1832. — *Catalogue détaillé des plantes vasculaires qui croissent naturellement aux environs de Genève, avec l'indication des localités et de l'époque de la floraison*. Librairie A. Cherbuliez, Genève, 138 p.
- RICHERMOZ F. & EMPRIN J. M. 1924. — *Personnel ecclésiastique du diocèse de Tarentaise du Concordat à la Séparation (1802-1906)*. Impr. de la Charité (Pierre-Rouge), Montpellier, 515 p.
- RIDLEY H. N. 1930. — *The dispersal of plants throughout the world*. L. Reeve & Co., Ltd, Lloyd's Bank Buildings, Ashford, Kent, 744 p.
- ROUY G. 1903. — *Flore de France ou description des plantes qui croissent spontanément en France, en Corse et en Alsace-Lorraine. Tome VIII*. G. Rouy, Asnières – Les fils d'Émile Deyrolle, Paris, 78 p.
- ROUY G. 1904. — Deux localités françaises pour le *Linnaea borealis* L. *Revue de botanique systématique et de géographie botanique* 2 (21): 149-150.
- ROUY G. 1908. — *Flore de France ou description des plantes qui croissent spontanément en France, en Corse et en Alsace-Lorraine. Tome X*. G. Rouy, Asnières – Les fils d'Émile Deyrolle, Paris, 404 p.
- SAINT-LAGER J. B. 1904. — À propos de *Linnaea borealis*. Compte-rendu de la séance du 4 octobre 1904. *Annales de la Société Botanique de Lyon* 29: 26-27.
- SAUSSURE H. B. DE 1779. — *Voyages dans les Alpes, précédés d'un essai sur l'histoire naturelle des environs de Genève. Tome 1*. Chez Louis Fauche-Borel, imprimeur du Roi, Neuchâtel, 451 p.
- SCOBIE A. R. & WILCOCK C. C. 2009. — Limited mate availability decreases reproductive success of fragmented populations of *Linnaea borealis*, a rare, clonal self-incompatible plant. *Annals of Botany* 103: 835-846. <https://doi.org/10.1093/aob/mcp007>
- SERNANDER R. 1895. — Studien über den Sprossaufbau von *Linnaea borealis* L. *Botanisches Centralblatt* 61: 246-255.
- SORDELLI F. 1905. — Note sur l'herbier des plantes de la Savoie offert par J.-L. Bonjean à l'impératrice Joséphine. *Revue savoisienne* 46: 84-86.
- STEFFEN H. 1931. — *Vegetationskunde von Ostpreussen*. Jena, G. Fischer Verlag, Leipzig, 389 p.
- SZWED W. 1993. — *Linnaea borealis* (Caprifoliaceae) in the massif of Babia Góra in the Western Carpathians. *Fragmenta Floristica et Geobotanica* 38 (1): 332-334. [en polonais, avec résumé anglais].
- THUILLER W. 2003. — *Impact des changements globaux sur la biodiversité en Europe : projections et incertitudes*. Thèse, Université Montpellier 2, Montpellier, 344 p.
- TISON J.-M. & DE FOUCAULT B. (coords.) 2014. — *Flora Gallica. Flore de France*. Biotopie, Mèze, 1196 p.
- TRACZYK H. 1967. — *Linnaea borealis* L. and *Botrychium multifidum* (Gm.) Rupr. in the Kampinos Forest (Central Poland). *Fragmenta Floristica et Geobotanica* 13 (3): 319-321. [en polonais, avec résumé anglais].
- TRIBSCH A. & SCHÖNSWETTER P. 2003. — Patterns of endemism and comparative phylogeography confirm palaeo-environmental evidence for Pleistocene refugia in the Eastern Alps. *Taxon* 52: 477-497.
- TROTTEREAU A. 1995a. — *Linnaea borealis*, in OLIVIER L., GALLAND J.-P. & MAURIN H. (éds), *Livre Rouge de la Flore menacée de France. Tome 1 : Espèces prioritaires*. Muséum National d'Histoire Naturelle, Service du Patrimoine Naturel, Conservatoire Botanique National de Porquerolles, Ministère de l'Environnement, Paris, 283 p.
- TROTTEREAU A. 1995b. — Les espèces végétales orophiles en limite d'aire dans le Parc national de la Vanoise et sa zone périphérique. *Travaux scientifiques du Parc national de la Vanoise* 19: 107-130.
- TSARYK I. V. & MALYNOS'KYI K. A. 1995. — Disintegration of *Linnaea borealis* L. population in stress situation. *Ukrayinskyyi Botanichnyi Zhurnal* 52: 379-383.
- TUTIN T. G., HEYWOOD V. H., BURGESS N. A., MOORE D. M., VALENTINE D. H. & WALTERS S. M. (éds.) 1964-1980. — *Flora Europaea*. Cambridge University Press, 5 tomes [*Linnaea*, tome 4, 1976, p. 45, by I.K. Ferguson].
- UICN FRANCE, FCBN & MNHN. 2012. — La Liste rouge des espèces menacées en France – Chapitre Flore vasculaire de France métropolitaine : premiers résultats pour 1000 espèces, sous-espèces et variétés. UICN, Paris, 34 p.
- UICN FRANCE, FCBN, AFB & MNHN. 2018. — *La Liste rouge des espèces menacées en France – Chapitre Flore vasculaire de France métropolitaine*. UICN, Paris, 32 p.
- WEBERLING F. 1966. — *Linnaea*, in WAGENITZ G. (éd.), *Hegi, Illustrierte Flora von Mitteleuropa*. Zweite, völlig neubearbeitete Auflage. Band VI/2, Lieferung 1. Carl Hanser, München: 50-58.
- WEBERLING F. 1981. — *Caprifoliaceae*, in ADEMA F. (éd). *Flora Neerlandica – Flora van Nederland. Vol. IV, 6*. Koninklijke Nederlandse Botanische Vereniging, Amsterdam: 35-58.
- WEEVERS TH. 1929. — Relikte oder pseudorelikte. Betrachtungen über die Dünenheiden der Nordseinseln. *Nederlandsh Kruidkundig Archief* 2: 130-148.
- WELCH D. 2003. — A reconsideration of the native status of *Linnaea borealis* L. (Caprifoliaceae) in lowland Scotland. *Watsonia* 24: 427-432.

- WELTEN M. & SUTTER H. C. R. 1982 — *Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen der Schweiz / Atlas de Distribution des Pteridophytes et des Phanerogames de la Suisse / Atlante della Distribuzione delle Pteridofite e Fanerogame della Svizzera*. Birkhäuser, Basel, 716 p. https://doi.org/10.1007/978-3-0348-7554-7_1
- WESTHOFF V. & DEN HELD A. J. 1975. — *Plantengemeenschappen in Nederland*. B.V.W.J. Thieme & Cie, Zutphen, 324 p.
- WHITTLE C. A., DUCHESNE L. C. & NEEDHAM T. 1997. — The impact of broadcast burning and fire severity on species composition and abundance of surface vegetation in a jack pine (*Pinus banksiana*) clear-cut. *Forest Ecology and Management* 94: 141-148. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(96\)03969-2](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(96)03969-2)
- WILCOCK C. C. 2002. — Maintenance and recovery of rare clonal plants: the case of the twinflower (*Linnaea borealis* L.). *Botanical Journal of Scotland* 54: 121-131. <https://doi.org/10.1080/03746600208685033>
- WILCOCK C. C. & JENNINGS S. B. 1999. — Partner limitation and restoration of sexual reproduction in the clonal dwarf shrub *Linnaea borealis* L. (Caprifoliaceae). *Protoplasma* 208: 76-86. <https://doi.org/10.1007/BF01279077>
- WITTROCK V. B. 1883. — Beiträge zur Morphologie und Biologie der mittelschwedischen Herbstflora. *Botanisches Centralblatt* 13: 251-253.
- WROBLEWSKA A. 2013. — The phylogeographical and population genetic approach to the investigation of the genetic diversity patterns in self-incompatible clonal and polyploid *Linnaea borealis* subsp. *borealis*. *Botanical Journal of the Linnean Society* 173: 64-76. <https://doi.org/10.1111/boj.12073>
- ZABEL H. 1876. — Wie verbreitet sich *Linnaea borealis*? [mit einer Nachschrift von E. Regel]. *Gartenflora* 25: 209-211.
- ZIKA P. F. & TUCKER G. C. 2017. — Variation in *Linnaea borealis* (Linnaeaceae) across North America and Greenland. *Journal of the Botanical Research Institute of Texas* 11 (1): 67-79.

Soumis le 3 décembre 2018;
 accepté le 18 février 2019;
 publié le 17 avril 2019.